

Über die Wuchsformen der alpinen Geröllpflanzen.

Von
Eugen Hess.

(Mit 37 Abbildungen im Text.)

Die in der vorliegenden Arbeit verwerteten Beobachtungen wurden je in einigen Sommerwochen der Jahre 1907 und 1908 am Albulapaß (Topograph. Atlas der Schweiz, Blatt 427) gemacht. Die Paßhöhe bildet einen 4 km langen, in einer Höhe von 2200—2300 m Ost-West gerichteten Taltorso. Seine Südwand (Crasta Mora, 2937 m) besteht aus einem kalkreichen¹⁾ Granit, während die Nordseite und Teile der Talsohle der Trias und dem Jura angehören. Die Sedimente sind zum größten Teil Schiefer, in welchen bald der Kalk-, bald der Tongehalt vorherrscht. Aus massigem Dolomit besteht die Gipfelwand des Piz Uertsch (2650—3271 m) und eine Terrasse an seinem Fuße, ferner ein Band, das auf der Südseite dem Granit unterlagert, aber nur an wenigen Stellen sichtbar ist. Zellendolomit bildet in einer Anzahl rundlicher Hügel die gegen 1 km breite Sohle des Talrestes. Gips ist im Liegenden des Granits mit dem Dolomit verbunden und tritt etwas tiefer (2080 m) beim „Weißenstein“ wieder auf. Granit-Geröllhalden kommen daher nur in Nord-Exposition vor; solche von Sedimenten sind vorwiegend nach Süden gerichtet. Dadurch werden manche Unterschiede der beiden Gesteinsgruppen (Wasserführung, Temperatur) noch verstärkt und die Verschiedenheiten der ökologischen Verhältnisse über-

¹⁾ Vgl. V o g l e r , P., Beobachtungen über die Bodenstetigkeit der Arten im Gebiete des Albulapasses. (Ber. d. schweiz. bot. Ges. Bern 1901.)

trieben. Ein weiterer Nachteil des gewählten Gebietes liegt darin, daß nirgends massiger Kalkstein vorkommt. Damit nicht wichtige Geröllpflanzen übergangen würden, sind deshalb auch einige Vorkommnisse aus dem Kanton Glarus beschrieben. Als Begrenzung des Gebietes in vertikaler Richtung dienten unten die obersten Bäume (ca. 2200 m); nach oben verschwinden die Geröllhalden als Pflanzenstandorte allmählich und machen den nivalen Blockfeldern Platz (bei 2500—2800 m). Die meisten Beobachtungen und die untersuchten Pflanzen stammen daher aus der unteren und mittleren alpinen Region (2200—2600 m). Die morphologischen Untersuchungen am getrockneten Material wurden in den botanischen Laboratorien der eidgen. polytechnischen Schule in Zürich und der Universität in Montpellier durchgeführt. — Für die vielseitigste Anregung und Unterstützung bin ich Herrn Prof. Dr. C. Schröter in Zürich großen Dank schuldig und ebenso den Herren Prof. Ch. Flahault in Montpellier und Dr. Brockmann-Jerosch in Zürich.

Die Benennung und Numerierung der Arten folgt der „Flora der Schweiz“ von Schinz und Keller, 3. Aufl. 1909.

Inhalts-Übersicht.

I. Teil: Die Geröllböden.

A. Entstehung der Schuttböden.

- | | |
|------------------------------------|---|
| 1. Verwitterung | 5 |
| 2. Anhäufung der Trümmer | 7 |

B. Allgemeine Eigenschaften der Gerölle als Pflanzenstandorte.

- | | |
|---|----|
| 1. Standort und Wuchsort | 9 |
| 2. Vegetationsbedingungen des Gerölls | 9 |
| 3. Allgemeiner Vegetationstypus des Gerölls | 12 |

C. Spezielle Typen von geröllartigen Böden und ihre Vegetation.

- | | |
|--|----|
| 1. Blockfelder | 16 |
| a) Schiefer | 16 |
| b) Kalk und Dolomit | 16 |
| c) Granit | 17 |
| 2. Schuttgebilde der Nivalzone | 18 |
| 3. Abwitterungshalden | 21 |
| a) Schiefer | 22 |
| b) Gips | 23 |
| c) Granit | 23 |
| d) Dolomit | 24 |
| 4. Gerölle | 24 |
| a) Veränderlichkeit der Geröllhalden | 24 |
| b) Vegetation der Geröllhalden. | 27 |
| a) Granitgerölle | 27 |
| β) Kalkgerölle | 28 |

II. Teil: Die Geröllpflanzen.

A. Allgemeine Formen der Geröllpflanzen.

- | | |
|---|----|
| 1. Wurzelformen | 33 |
| 2. Formen der vegetativen Sprosse | 37 |
| 3. Blattformen | 49 |

B. Einzelbeschreibungen der häufigeren Geröllpflanzen 53

Literaturverzeichnis.

Veröffentlichungen, auf welche sich nur einzelne Punkte dieser Arbeit beziehen, sind an den betreffenden Stellen in Fußnoten zitiert. In näherem Zusammenhang mit dem Thema stehen die folgenden Schriften:

- Altenkirch, Studien über die Verdunstungs-Schutzrichtungen in der trockenen Geröllflora Sachsens. Englers Botan. Jahrbücher. Bd. 18. 1894.
 Areschoug, F. W. C., Beiträge zur Biologie der geophilen Pflanzen. Acta reg. soc. phys. Lund. Bd. 6. 1896.

4 Hess, Über die Wuchsformen der alpinen Geröllpflanzen.

- B a r g m a n n , A. J., Der jüngste Schutt der nördlichen Kalkalpen (Diss.). Leipzig 1894.
- Č e l a k o v s k ý , L. J., Über die Emporhebung von Achselsprossen. Berichte der deutschen Botan. Gesellschaft. Bd. 18. 1900.
- C l e m e n t s , F. E., Research Methods in Ecology. Lincoln 1905.
- D i e l s , Vegetationsbiologie von Neuseeland. Englers Botan. Jahrbücher. Bd. 22. 1898.
- D r u d e , O s c a r , Deutschlands Pflanzengeographie. Stuttgart 1896.
- E n g l e r , A., Über das Verhalten einiger polymorpher Pflanzentypen bei ihrem Übergang in die afrikanischen Hochgebirge. Festschrift zu Aschersons 80. Geburtstag.
- F l a h a u l t , Ch., Les hauts sommets et la vie végétale. La Montagne. Revue mens. du Club Alpin Français. Bd. 39. 1905.
- F r e i d e n f e l t , T., Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen. Flora. Bd. 91. 1902.
- G r e m b l i c h , P. J., Pflanzenverhältnisse der Gerölle in den nördlichen Kalkalpen. Bericht des Botan. Vereins Landshut. V. 1874/75.
- H i t c h c o c k , A. S., Studies on subterrean organs. Trans. Acad. of Science. St. Louis. Bd. 9. 1899.
- Studies on subterrean organs. Trans. Acad. of Science. St. Louis. Bd. 10. 1900.
- L e i n i n g e n , W., Über Humusablagerungen in den Kalkalpen. Naturwissenschaftl. Zeitschrift für Forst- und Landwirtschaft. 1908/09.
- M a s s a r t , J., Comment les plantes vivaces maintiennent leur niveau souterrain. Bullet. du Jardin Botan. de l'Etat. Bruxelles 1903.
- Essai de Géographie Botanique des districts littoraux et alluviaux de la Belgique. Recueil de l'Institut botanique Léo Errera. Tome 7. Bruxelles 1907.
- O e t t l i , M., Beiträge zur Ökologie der Felsflora. Jahrbuch der St. Gallischen Naturwiss. Gesellsch. 1903.
- P i w o w a r , A., Über Maximalböschungen trockener Schuttkegel und Schutthalden. Vierteljahrsschr. der Naturforsch. Gesellsch. Zürich, Jahrgang 48. 1903.
- P o u n d , R., u. C l e m e n t s , F. E., The phytogeography of Nebraska.
- R a m a n n , Bodenkunde. II. Aufl. Berlin 1905.
- R a u n k i a e r , Types biologiques pour la géographie botanique. Oversigt over det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger. 1905. Nr. 5.
- S c h r ö t e r , C., Das St. Antönier Tal im Prattigäu in seinen wirtschaftlichen und geographischen Verhältnissen. Landwirtsch. Jahrbuch. Bd. 9. Zürich 1895.
- Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1908.
- S t i n ý , J., Die Berasung und Bebuschung des Ödlandes im Gebirge. Graz 1908.
- T s c h i r c h , A., Über die Heterorrhizie bei Dicotylen. Flora, Bd. 94. 1905.
- T y l e r , A. A., The nature and origine of stipules. Ann. New-York Acad. of Sciences. X. 1897/98.
- V ö c h t i n g , H., Über den Einfluß niedriger Temperatur auf die Sproßrichtung. Berichte der deutschen botan. Gesellschaft. XVI. 1898.
- W a r m i n g , E., Om Skudbygning, Overwintring og Foryngelse. 1883.
- Om Planterigeds Livsformer. Kopenhagen 1908.
- W e s t e r m a i e r , M a x , Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Pflanzen. I. Die Ausbildung des mechanischen Gewebesystems als Familiencharakter. Monatsberichte der Königl. Preuß. Akad. der Wiss. 1882.
- W h i t n e y , M., Soil fertility. U. S. Department of Agriculture, Farmers. Bulletin Nr. 257. Washington 1906.

I. Teil: Die Geröllböden.

A. Entstehung der Schuttböden.

I. Verwitterung.

Alle Gesteine und Gesteinsteilchen enthalten, auch in „trockenem Zustand“ Spuren Wassers als „Gesteinsfeuchtigkeit“; in dem Wasser selbst ist wieder Gesteinssubstanz aufgelöst. Man kennt aber kein Mittel, diese Lösung als solche aus dem Gestein herauszuziehen. Daß Flechten oder Algen dazu fähig seien, ist höchst unwahrscheinlich; höhere Pflanzen können es sicher nicht. Sie vermögen nur die äußerlich an den Gesteinsteilen haftende Flüssigkeit zu verbrauchen, und selbst dies nur bis zu einem gewissen Grad. Aus je kleineren Stücken ein Boden besteht, desto mehr Wasser kann er durch Adhäsion aufspeichern. Die Fruchtbarkeit nimmt daher mit dem Grade der Zertrümmerung zu.

Das kompakte Gestein kann auf zwei Wegen in feine Trümmer (Erde) verwandelt werden: durch chemische Veränderung und Auflösung einzelner Bestandteile oder durch direkte Zertrümmerung (physikalische Verwitterung).

Wie durch starke Temperaturunterschiede Gesteinsstücke von der anstehenden Masse abgelöst und zerkleinert werden, ist bekannt. Der Grad dieser Zerkleinerung aber kann eine gewisse Grenze nie überschreiten¹⁾. Unter kontinentalem Klima wird größere Feinheit erreicht als unter ozeanischem. Außerdem hängt die Minimal-Korngröße des Verwitterungsproduktes von der gleichmäßigen Beschaffenheit des Gesteins, von seinem Ausdehnungskoeffizienten, seiner Wärmekapazität und Zugfestigkeit ab. Das Produkt der Trockengebiete wird höchstens sandförmig, während unter weniger heftigen Temperaturänderungen selbst größere Stücke nicht mehr gespalten werden.

Die thermische Gesteinssprengung allein gibt somit keine Unterlage für Pflanzenwuchs; ihre Bedeutung liegt vielmehr darin, daß sie Gesteinsstücke vom Anstehenden löst. Freilich ist dieses „Anstehende“ selbst an manchen Stellen der Erde schon durch tektonische Vorgänge ganz zertrümmert.

Oft folgt auch die auflösende Verwitterung (vgl. S. 6) besonders den Gesteinsfugen und kann dadurch Stücke vom An-

¹⁾ Vgl. Fritz Jäger, Der XVII. Deutsche Geographentag in Lübeck in Geogr. Zeitschr. XV, 1909, S. 469. Vortrag Penck: „Als unmittelbares Zerfallprodukt entsteht der Wüstensand nur aus Sandsteinen.“

stehenden abtrennen. — Endlich sind auch die festen Rückstände der chemischen Aufschließung (vgl. unten) mehr oder weniger lose, z. B. Ton, Bauxit, Quarzsand.

Sobald nun die auf irgend welche Weise vom Anstehenden getrennten Massen in Bewegung geraten (vgl. S. 8), so entstehen Reibungen. Die einzelnen Stücke schleifen sich aneinander und am Anstehenden ab, und der Reibungsschlamm bildet — nebst den chemischen Verwitterungsrückständen — die wichtigste Unterlage der Landvegetation.

Während thermische Sprengung und Reibung ein Medium erzeugen, worin die Pflanzen festsitzen können, werden durch chemische Vorgänge, selten durch direkte Auflösung, diejenigen Salze aus den Gesteinen freigemacht, die in flüssiger Form den Pflanzen als mineralische Nährstoffe dienen.

Einfache Auflösungen der Mineralien in Wasser kommen in geringem Grade überall vor; aber gerade die leichter löslichen Substanzen (Ca SO_4 , Na Cl) werden von den Pflanzen nur in unbedeutendem Maße verbraucht. Umgekehrt geschehen keine chemischen Reaktionen ohne Wasser, weil es an der Oberfläche keinen anderen Elektrolysator gibt.

Die meisten Gesteine bilden erst durch chemische Umsetzungen leicht lösliche Verbindungen; als Agentien der Umsetzungen wirken CO_2 und O_2 aus der Luft, aber meist nur im Verein mit Wasser. Die löslichen Produkte entstehen deshalb unmittelbar in gelöstem Zustand; sie können abfließen, und dadurch werden — nach Arrhenius' Massenwirkungsgesetz — unaufhörliche Wiederholungen derselben Reaktion und die allmähliche Auflösung großer Gesteinsmassen möglich. Diese Gruppe verschiedener Erscheinungen, welche die Aufschließung der Gesteine bewirkt, bezeichne ich als *a u f l ö s e n d e V e r w i t t e r u n g*. Dieser Begriff ist nicht ganz identisch mit demjenigen der „chemischen Verwitterung“; denn zur letzteren gehören auch chemische Zersetzungen mit festen Produkten, einfache Auflösungen dagegen nicht. Die auflösende Verwitterung stelle ich der *z e r k l e i n e r n d e n* gegenüber. Letztere erzeugt das mechanische Substrat, erstere die Nährlösung der Pflanzen.

Ein Gestein wird um so rascher zersetzt, je mehr von dem Reagens $\text{H}_2\text{O} + \text{O}_2 + \text{CO}_2$ darauf einwirkt. Da *g r ö ß e r e* Gesteinstrümmer nur eine begrenzte Wassermenge durch Adhäsion festhalten können, so werden sie nur langsam aufgeschlossen, und ihre spärlichen Lösungsprodukte werden leicht fortgespült, kommen also nicht der Vegetation zugute. In *k l e i n e r e n* Stücken hat das Gestein eine verhältnismäßig große Oberfläche; es braucht dann mehr Wasser zu seiner Benetzung und hält dieses auch längere Zeit fest. *S a n d* oder *S c h l a m m* (Staub) haben eine ganz bedeutende „Wasserkapazität“; sie werden daher auch am raschesten chemisch aufgeschlossen und damit fruchtbar.

Denn nur aus den Poren feiner Erde können die Wurzeln der meisten Gefäßpflanzen g e n ü g e n d e Mengen von Nährsalzen ziehen. Aber jede Feinerde, der nicht gerade ein wichtiges Element fehlt, kann bei genügender Durchfeuchtung die Wurzeln höherer Gewächse mit Nahrung versorgen, also „wurzelbar“ sein.

Feine Erden haben bekanntlich ein gewisses „selektives Absorptionsvermögen“; manche der aus ihnen selbst aufgelösten Salze werden vom Regen usw. herausgewaschen, andere festgehalten, und dasselbe geschieht mit einem Salzgemisch, das etwa mit einsickerndem Wasser einem derartigen Boden von außen zugeführt wird. [Das rieselnde und fließende Wasser kann HNO_3 aus der Luft enthalten, Karbonate, Phosphate, Sulphate und Silikate durch Auflösung oder Zersetzung aus dem überrieselten Gestein oder aus Quellen, N-, P- und S-Verbindungen auch aus verwesenden Substanzen an seinem Wege.] Diejenigen Salze, die in aufgelöster Form in feinem Boden angereichert werden, sind es, woraus sich die Pflanzen aufbauen.

Das Wasser, welches dauernd in feineren Böden enthalten ist, schließt jedoch nicht nur diese selbst auf, sondern auch größere Gesteinsstücke, die darin eingebettet sind oder an ihrem Grunde liegen. Die Angriffsfläche bleibt freilich beschränkt; aber die Wirkung dauert so lange, als der umgebende Boden nicht vertrocknet. Eine feinkörnige Bodendecke beschleunigt so die chemische Zersetzung ihrer Einschlüsse und Unterlage, hält dagegen die physikalischen Einwirkungen von ihnen ab. — Die chemische Verwitterung wird in hohem Grade verstärkt, wenn einmal Organismen im Boden sind; denn die von ihnen produzierte Kohlensäure verstärkt die Umsetzung von Silikat in Karbonat; dazu kommen physikalische Einwirkungen (Würmer, Wurzeln usw.) und wohl noch die Tätigkeit von Bakterien.

Für die E r n ä h r u n g höherer Pflanzen kommen die unlöslichen Rückstände der Aufschließung nicht in Betracht, sondern nur zur B e f e s t i g u n g. Dem feinkörnigen Boden, den sie bilden, mangeln gerade die Nährsalze.

Auflösende und zertrümmernde Verwitterung schließen einander zwar nie aus, aber gewöhnlich herrscht eine der beiden Erscheinungen entschieden vor. Physikalische Wirkungen überwiegen, wo die Verwitterungsprodukte rasch entfernt werden (Hochgebirge, Felswüsten), oder wo die Faktoren der Zertrümmerung besonders heftig sind (Gebiete mit kontinentalem Klima). Auflösung überwiegt, wo der Boden durch eine Schutt- oder Pflanzendecke den physikalischen Angriffen der Atmosphäre entzogen ist (Alluvial-Gebiete, Länder mit ozeanischem Klima).

2. Anhäufung der Trümmer.

Die a u f g e l ö s t e n Gesteinsteile verschwinden aus dem Bilde der Erdoberfläche, um nur vereinzelt als Sinter wieder be-

merkbar zu werden. Die Gesteins tr ü m m e r dagegen bilden bei ihrer Ablagerung verschiedene typische Geländeformen.

Mit S c h r ö t e r (1908) und S t i n ý (1908) kann man die Trümmer nach ihrer Größe unterscheiden als

| | |
|-------------------------------|------------------------|
| Blöcke | über 25 cm Durchmesser |
| Brocken | von 5—25 „ „ |
| Grand | „ 0,5— 5 „ „ |
| Grus, Feinschutt | „ 0,2— 2 „ „ |
| Sand | „ 0,02—0,2 „ „ |
| Erde, Feinerde, Ton | unter 0,02 „ „ |

Als S c h u t t bezeichne ich alle diejenigen Gesteinsmassen, welche sich aus dem Zusammenhang mit dem Anstehenden gelöst haben.

Diejenigen Trümmer, welche sich an sehr steilem Gehänge abtrennen, stürzen unter dem bloßen Einfluß ihres Gewichts zur Tiefe und häufen sich unter einer bestimmten Böschung (27—34° nach P i w o w a r [1903]) am Fuße der steilen Hänge an. Dort geraten sie aber unter dem Tritt des Menschen oder eines Tieres leicht wieder ins Rollen. Der auf diese Weise abgelagerte Schutt wird daher als G e r ö l l e bezeichnet. Geröllhalden entstehen durch selbständige Bewegung der Schutteile (M a s s e n b e w e g u n g , im Gegensatz zu M a s s e n t r a n s p o r t).

Wenn man auf eine Steinplatte einen Würfel vom gleichen Gestein legt und die Platte dann mehr und mehr neigt, so gerät der Würfel in Bewegung, sobald ein bestimmter Neigungswinkel überschritten ist; nämlich jener, unter dem die Reibung gerade noch genügt, um den Eintritt der Bewegung zu verhindern. Dieser Winkel, der als R e i b u n g s w i n k e l bezeichnet wird, hat für jede Gesteinsart eine ganz bestimmte Größe.

Überall dort, wo das Gefäll kleiner ist als der Reibungswinkel, bleibt der frische Schutt liegen, bis er von einem bewegten Medium (Eis, Schnee, Wasser, Luft) ergriffen und fortgeführt wird (M a s s e n t r a n s p o r t).

Massenbewegungen hängen nur von orographischen Verhältnissen ab, Transporte zumeist von klimatischen. Auf den Arealen der Massenbewegung sind aber Transporte natürlich nicht ausgeschlossen. In der alpinen Region wälzen Lawinen und Wildbäche ihre Schuttmassen über die Geröllhalden, und häufige Windtransporte werden nur durch die große Feuchtigkeit verhindert.

Der von Wasser oder Eis transportierte Schutt wird als G e s c h i e b e bezeichnet. Den Lawinenschutt müßte man ebenso nennen, wenn er nicht gewöhnlich zu sehr mit anderen Schutt-ablagerungen (Geröll, Bachgeschiebe) vermischt wäre.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich nur mit Geröllhalden und den zunächst damit verwandten Schutt-ablagerungen.

B. Allgemeine Eigenschaften der Gerölle als Pflanzenstandort.

I. Standort und Wuchsort.

Mit dem Ausdruck „Standort“ bezeichne ich die Unterlage der Vegetation in geomorphologischer und substanzieller Beziehung (sandiger Schwemmkegel, Granit-Blockmeer usw.).

Nun sind aber die wenigsten Standorte so gleichförmig gebaut, daß jede Pflanze unter den gleichen Verhältnissen wächst wie ihre Nachbarin. Und wenn auch die Verhältnisse sich in horizontaler Richtung gleich blieben, so wären sie doch für eine tief wurzelnde Art wieder anders als für eine oberflächlich bewurzelte. Eine bloße Standortsangabe kann also in der Regel die örtlichen Umstände, deren Einflüssen eine Pflanze ausgesetzt ist, nicht genau bezeichnen. Die unmittelbare Umgebung eines Pflanzenexemplars, mit der dieses in direktester räumlicher Verbindung steht, bezeichne ich ganz allgemein als seinen **W u c h s - o r t**. Ein Standort, z. B. Lawinen-Kalkschutt, enthält eine ganze Anzahl verschiedenartiger Wuchsorte (S. 16); aber ähnliche Wuchsorte können sich auf sehr verschiedenen Standorten wiederholen. Manche Standorte umfassen lauter ähnliche Wuchsorte (z. B. Sandbänke); nur dann sind durch die Nennung des Standortes auch die Wuchsorte ziemlich genau beschrieben. — Solche Wuchsorte, „die meist nur von einer und derselben Spezies besiedelt werden“, nennt **O e t t l i** „Wurzelorte“ der verschiedenen Spezies. Es sind aber nur einige wenige Eigenschaften, die einen Wuchsort als Wurzelort einer Art charakterisieren; alle anderen Eigenschaften können variieren und dadurch die Pflanze veranlassen, unter verschiedener Form (Wuchsform oder Zwangsform) aufzutreten. Ähnliche Wuchsorte erzeugen ähnliche Wuchsformen; gleiche Wurzelorte beherbergen gleiche Arten.

Wenn in einer einheitlichen Formation zerstreut fremdartige Glieder auftauchen, so liegt die Ursache davon meist im Auftreten abweichender Vegetationsbedingungen auf vereinzelt, sehr kleinen Flächenteilen. Solche Abänderungen des Wuchsortes können im Boden oder in schon vorhandener Vegetation begründet sein. Anschmiegun g des Pflanzenwuchses an lokal veränderte Unterlage bezeichnet **S e r n a n d e r**¹⁾ als „Edaphoiden“.

2. Vegetationsbedingungen des Gerölls.

Gemeinsam mit den anderen Schuttböden sind die Geröllhalden durch die Diskontinuität der wurzelbaren Erde gekennzeichnet. Die Größe der Unterbrechungen — seien es nun Steine oder Lufträume — hängt hauptsächlich von der Gesteinsart ab. Tonschiefer erzeugt z. B. viel Erde, dazu Brocken und Feinschutt. Massige Kalke und Dolomite zerfallen in sehr gleichförmige Brocken

¹⁾ **S e r n a n d e r**, R., *Stipa pennata* i Västergötland. Svensk. bot. Tidskr. II, 1908. Ref. in Bot. Centralblatt III, S. 151.

mit wenig Feinschutt. Granit bildet Blöcke und Brocken mit viel Grus¹⁾.

Die Verteilung der einzelnen Bestandteile auf einer Geröllhalde folgt gewissen Regeln. Blöcke rollen mit großer Wucht bis an ihren untersten Saum. Feinschutt und Grus können zu oberst, am Übergange zur Abwitterungshalde (vgl. S. 25) vorherrschen. — Wo Brocken häufig sind, liegen Sand und Erde nicht an der Oberfläche, sondern sie werden je auf die oberen Flächen der tiefer liegenden Steine hinuntergeschwemmt (vgl.

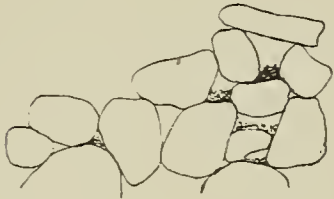


Fig. 1. Verteilung der Feinerde im Geröll.

Fig. 1). Dann besteht die oberste Decke der Geröllhalde nur aus Brocken mit großen Luftzwischenräumen (Stein-Luftschicht). Sie verhält sich mechanisch als Boden, denn sie gewährt den Pflanzenorganen festen Halt; man könnte sie daher als *Stüttschicht* bezeichnen. Meist aber wachsen nur „oberirdische“ Organe darin (vgl. S. 41). Zur Ernährung taugt sie nicht; nur die in ihr zerstreuten Erdhäufchen sind wurzelbar. Diese werden in leicht verwitterndem Gestein nach unten hin immer zahlreicher und größer, da die Steine selbst allmählich in Erde zerfallen. Bei widerstandsfähigerem Gestein kann aber Erde nur von außen eingeschwemmt werden; ihre Masse beginnt daher bei einer gewissen Tiefe wieder geringer zu werden.

Wo regelmäßig *Grundlawinen* niedergehen, pflügen sie aber das feinere, vom Regen abgespülte Material immer von neuem herauf. *Regenbäche* überpflastern die Geröllhalden mit Feinschutt, aber nur soweit, als ihr veränderliches Bett in jedem einzelnen Falle geht. Diese Wasserstriche zeichnen sich denn auch stets durch eine reichere Vegetation aus (Fig. 2).



Fig. 2. Geröll mit zugeschwemmter Feinerde.

Bei schönem Wetter sieht man auf Geröllhalden keinen Tropfen *Wasser*; bei der Schneeschmelze oder bei starkem Regen verschwindet alles, was nicht durch Adhäsion von den Steinen festgehalten wird, in ihren Zwischenräumen. Daher gelten die Geröllhalden für trockene Pflanzenstandorte. Freilich können sie pro Flächeneinheit wenig Wasser festhalten und lassen dasselbe in großen Quellen an ihrem Fuße wieder austreten. Aber weit mehr als der halbe Raum des Gerölls wird von Steinen und von Luft eingenommen, welche Stoffe für den Pflanzenwuchs keine wesentliche Bedeutung haben. Nur die im Geröll enthaltene Feinerde ist wichtig, und es kommt zuerst darauf an, ob diese dauernd feucht erhalten wird. Zu diesem guten Zwecke wirken nun gerade in der Alpenzone viele Faktoren zusammen. Wenn im Frühling der *Schnee* schmilzt, so dringt das Wasser eben

¹⁾ Vgl. *Lorenz*, Vergleichende oro-hydrograph. Untersuchung der Verumpfung in den oberen Tälern der Salzach . . . Sitz.-Ber. Acad. Wien. Math.-Nat. Klasse. 1858, Bd. 26.

wegen der vielen Lufträume weit ins Innere der Geröllmassen ein und durchfeuchtet alle darin liegende Erde. Dieses Wasser enthält noch den atmosphärischen Staub des Schnees und lagert ihn in den Erdhäufchen ab, welche es durchsickert. — Die alpine Region ist bekanntlich sehr niederschlagsreich; lange Trockenperioden sind selten. Der Regen aber fließt von den Geröllhalden nicht ab, sondern durchfeuchtet sie bis in große Tiefe. Noch günstiger sind die sommerlichen Schneefälle, deren Schmelzwasser erst im Laufe mehrerer Tage versickert. Auch hier wird der Vegetation ja ein Teil des vorhandenen Wassers durch Quellen, ein anderer Teil durch Verdunstung entzogen. Aber das Erdvolumen, welches unter einer bestimmten Geröllfläche überhaupt von Pflanzen ausgenutzt werden kann, ist so gering, daß es schon durch unbedeutende Niederschläge mit Wasser gesättigt werden kann. Kompakte Erdböden dagegen brauchen eine viel größere Wassermasse zu ihrer Durchfeuchtung, abgesehen davon, daß auch ihnen (durch oberflächliches Abfließen wegen der geringen Porosität) viel verloren geht. Die Wasserzufuhr ist daher auf Geröllhalden nicht schlechter als an irgendwelchen anderen Standorten (mit Ausnahme der Quellfluren und Gewässer). Es ist aber noch die Frage, was für Verluste im Laufe der Zeit eintreten, d. h. wie schnell die Erdmassen austrocknen. Da schützt nun nichts besser vor Verdunstung als eine von lockeren Massen festgehaltene Luftschicht. Darum hackt und pflügt der Landwirt, der eine Trockenheitsperiode erwartet (vgl. M. Whitney [1906]); die Geröllhalden sind so gut wie gehackt¹⁾. Zwar sind die Luftporen meist viel größer, als gerade nötig wäre; sicher tun sie ihren Dienst aber dennoch. Sie schützen die feuchte Erde vor der Berührung mit trockener Luft sowie vor Erwärmung. Die langsame Verdunstung aber, die dennoch stattfindet, kann sogar ihrerseits die Temperatur so weit erniedrigen, daß Eisbildungen stattfinden (Bargmann [1894] S. 56). Vor austrocknendem Wind schützt die lose Brockendecke in ähnlicher Weise wie eine Pflanzendecke. Endlich sei noch die Taubildung erwähnt, welche durch die den kahlen Gesteinsstücken eigene, erhebliche Wärmeausstrahlung der Nacht verstärkt wird. Die Bedeutung von Tau und Regen für die einzelne Pflanze wird erhöht durch die große Flächenentwicklung mancher Arten (S. 39).

Diesem allen stehen als austrocknende Faktoren nur die folgenden gegenüber: die in der Alpenregion allgemeine Lufttrockenheit und stärkere Besonnung und die Luftzirkulation im Inneren der Geröllhalden. (Die starke Wasserdurchlässigkeit setzt nur den Gesamt-Wassergehalt der Geröllhalden herab, aber nicht denjenigen der einzelnen Feinerdemassen.) Diese allgemeinen Erwägungen führen also keineswegs zu dem Schluß, daß die Geröllhalden der Alpenregion als besonders trockene Standorte zu betrachten seien.

¹⁾ Vgl. C. Schröter, Eine Exkursion nach den kanarischen Inseln. Verhandl. der Schweiz. naturforschenden Gesellschaft. 1908. S. 170. Überdeckung der Felder auf den Purpurarien mit Lapilli.

Messungen über den Temperaturgang, die Beleuchtung, die Zusammensetzung und Feuchtigkeit der Luft zwischen den Geröllmassen wurden nicht gemacht. Sie wären auch nur dann wertvoll, wenn sie sich wenigstens über eine ganze Vegetationsperiode ausdehnten und mit ähnlichen Messungen von anderen Standorten verglichen werden könnten.

3. Allgemeiner Vegetations-Typus der Geröllhalden.

Man darf annehmen, daß die Leistungsfähigkeit der Saugwurzeln begrenzt sei; auch in der allerbesten Erde braucht eine Pflanze daher wenigstens soviel Raum, daß sie darin die absolut notwendige Anzahl von Saugwurzeln in Betrieb setzen kann. Wenn diese Erde nun nicht in einem Stück zu haben ist, sondern aus zahlreichen Häufchen und Krusten besteht, die durch Steine, Felsteile oder Lufträume voneinander getrennt sind, so muß das Wurzelsystem einer Pflanze alle diese Zwischenräume überbrücken und erstreckt sich daher durch einen weit größeren Raum als in zusammenhängendem Erdboden. Dabei können aber ihre grünen Organe nicht eine in gleichem Maße vergrößerte Oberfläche bekleiden. Die Vegetation erscheint dem Auge deshalb unterbrochen, selbst wenn alles wurzelbare Erdreich ausgenützt wird. In diesem Falle wird die Entwicklung der Vegetation durch diejenige der Wurzelsysteme begrenzt; der Kampf um den Raum ist unterirdisch.

Auf typischen alpinen Geröllhalden ist aber die Vegetation wirklich offen, d. h. nicht alles Erdreich ist von Wurzeln durchzogen. Ein Konkurrenzkampf zwischen den getrennten Vegetationsflecken ist nicht mehr möglich (wohl aber innerhalb derselben).

Vor einer Felswand zeigt der erste Blick, daß der größte Teil ihrer Oberfläche keine höhere Vegetation tragen kann. Auf einer offen bewachsenen Geröllhalde scheinen dagegen viele Lücken nicht weniger geeignet, Pflanzen zu ernähren, als die wirklich bewachsenen Stellen. Der Unterschied beruht auf folgendem:

An einer Felswand gehen nur selten (durch Abbröckeln) Wuchsorte verloren; gleich langsam entstehen auch die neuen. Die Wuchsbedingungen verändern sich so langsam, daß ihnen die Vegetation auf dem Fuße folgen kann. Die tatsächliche Vegetation stimmt mit der überhaupt möglichen nahezu überein.

Dies ist auf Geröllhalden nicht möglich. Die allgemeine Verteilungsart der Erd- und Lufträume, der Stein- und Sandmassen (vgl. S. 10) bleibt zwar immer gleich, aber jeder Stein und jedes Sandkorn ändert seine Lage mehrere Male jedes Jahr. Diese Bewegungen sind zwar zu gering, als daß sie eine von einer erwachsenen Pflanze besetzte Stelle als Wuchsort unbrauchbar machen könnten. Aber die Keimpflänzchen sind klein genug, um mit ihrer ganzen Existenz von diesen kleinen Geröllbewegungen bedroht zu werden.

Manche von den zahlreichen Stellen, welche heute zu Keimbeetchen geeignet erscheinen, waren es vor einigen Wochen noch nicht. Keimplätze entstehen (und verschwinden aber auch) zu rasch, als daß ihnen der Pflanzenwuchs immer folgen könnte. Wenn aber ein junges Pflänzchen auf einem Erdhäufchen entstand, das lange Zeit unverändert bleibt, so kann es sich doch nur dann weiter entwickeln, wenn es in erreichbarer Nähe neue Nährböden (Feinerde) findet. Nicht alle guten Keimplätze geben also für die erwachsende Pflanze günstige Wuchsorte. Umgekehrt fehlt es bei guten Wuchsorten oft an den zur Besiedelung nötigen Keimplätzen. Von allen denjenigen Stellen, welche in einem gewissen Moment besiedlungsfähig erscheinen, ist es nur ein kleiner Teil auf die Dauer.

In den Gebieten mit offener Vegetation ist immer mehr als genug Assimilationsraum vorhanden; es wäre deshalb denkbar, daß zweierlei Vegetationsgruppen, deren Wurzeln sich in verschiedenen Tiefen entwickeln, ein Areal gleichzeitig bewohnen, in der Art, daß die grünen Organe der einen Gruppe die von der anderen offen gelassenen Lücken erfüllen¹⁾. Aber die Geröllpflanzen wurzeln nicht in bestimmten Tiefen, sondern nützen, oft in ziemlich weitem Umkreis, alle Erdmassen aus.

Wenn einige Geröllpflanzen dicht beisammen wachsen, so geschieht es nicht etwa, weil ihre Wurzeln einander ausweichen, sondern weil im Gegenteil erst die Existenz der einen Art der andern die Ansiedelung ermöglicht. Hier kann es dann wohl zu heftigem Konkurrenzkampfe kommen. *Dryas* und die wurzelnden Spalierweiden, Isländisch Moos und auch Cladonien vernichten fast jedes andere Gewächs, wo sie sich mit Macht ausbreiten. Freilich kommen solche Verdrängungen eher auf geröllähnlichen als auf echten Geröllböden vor.

Aber auch auf echten Geröllhalden gesellen sich gewisse Arten regelmäßig zueinander, jedoch nur deshalb, weil sie entweder alle ähnliche Wurzelorte haben [*Silene vulgaris* und *Linaria alpina*, *Trisetum distichophyllum*, *Viola calcarata* und *Campanula*], oder weil verschiedenartige Wurzelorte regelmäßig örtlich vereinigt sind (vgl. S. 27 Granitgeröll). Die regelmäßige Nachbarschaft ist daher keine Lebensgemeinschaft, denn keine Art ist von der anderen abhängig, sondern jede nur vom Boden. Wollte man als „Formationen“ nur solche Pflanzengesellschaften bezeichnen, deren Zusammensetzung durch ein labiles Gleichgewicht im Konkurrenzkampfe bestimmt wird, so wären die meisten Geröllfluren keine „Formationen“ (vgl. C l e m e n t s [1905] S. 206).

Die Verwitterung vermehrt beständig den Feinerdegehalt der unterbrochenen Nährböden. Vorhandene Anfänge einer Vegetation beschleunigen einerseits diesen Vorgang, andererseits erhöhen sie oft die Leistungsfähigkeit des Vorhandenen; denn

¹⁾ Vgl. W o o d h e a d , Ecology of woodland plants in the neighbourhood of Huddersfield. Linn. Soc. Journ. Botany. Vol. XXXVII.

sie können Erdmassen, die bisher zu trocken waren, beschatten und dadurch wurzelbar machen; oder sie können die Keimung solcher Arten (z. B. Bäume und Sträucher) ermöglichen, welche von der bisherigen Vegetation unbenützte Tiefen des Bodens ausbeuten. Auf einem solchen Gebiete verändert sich die Vegetation beständig und wird immer dichter, bis zuletzt irgend eine bestimmte, geschlossene Formation andauert, das Endstadium einer Entwicklungsreihe (Stabilisation: C l e m e n t s [1905] S. 266)¹⁾.

Wo geschlossene Formationen klimatisch möglich sind, bewachsen sich die an der Luft gebildeten Alluvialböden gewöhnlich auf diese Weise (Schwemmkegel, Geschiebeebänke, Moränen, Flugsande zum Teil), aber oft auch durch Erosion oder Menschen in der Vegetation verursachte Lücken; C l e m e n t s stellt daher die „allgemeine Regel“ auf, daß solche Formationen, welche die Bewachsung einleiten, offen seien, endgültige Formationen dagegen geschlossen. Auch bei uns neigt man dazu, offene Formationen ohne weiteres als Pionierformationen zu bezeichnen. Ich möchte aber diesen Ausdruck nur für wirklich b l o ß v o r ü b e r g e h e n d offene Bestände verwenden.

Im Gegensatz zu diesen b l e i b e n die Bestände offen, wenn die soeben besprochene Zunahme des Feinerdegehaltes verhindert oder kompensiert wird. Sie wird dadurch verhindert, daß das feine Verwitterungsprodukt so rasch, wie es entsteht, entfernt wird, meist durch Wind oder Wasser, an Felswänden auch durch Abbröckeln. Kompensiert wird die beständige Neubildung feiner Erde durch die Zufuhr von neuem Rohmaterial. Dies betrifft hauptsächlich die Vegetation der Felsbänder, Gerölle, Dünen und derjenigen Geschiebemassen, die regelmäßig neuen Zuwachs erhalten. Die Erscheinungen, welche die Entfernung oder die Verschüttung der neu entstandenen Wurzelerde bewirken, sind nun freilich nicht von ewiger Dauer; aber sie währen doch gleichmäßig viele Jahrtausende hindurch. Und die Lebensverhältnisse der Pflanzen sind den menschlichen so verwandt, daß man für die Dauer von Menschenaltern das regelmäßige Niederrollen von Steinen, das Fegen der Lawinen, das Wehen der Winde und das jährliche Austreten der Flüsse als konstante Einwirkungen auf die Vegetation betrachten kann. Die offenen Formationen, die sich dabei unverändert erhalten, sind für diese Verhältnisse ebenso gesetzmäßig als die geschlossenen für die ihrigen; es sind nicht Anfangs- oder Übergangs-, sondern Dauerformationen. Ihr Boden wird durch dauernde Faktoren in einem Zustand erhalten, welcher keine geschlossene Formation tragen kann, obschon die übrigen (klimatischen) Verhältnisse es ermöglichen würden. Die einzeln stehenden Pflanzen und Pflanzengruppen dauernd offener Formation nenne ich nicht Pioniere, denn es sind keine Wegmacher für stärkere Vegetation. Man mag sie als Vorposten be-

¹⁾ Vgl. K e r n e r , Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck 1863.

zeichnen. Damit ist ausgedrückt, daß die Vegetation nicht merklich vorwärts schreitet, sondern stillesteht.

Offene Vegetation tritt als Entwicklungsphase einer geschlossenen immer dort auf, wo — genügend wasserreiches Klima stets vorausgesetzt — vegetationslose Stellen durch einmalige oder doch nicht periodisch wiederholte Ereignisse erzeugt werden. Dies geschieht endogen durch vulkanische Neubildungen, Verwerfungen, Strandverschiebungen, exogen durch Wachstum der Deltas und außergewöhnliche Verschüttung (Hochwasser, Bergsturz, Moräne) oder Entblößung bestehenden Bodens: die letztere wird durch Erosion (im weiteren Sinne), durch den Rückzug von Gletschern, aber besonders auch durch die menschliche Kultur veranlaßt (vgl. unten S. 26).

Ungewöhnliche Verschüttung oder Entblößung durch Naturkräfte kommt in einer Landschaft mit reifen Formen nicht mehr vor. Die Verwitterungsprodukte bleiben an Ort und Stelle liegen; Feinerde bedeckt zuletzt das ganze Land, und die Höhenunterschiede sind zu gering, als daß gewaltsame exogene Veränderungen stattfinden könnten. Dies sind die großen Gebiete, die unter einem geeigneten Klima sich mit geschlossener Vegetation bedecken, wie der Osten Nordamerikas, die Pampas und Savannen.

Wo die Formen der Erdoberfläche sich noch langsam umgestalten, in den Mittelgebirgen und höheren Hügelländern, sind große Länderteile endgültig oder vorübergehend in einem Zustand der Ruhe und daher — genügende Wassermengen immer vorausgesetzt — dicht übergrünt. Aber bei den Werkleuten der Formveränderung, an den Wasserläufen, wird die grüne Decke oft zerrissen oder verschüttet; hier beherrschen oft die vorübergehend offenen Formationen das Landschaftsbild.

In Gebieten mit starker Erosions- oder Alluvions-tätigkeit sind sie erst recht häufig. Wo die Feuchtigkeitsverhältnisse geschlossenen Pflanzenwuchs ermöglichen, entsteht dieser auf den Alluvionen, doch nur nach einer Phase unvollständiger Bewachsung, die um so länger dauert, je langsamer die Verwitterung zu Feinerde vor sich geht. Auch in den Erosions- und Umlagerungsgebieten der Erde, den Hochgebirgen, sind offene Entwicklungsphasen geschlossener Vegetationen häufig.

Dauernd offener Vegetationsformen gibt es zwei Gruppen: Die eine bewohnt diejenigen Länder, wo infolge geringer Niederschläge, starker Verdunstung oder Kälte, oder wegen Vergiftung (NaCl) der verfügbare Wasservorrat auch den feinsten Boden nicht befähigte, eine geschlossene Vegetation hervorzubringen. In der anderen Gruppe — mit genügender Wasserversorgung — beruht die Lückenhaftigkeit in der Begrünung der Oberfläche auf dem dauernd ungenügenden Feinerdegehalt des Bodens, wie er zuweilen in Sandgebieten, allgemein aber in den Fels- und Trümmergebieten der höheren Gebirge vorkommt.

C. Spezielle Typen von geröllartigen Böden und ihre Vegetation.

I. Blockfelder.

Wenn sich Trümmer mit einer Fläche, deren Böschung geringer ist als der Reibungswinkel des betreffenden Gesteins, lostrennen, so bilden sie nach und nach eine lockere Rinde um den soliden Kern des Anstehenden. Dieser wird dadurch vor weiterer Zerstörung geschützt. Die Mächtigkeit der Verwitterungsrinde richtet sich gerade nach dieser Fähigkeit des Schutzes, ferner nach der Heftigkeit der äußeren Einwirkungen und nach der Verwitterbarkeit des Gesteins.

a) Schiefer.

K r y s t a l l i n e und d e t r i t i s c h e G e s t e i n e von schieferiger Textur zerfallen in desto kleinere Stücke, je deutlicher diese Textur ist, je stärker sie also geschiefert sind. Von den kleineren Stücken werden aber offen gebliebene Lücken leicht ausgefüllt. Die Verwitterungsrinde wird daher dicht und schützt schon bei geringer Mächtigkeit das Anstehende vor den Faktoren der physikalischen Verwitterung. An der Oberfläche entsteht verhältnismäßig viel Feinerde, welche aus den vielen kleinen Lücken und Fugen nicht leicht durch Wind oder Wasser entfernt werden kann. Daher bemächtigt sich im Schiefergebiet die Vegetation rasch solcher Trümmerfelder; Blockmeere, welche durch Verwitterung in loco entstehen, verschwinden in stark geschieferten Gesteinen bald wieder.

b) Kalk.

Unveränderliche Blockmeere sind von wachsenden zu unterscheiden. Die ersteren entstehen durch Bergsturz und ähnliche Katastrophen; sie werden, wenn die Klimaverhältnisse es erlauben, allmählich ganz übergrünt (vgl. S. 14). Die regelmäßig weiterwachsenden Blockablagerungen sind meist Lawinenmoränen. Sie beherbergen stets eine eigenartige Flora, die sich aus mehreren ökologisch verschiedenen Bestandteilen zusammensetzt. Größere Blöcke tragen Angehörige der Felsflora; ebenso regelmäßig treiben Hochstauden aus den Vertiefungen hervor. Kleinere Fugen beherbergen Farne (*Asplenium viride*, *Cystopteris fragilis*), welche sowohl dem Geröll als dem Fels ausweichen. Wo sich aber ein wenig Feinerde mit Humus angesammelt hat, in feuchten Einsenkungen, da gruppieren sich einige der Weide entstammende Frühlingspflanzen. Denn hier wie dort ist der Boden im Frühling gut durchfeuchtet, während gegen den Sommer hin die Verhältnisse sich verschlechtern — auf der Weide durch Konkurrenz der Sommergewächse, zwischen den Blöcken durch Austrocknung. Die isolierte Erdmasse sättigt sich bei der Schneeschmelze mit Wasser; von dieser Zeit an steht ihr, samt ihrer Vegetation, nur noch Regen und Tau zur Verfügung; hierin liegt der Hauptunter-

schied von den berieselten und oft unter Wasser gesetzten Schneetälchen. Im Aussehen unterscheiden sich diese kleinen Rasen der Depressionen dadurch von den Schneetälchen, daß sie schon frühe im Jahr keine Blüten mehr haben. Bei größerer Ausdehnung nimmt aber ihre Wasserkapazität zu, und die typischen Bestandteile der Schneetälchen können dann einwandern. Für ausgebreitete Geröllpflanzen gibt es zwischen den großen Blöcken mit wenigen aber ausgedehnten Erdeinlagerungen natürlich keinen Wuchsort. Findet sich dennoch etwa eine Art aus dem Geröll ein, so gesellt sie sich als bescheidener Gast den Fels- oder Wiesenpflanzen zu (*Arabis alpina*, *Hutchinsia alpina*, *Campanula cochleariifolia*). Die Flora der Kalk-Blockfelder ist also aus drei bis vier ökologischen Gruppen zusammengesetzt, die auch auf nicht wachsendem Bergsturzschnitt nach vollständiger Übergrünung noch unterschieden werden können. Mit zunehmender Höhe verschwinden (wohl meist unter Klimaeinfluß) die Hochstauden, dann die Farne; die beiden anderen Gruppen verarmen und lösen sich in einzelne Individuen auf, und zugleich findet sich *Sieversia reptans* mit ihren Begleitern ein (vgl. S. 30).

e) Granit.

Erstarrungsgesteine unterliegen wegen der Mannigfaltigkeit der sie zusammensetzenden Mineralien und wegen ihrer massigen Textur in besonders hohem Maße der physikalischen Zertrümmerung. Eine gewisse, regelmäßige Klüftung ist gewöhnlich wenn nicht vorhanden, doch wenigstens vorgezeichnet. Ihr folgend zerfallen diese Gesteine in größere oder kleinere Blöcke, die stets große Lücken zwischen sich lassen. Sie isolieren deswegen das Anstehende schlecht vor den Atmosphären; die lockeren Verwitterungsrinden erlangen daher eine beträchtliche Mächtigkeit, ehe sie die Fortschritte der Verwitterung nach innen zu verhindern vermögen. So entstehen die Blockgipfel und Felsenmeere. Die letzteren können in Faltengebirgen wegen der meistens starken Gefälle keine so große Ausdehnung erhalten wie in Plateaugebirgen.

Aber auch aus Urgestein können Blockfelder durch die gleichen Vorgänge entstehen wie aus Kalk. Ihre Vegetation besteht aus den Polstern des groben Gerölls (S. 27), während die ausgesprochenen Bewohner des Rieselschutt (*Oxyria*, *Linaria*, *Myosotis*) fehlen. Man kann daher die Blockfelder als den typischen Standort der Humuspolster betrachten, welche fast auf allen Formen des Silikatbodens vereinzelte Wuchsorte finden. Fast immer sind es Moose oder Saxifragen, welche, wie aus einer Fuge hervorquellend, eine feine Erde erzeugen. Auf dieser entwickelt sich die Vegetation weiter, geht, nachdem die Humusbildner abgestorben sind, langsam in einen Rasen über und nimmt zuletzt den Charakter der Schneetälchen an.

In der Nähe der Baumgrenze entwickelt sich aber, unabhängig oder auf den Humuspolstern fußend, zu gleicher Zeit eine Holzvegetation, zumeist aus Ericaceen bestehend (*Vaccinium uliginosum*, *Loiseleuria procumbens*, *Rhododendron ferrugineum*,

sehr häufig auch *Empetrum nigrum*). Nebst *Salix Lapponum* sind dies die einzigen Pflanzen, welche sich hier über größere Flächen ausbreiten. Die Bedeutung der niederliegenden Äste als Humus- und Staubfänger ist sicher groß; noch wichtiger aber dürfte die analoge Wirkung der Wurzeln sein, welche die Erdhäufchen festhalten, die wie auf flachen Tellern nur auf den Oberflächen einzelner Steine liegen. Zusammenhängende Erdräume stehen den Sträuchern überhaupt nicht zur Verfügung; denn je tiefer man gräbt, um so kleiner und sandiger werden die Häufchen, die man auf den Steinen findet. Wenn das Blockfeld nicht neu verschüttet wird, so überbrücken die Sträucher zuletzt alle Fugen und Löcher; unter der Mitwirkung von *Deschampsia flexuosa* und *Carex curvula* entsteht dann ein geschlossener Rasen, der zwar die ersten Sträucher noch immer enthält, aber selber doch erst aus nachträglich angesiedelten Arten besteht. Die Humuspolster, welche zugleich mit den Sträuchern die erste Phanerogamenvegetation bildeten, sind ganz verschwunden. Die Ericaceen haben hier die Bildung eines typischen Curvuletums eingeleitet. In allen Stadien läßt sich dieser Besiedelungsvorgang auf den Moränen am Nord-Fuße der Crasta Mora-Kette verfolgen. Von elf Stellen notierte ich hier:

| | | | |
|---|-------|---|-------|
| <i>Saxifraga aspera</i> | | <i>Agrostis rupestris</i> | 3 mal |
| var. <i>bryoides</i> | 7 mal | <i>Sempervivum montanum</i> | 3 „ |
| <i>Vaccinium uliginosum</i> | 7 „ | <i>Vaccinium Vitis idaea</i> | 3 „ |
| <i>Senecio carniolicus</i> | 7 „ | <i>Primula viscosa</i> All. | 3 „ |
| <i>Sesleria disticha</i> | 6 „ | <i>Solidago Virga-aurea</i> | |
| <i>Carex curvula</i> | 6 „ | var. <i>alpestris</i> | 3 „ |
| <i>Empetrum nigrum</i> | 6 „ | <i>Lycopodium Selago</i> | 2 „ |
| <i>Doronicum Clusii</i> | 6 „ | <i>Deschampsia flexuosa</i> | 2 „ |
| <i>Juniperus communis</i> | | <i>Poa laxa</i> | 2 „ |
| var. <i>nana</i> | 5 „ | <i>Luzula lutea</i> | 2 „ |
| <i>Rhododendron ferrugineum</i> | 5 „ | <i>Ranunculus glacialis</i> | 2 „ |
| <i>Chrysanthemum alpinum</i> | 5 „ | <i>Saxifraga Seguieri</i> | 2 „ |
| <i>Avena versicolor</i> | 4 „ | <i>Lonicera</i> (wohl <i>coerulea</i>) | 2 „ |
| <i>Juncus trifidus</i> | 4 „ | <i>Erigeron uniflorus</i> | 2 „ |
| <i>Vaccinium Myrtillus</i> | 4 „ | <i>Hieracium villosum</i> | 2 „ |

Übergänge verbinden das werdende Curvuletum mit dem entstehenden Schneetälchen oder mit der dauernd offenen Vegetation der nivalen Blockflora.

2. Schuttgebilde der Nivalzone.

In der Nivalzone (über 2500—2800 m) verschwindet ein Teil der in der alpinen noch häufigen Ablagerungsformen des Schuttes. Mit den Gewässern fehlen nicht nur die Ablagerungen durch Wassertransport, sondern auch die Konstanz der relativen Erosionsbasen. Denn während Flußtäler ihr Niveau nur unmerklich vertiefen, können es die wasserlosen Becken des Hochgebirges sehr merklich erhöhen. Ganze Tälchen sind oft

von Schutt erfüllt, der sich bis gegen die Gräte hinauf erstrecken kann (Blaisun-Uertsch-Grat). Gewöhnlich geht das Material in Lawinen oder als Steinschlag auf Schneefelder nieder; daher zersplittert es sich nicht stark und behält oft Dimensionen von $\frac{1}{4}$ bis 1 m bei. Die Schuttmasse selbst, $\frac{5}{6}$ des Jahres unter Schnee, bewegt sich vermutlich langsam strömend talwärts, ähnlich wie Firn, wo er sich zum eigentlichen Eisstrom sammelt, nur noch langsamer wegen der stärkeren inneren Reibung¹⁾. Die gewaltigen Mengen von Schneewasser versickern meist vollständig. Aber auf den oberen Blöcken und in Fugen zwischen denselben trifft man zur Aperaturzeit schwarze Erdmassen an, welche sich hier im Laufe langer Zeiten aus dem schmelzenden Schnee angereichert haben. Diese allein ermöglichen einigen Gefäßpflanzen das Leben. Solche Blockfelder umfassen Steinschlag- und Lawinenablagerung und Lawinenzüge; unmerklich gehen sie nach oben in die Produkte der Blockverwitterung in loco und in Abwitterungshalden über.

An flachen Stellen, besonders im unteren Teil der wasserlosen Tälchen, aber auch auf flachen Rücken und Pässen, ist der Schutt oft von ziemlich gleichmäßiger Größe und so eben gelagert wie ein Straßenpflaster. Dabei stehen die Stücke nicht selten auf ihrer schmalsten Seite, wie Flußgeschiebe, doch in keiner Richtung irgendwie ausgezeichnet. Diese ebenen Böden mögen durch eine Art von Sinterung der Schuttmasse, vielleicht unter dem Gewicht des Schnees oder durch darüberstreichende Lawinen hervorgebracht werden. Wenn sie aus Kalk, selbst Tonkalk bestehen, sind ihre Fugen offen, und selten gedeihen Pflanzen darin. Wenn sich aber in tonbildendem Gestein die Fugen verstopfen, so ist nicht nur die Verwitterungserde ein guter Wurzelgrund für Gefäßpflanzen, sondern auch der im Schnee gesammelte Schlick bleibt an der Oberfläche liegen und zur Verfügung der Vegetation. Wegen der kurzen Aperaturzeit fehlt es diesen geebneten Nival-Schuttböden nie an Feuchtigkeit, so daß sie eine reichere Vegetation tragen können.

Die nivalen Blockfelder verschiedener Entstehung enthalten alle die gleiche ärmliche Flora; chemische Gesteinsunterschiede kommen kaum in Betracht, weil die Erde hier ja nur selten aus dem Gestein hervorgeht, sondern mit dem Schnee aus der Luft kommt. Vorherrschend sind Humuspolster, besonders Steinbreche (*Saxifraga moschata*, *S. aspera* var. *bryoides*) und Horste. Als „Schuttstrecker“²⁾ bewähren sich in Vertiefungen *Sieversia reptans* und *Ranunculus glacialis*. Auch die Cerastien (*C. latifolium*, *uniflorum*, *pedunculatum*) können vereinzelte Rasen bilden; auf Urgestein trifft man noch *Poa laxa*.

Auch die ebenen Schutt- und Schlickflächen tragen zumeist Humuspolster: *Saxifraga androsacea*, *S. Seguieri*, *S. aspera* var. *bryoides*, *Silene acaulis*, *Androsace alpina*; ferner Cerastien, auch

¹⁾ Vgl. Gunnar Anderson, Solifluction. Journ. of Geology XIV.

²⁾ Vgl. Schröter (1908). S. 518.

Moospolster, alle rasenartig ausgebreitet. Wo aber ein wenig Wasser rieselt und den obersten Schlick entführt, breiten sich ganze Gärten von *Ranunculus glacialis* aus, wozu sich etwa noch *Saxifraga stellaris* gesellt.

In der Nivalregion wird selbst der ökologische Unterschied zwischen Schutt- und Felsflora verringert. Denn auch auf dem Anstehenden ist der äolische Staub wichtiger als die Verwitterungserde, und Humuspolster erlangen auch hier die größte Bedeutung. Dennoch gibt es einige Typen, die vom Fels nicht auf Schutt übergehen, z. B. *Eritrichium nanum*, *Androsace helvetica*, *Artemisia Genipi* (?).

Tabelle I. Geröllartige Böden.

| | Eugeogene Gesteine | Dysgeogene Silikatgesteine | Dysgeogene Kalkgesteine |
|---|---|--|---|
| Abwitterungshalden | 1. Schiefer: Fels und Feinschutt. Tonkalk: Schwache Brocken- schicht. Gips: Verkittete Brocken. Sand | 2. Granit: Fels und Grus, nebeneinander. Keine Brocken | 3. Dolomit: Felsstufen mit Feinschutt erfüllt (Zellendolomit z. T.) |
| Geröllhalden | 4 a. Brocken und Grand. Viel Feinerde | 5 a. Brocken und Blöcke. In Löchern humose Feinerde. Daneben Grus | 6 a. Brocken. Wenig Erde, diese in die Tiefe geschwemmt |
| Wasserläufe auf Geröllhalden | 4 b. Grand und Sand. Erde stellenweise ausgewaschen | 5 b. Grus, mit wenig Erde vermischt | 6 b. Grand |
| Lawinenbahnen auf Geröllhalden | 4 c. Brocken, Grand und Erde, teils vermischt, teils nebeneinander | 5 c. Brocken und Grus vermischt; oft nur Grus | 6 c. Brocken; stellen- weise viel Erde dazwischen |
| Lawinen-Ablage- rungen am Fuße von Geröllhalden | 4 d. Brocken; Blöcke. Erde nur in größerer Tiefe | 5 d. Blöcke und Brocken | 6 d. Blöcke, Brocken |

3. Abwitterungshalden.

Wenn die Neigung des Anstehenden dem Reibungswinkel des betreffenden Gesteins ungefähr entspricht (vgl. S. 8), so bleiben die Trümmer darauf gerade noch liegen. Nun haben aber die Felswände keine einheitlichen Böschungen, sondern sie setzen sich aus einer unzählbaren Menge von Kanten und Ecken, kleinen Terrassen, Winkeln und Wänden zusammen. Überall sind kleine Stufen, erfüllt von Gesteinstrümmern. Bei geringeren Böschungsgraden lehnen die frisch abbröckelnden und stürzenden Trümmer an die schon auf den Vorsprüngen liegenden an, spätere an diese; und so bedeckt sich die Felsoberfläche mit Trümmerhaufen, die von einzelnen Punkten aus getragen werden, so wie die gotischen Bauwerke umwoben sind von einem selbständigen Säulen- und Bogenwerk, dessen Träger auf wenigen kleinen Vorsprüngen und Terrassen der Gebäude ruhen. Bricht ein auf solche Art belasteter Felsvorsprung selbst ab, so rollt natürlich alles, was direkt und indirekt auf ihn sich stützte, mit zu Tal. Aber viele Felshänge umgeben sich so doch mit einer — freilich unbeständigen — Schutthülle bei einer Böschung, die größer ist, als der Reibungswinkel des betreffenden Gesteins. Natürlich ist die Schutthülle um so mächtiger, je weniger die Böschung größer ist als der Reibungswinkel. Sie hängt aber auch von den spezifischen Verwitterungsformen der Gesteine ab. Ich bezeichne solche Halden, wo sich Felsen mit frischen Verwitterungsprodukten in begrenztem Maße umhüllen, als **Abwitterungshalden** (vgl. Fig. 3).

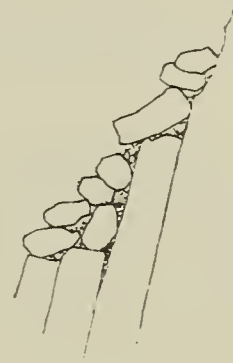


Fig. 3. Verteilung der Feinerde auf Abwitterungshalden.

Ihre Böschung ist größer als der Reibungswinkel, geologisch übermaximal.

Indessen kann auch auf schwächer geneigten Halden das Wachstum der Schuttdecke begrenzt werden durch äußere, zufällig mitwirkende Faktoren. Durch Lawinen oder Frühjahrsbäche werden auch bei geringem Gefälle die alljährlichen Verwitterungsprodukte regelmäßig entfernt, so daß die Schutthülle sich vorweg durch Abwitterung von dem neu entblößten Felsen regeneriert. Dabei ist der Feinerdegehalt der Abwitterungshalden nicht gering; denn in den Winkeln von Fels und Schutt sammelt sich neu entstehendes und hergewehtes Material leicht an; die geringe Beständigkeit aller Verhältnisse bewirkt freilich auch häufige Verluste von Wurzelerde. Daher ist die Geschwindigkeit der Erdbildung durch Verwitterung wichtig für den Grad der Bewachsung; eugeogene Gesteine tragen die reichste Vegetation. Abwitterungshalden vereinigen, teils an einem und demselben Orte, teils an benachbarten Stellen, Eigenschaften des Gerölls mit solchen der Felsen. Ihre Vegetation setzt sich meist aus Exochomophyten¹⁾ und Schuttpflanzen zusammen. Nicht selten

¹⁾ Vgl. O e t t l i (1903) S. 194.

dringen aber die Wurzeln auch in die Spalten des verdeckten Felsgrundes hinein.

Manche Eindringlinge aus besseren Böden danken sogar ihre Existenz allein der Felsunterlage, während die Beweglichkeit der Schutthülle ihr Wachstum hemmt. Die Zahl günstiger Wuchsorte ist überhaupt beschränkt; dennoch kann die Vegetation den empfindlichen Gleichgewichtszustand zwischen günstigen und schädlichen Einflüssen um ein wenig zu ihrem Vorteil ändern.

a) Schiefer-Abwitterungshalden.

Kalk- und Schiefer-Abwitterungshalden tragen eine um zahlreiche Felsenpflanzen vermehrte Geröllflora; die Formen sind aber stets geschlossener als im Geröll. Schwach quellige Schiefer-Abwitterungshalden beherbergen aber in *Ranunculus parnassiiifolius* eine Art, die dem Fels fehlt und sehr selten im Kalkgeröll wächst. Außerdem gibt es noch einige Arten, die auf Schiefer-Abwitterungshalden häufiger angetroffen werden als an irgend einem anderen Standort, aber doch nicht darauf beschränkt sind. An zwölf Beobachtungsorten solcher Mischflora auf abwitterndem Schiefer fanden sich zwischen 2250 und 2500 m Höhe:

a) Typische Besiedler der Abwitterungshalden.

| | | | | |
|---------------------------------|-------|--|---------------------------------------|-------|
| <i>Minuartia verna</i> . . . | 9 mal | | <i>Pedicularis verticillata</i> . . . | 5 mal |
| <i>Saxifraga aizoides</i> . . . | 9 „ | | <i>Saxifraga oppositifolia</i> . . . | 4 „ |
| <i>Oxytropis montana</i> . . . | 8 „ | | <i>Ranunculus parnassiiifol.</i> | 2 „ |
| <i>Veronica fruticans</i> . . . | 6 „ | | <i>Leontodon montanus</i> . . . | 2 „ |

b) Geröllpflanzen.

| | | | | |
|-----------------------------------|-------|--|---------------------------------|-------|
| <i>Campanula cochleariifol.</i> | 8 mal | | <i>Galium asperum</i> . . . | 4 mal |
| <i>Trisetum distichophyllum</i> | 7 „ | | <i>Hutchinsia alpina</i> . . . | 3 „ |
| <i>Viola calcarata</i> | 7 „ | | <i>Linaria alpina</i> | 2 „ |
| <i>Cerastium latifolium</i> . . . | 6 „ | | | |

c) Felsbewohner.

| | | | | |
|-----------------------------------|-------|--|-----------------------------------|-------|
| <i>Saxifraga Aizoon</i> | 8 mal | | <i>Saussurea alpina</i> | 3 mal |
| <i>Aster alpinus</i> | 4 „ | | | |

d) Eindringlinge aus geschlossenen Beständen:

| | | | | |
|---------------------------------------|-------|--|-----------------------------------|-------|
| <i>Sesleria coerulea</i> | 9 mal | | <i>Taraxacum off. ssp.</i> | |
| <i>Festuca pumila</i> | 8 „ | | <i>erectum</i> | 3 mal |
| <i>Thymus Serpyllum</i> | 8 „ | | <i>Botrychium Lunaria</i> . . . | 3 „ |
| <i>Polygonum viviparum</i> | 6 „ | | <i>Draba aizoides</i> | 3 „ |
| <i>Poa alpina</i> | 5 „ | | <i>Carex sempervirens</i> . . . | 2 „ |
| <i>Aconitum Napellus</i> | 5 „ | | <i>Helianthemum nummular.</i> | 2 „ |
| <i>Hedysarum obscurum</i> | 5 „ | | <i>Ligusticum Mutellina</i> . . . | 2 „ |
| <i>Anthyllis Vulneraria</i> | 4 „ | | <i>Valeriana montana</i> . . . | 2 „ |
| <i>Androsace Chamaejasme</i> | 4 „ | | <i>Carduus sp.</i> | 2 „ |
| <i>Cirsium spinosissimum</i> | 3 „ | | | |

In größerer Höhe (über 2500 m) gehen die Abwitterungshalden allmählich in die nivalen Blockfelder (S. 18) über. Ausgebreitete Formen sind zwar noch immer häufig; aber an die Stelle der Wiesenpflanzen treten Humuspolster, darunter einige Arten, die in geringerer Höhe nur auf Granit wachsen (*Oxyria digyna*, *Androsace alpina*, *Saxifraga aspera* var. *bryoides*). An drei solchen Standorten (2550—2800 m) notierte ich:

| | | | |
|--|-------|------------------------------------|-------|
| <i>Poa alpina</i> | 3 mal | <i>Taraxacum</i> off. ssp. | |
| <i>Cerastium latifolium</i> | 3 „ | <i>erectum</i> | 3 mal |
| <i>Hutchinsia alpina</i> | 3 „ | <i>Sesleria coerulea</i> | 2 „ |
| <i>Saxifraga oppositifolia</i> | 3 „ | <i>Salix reticulata</i> | 2 „ |
| <i>S. Aizoon</i> | 3 „ | <i>Saussurea alpina</i> | 2 „ |
| <i>Ligusticum simplex</i> | 3 „ | | |

Abwitterungshalden aus ganz weichem Tonschiefer, etwa 2600 m über Meer, tragen einzeln wachsende, große Stöcke von *Campanula cenisia* und *Oxytropis montana*, welche mit starken Wurzeln in der Tiefe, oft im Anstehenden, wurzeln und ihre Zweige weniger zwischen als vielmehr ü b e r dem Schutt entwickeln.

200—300 m tiefer stehen an ihrer Statt:

Chrysanthemum atratum und *Saxifraga aizoides*

und seltener

Peucedanum Ostruthium und *Doronicum scorpioides*.

b) Gips-Abwitterungshalden.

Eine ärmliche, aber typische Vegetation tragen die Abwitterungshalden von Gips. Sie besteht aus *Saxifraga aizoides*, *S. oppositifolia*, *Trisetum spicatum*, *Artemisia Genipi* und *Hutchinsia alpina*¹⁾. Die letztere ist zur Polsterform zusammengedrängt und imstande, Adventivwürzelchen zu bilden. Die Saxifragen bestehen oft nur aus wenigen kriechenden Zweigen; schlecht befestigt sind die Horste von *Trisetum spicatum*, und selbst der Erdstamm von *Artemisia* wird oft so ganz bloßgespült, daß er wie ein oberirdischer Trieb in der Luft hängt. Diese Bevorzugung oberirdischer Stengel erklärt sich aus dem Umstand, daß der ganze Gipsboden fast zu einer einzigen Masse zusammengekittet ist, in welche Pflanzenorgane nur schwer eindringen, und die auch weder bleibende Spalten noch Nischen besitzen kann.

c) Abwitterungshalden aus Silikatgestein.

Der Granit bildet am Albula keine Abwitterungshalden. Er wird von so tiefen Rinnen durchfurcht, daß dazwischen nur Felsgräte stehen bleiben; und in den Rinnen selbst zerfällt der Schutt rasch zu rieselndem Grus mit typischer Geröllflora (vgl. S. 27).

¹⁾ *Gypsophila repens* scheint, wenigstens in Nord-Exposition, nicht so hoch (2400 m) zu steigen.

d) Dolomit-Abwitterungshalden.

Der triadische Dolomit ist am Albula so bröckelig, daß sich an übermaximal steilen Gehängen wegen der raschen Verwitterung keine Pflanzen ansiedeln können; an Stellen von maximaler (bleibender) Böschung geht aber die Zertrümmerung des Gesteins so schnell vor sich, daß, wenn einmal eine gewisse Vegetation erschienen ist, sich die Oberfläche des Felsen auch schon in Blöcke und kleinere Steine aufgelöst hat. Eine typische Felsflora fehlt daher dem Zellendolomit; sie ist ersetzt durch eine solche der Abwitterungshalden. Ihre Hauptvertreter sind polsterdichte Rasen von *Carex firma*, *Saxifraga caesia*, *S. oppositifolia*, seltener *Festuca pumila*, und „verholzte Rasen“ (wurzelnde Spaliere) von *Salix reticulata*, *S. retusa*, *Dryas octopetala*. Mit starkem Erdstamm gesellt sich zu diesen *Ligusticum Mutellina*. Wo beweglicher Schutt angesammelt ist, erwehren sich die schlanken Rosetten von *Crepis Jacquini* und *C. Tergloviensis*, sowie von *Leontodon montanus* desselben. Die langen Triebe von *Carex rupestris* durchwandern ruhende Schuttgärtchen. An besonders geschützten Stellen, namentlich in den Rasen der ersten Ansiedler, treten dann Arten von geringer Ausdehnungsfähigkeit auf: *Polygonum viviparum*, *Chamorchis alpinus*, *Ranunculus alpestris*, *Leontopodium alpinum*, *Saxifraga aizoides* (Fig. 31); selbst *Sesleria coerulea* wächst meist nur aus *Carex firma*-Rasen hervor.

Ogleich die Vegetation hier nur einzelne grüne Flecke bildet, fällt doch stets ein gewisses Zusammenleben mehrerer Arten auf. Sie ist wohl ein Anfang oder Rest einer geschlossenen Pflanzengesellschaft, woran diese Vegetationsflecke oft grenzen. Als Anfänge erscheinen die grünen Flecke, wenn man ihre Neigung zur Vergrößerung betrachtet, als Reste aber, wenn man sieht, wie die Zerstörung der Grasnarbe, den vom Vieh getretenen Wegen (Kuhtreien) folgend, gegen die geschlossene grüne Decke vorrückt. Es scheint also, daß hier die Vegetation unter natürlichen Bedingungen einen geschlossenen Verband bilden könnte, daß aber gegenwärtig die Beweidung das Verhältnis pflanzenfreundlicher und feindlicher Umstände ungünstig verändert hat. In größerer Höhe oder bei stärkerem Gefälle sind aber die Lebensbedingungen von Natur aus ähnlich wie an der Paßhöhe unter der Verschlechterung durch den Weidegang.

Unter den Abwitterungshalden beherbergen also die aus Granit keine, die aus Tonkalk und Schiefer nur wenige eigene Wuchsformen. Diejenigen aus Dolomit tragen einen Bestandestypus der Felsflora dieses Gesteins (d. i. wohl des Kalkes überhaupt in der betreffenden Höhe); diejenigen aus Gips dagegen treffen eine enge Auslese und geben Lufttrieben den Vorzug.

4. Gerölle.

a) Veränderlichkeit der Geröllhalden.

Teilweise schon auf den „Abwitterungshalden“, allgemein aber bei größerem Gefälle, stürzen die durch Verwitterung ab-

gelösten Trümmer sofort, oder auf eine geringfügige Veranlassung hin, in die Tiefe. Dadurch wird das Anstehende immer aufs neue den klimatischen Angriffen ausgesetzt und verwittert rascher, als unter der bei kleinerer Böschung noch möglichen Schuttdecke. Die herabrollenden Schuttstücke (Geröll) häufen sich am Grunde der Felsen an, mit der größtmöglichen Böschung, die aber naturgemäß kleiner ist als diejenige des Anstehenden. Durch den Gang der Verwitterung wird aber das Anstehende immer weniger steil, besonders in seinen unteren Teilen; endlich bleibt der entstehende Schutt darauf liegen; dann hat sich zwischen dem Geröllhaufen und den steileren oberen Teilen der Felswand eine neutrale Zwischenzone vom Charakter der *Abwitterungshalden* eingeschoben. Während nun die Felswand weiter zurück verwittert und der Geröllkegel dadurch immer mächtiger wird, scheint die Zone der „Abwitterungshalde“ sich langsam nach oben zu verschieben. Ihre unteren Teile verschwinden unter dem wachsenden Geröllkegel, dessen oberer Teil daher einen Kern anstehenden Materials besitzt. So täuschen alte Geröllkegel oft ein viel größeres Volumen vor, als wirklich von ihrer Schuttmasse erfüllt wird. Ihre Böschung schwankt zwischen 27—34° (vgl. *P i w o w a r* [1903]).

Die Geröllhalden sind verschiedenen Veränderungen in der Lagerung unterworfen; manche davon sind mit Materialzufuhr verbunden, andere nicht. Das regelmäßige Wachstum der Halden erfolgt durch Steinschlag. Im Sommer werden nicht selten Pflanzen davon getroffen und zerquetscht; im Winter bleiben die Trümmer im Schnee stecken und setzen sich bei dessen Schmelze sachte auf die Geröllhalde nieder. Über Bäche vgl. oben S. 10. Lawinenschutt verhält sich wie auf Schnee gefallenes Geröll.

Die Veränderungen, die *nach* der Ablagerung des Schuttes stattfinden, können entweder die ganze Geröllmasse betreffen oder nur ihre Oberfläche. Eine Erscheinung der ersteren Art ist das allgemeine Zusammensitzen (Sintern) des Gerölls, welches durch Gefrieren und Auftauen des festgehaltenen Wassers, durch Temperaturveränderungen¹⁾, vielleicht auch Schwankungen des Wassergehaltes bewirkt wird. Wegen der geringen Stärke und der großen Ausdehnung der Bewegung entstehen an der Oberfläche keine starken Verschiebungen, welche die Vegetation schädigten. Wichtiger sind die Rutschungen, die durch partielle Überlastung (infolge kleiner Felsstürze, auch von Schnee), viel häufiger aber durch Übersättigung mit Wasser veranlaßt werden. Primär lagern sich die Geröllmassen ja unter der größten zu jener Zeit möglichen Böschung ab; nachträglich können sie aber so stark durchnäßt werden, daß eben jene Böschung sich nicht mehr halten kann; denn das Wasser vermindert die Reibung. Dann entstehen Ausbauchungen und Rutschungen auf den Geröllhalden²⁾.

¹⁾ *P e n c k*, Morphologie der Erdoberfläche. I. S. 221.

²⁾ Vgl. *G u n n a r A n d e r s s o n*, Solifluction. Journ. of Geology XIV.

Am verbreitetsten sind die meist auch durch Wasserübersättigung veranlaßten oberflächlichen Geröllbewegungen. Die in geringer Tiefe liegenden Erdhäufchen schwellen bei jeder Durchnässung auf und verändern dadurch die Lage der auf ihnen ruhenden Steine. Gleichzeitig werden sie aber durchweicht, und, anstatt die Steine durch ihre Quellung zu heben, werden sie oft selbst durch deren Gewicht flachgedrückt, seitwärts ausgequetscht und durch das gleichzeitig rieselnde Wasser zum Teil fortgespült. Wenn der Schnee schmilzt, ist die Spülung gering, die Durchweichung aber um so größer; dann sinken alle größeren Brocken in ihre feinkörnigere Umgebung ein oder lösen sich doch durch eine klaffende Spalte von der Bergseite der Halde los. Die Bewegung der größeren Stücke ist dabei teils gleitend, teils rollend. Die bindende Kraft des Wassers verhindert das Nachdrängen des Feinschuttes, der erst nach völliger Austrocknung die entstandenen Spalten und Unebenheiten ausfüllt. Diese kleinen Bewegungen an der ganzen Oberfläche folgen jedem sommerlichen Regen- oder Schneefall; sie können den Pflanzenwuchs erheblich schädigen. — Eine ähnliche Erscheinung des Ausfließens oder besser des Ausgespültwerdens feiner Erde unter kompakten, schweren Massen hervor ist von den Weiden bekannt, wo ganze Vegetationspolster dadurch in langsame, rollende Bewegung geraten.

Manche Arten von Schuttbewegung liegen nicht in den Eigenschaften des Gerölls allein begründet, sondern werden durch äußere Eingriffe veranlaßt.

Pflanzenfeindlich wirkt die Begehung (Beweidung) der Geröllhalden; jeder Tritt erzeugt — wenigstens im feineren Geröll — eine Stufe, deren Abfall talwärts und deren Wand bergwärts übermäßig steil sind. Der äußere Rand der Terrasse wird gelegentlich abstürzen; wenn aber der innere Rand durch Nachstürzen ausgefüllt wird, so entsteht dadurch etwas weiter oben eine neue übersteile Haldenstelle; indem auch diese einstürzt, bildet sich höher oben eine weitere usw., bis die Bewegung etwa durch eine Unregelmäßigkeit der Geröllhalde kompensiert wird. Wegen dieser sich weit hinauf und lange Zeit fortpflanzenden Bewegung kann häufige Begehung durch Weidevieh nicht nur die Entstehung und Ausbreitung einer Vegetation verhindern, sondern selbst eine schon vorhandene Wiesendecke vollständig zerstören und damit ruhende Gehänge in den Zustand von Geröllhalden versetzen.

Als orographisch bedingte Oberflächenveränderungen kann man diejenigen zusammenfassen, welche durch Wildbäche und Lawinen auf den Geröllhalden hervorgerufen werden (vgl. oben S. 10). Von der Zusammensetzung der Geröllhalde (S. 20); von der Art und Stärke der regelmäßigen Bewegungen und vom Klima (Höhe, Exposition) hängt der Grad der Bewachsung ab, bei welchem die Ausbreitungstendenz der Vegetation mit den schädlichen Faktoren im Gleichgewicht schwebt. Dieser Bewachsungsgrad kann jede Stelle einnehmen zwischen vollständiger

Sterilität bei starker, und zusammenhängendem Rasen bei sehr langsamer Schutzzufuhr. Da sich der Gleichgewichtszustand in der Regel nicht verändert, ist auch die Vegetationsform konstant (vgl. S. 14). Nur wo äußere, nicht gerölleigene Faktoren wirken (Gewässer, Lawinen; Beweidung, auch Kunstbauten usw.), kann sich das Gleichgewicht zum Vor- oder Nachteil der Vegetation verschieben. Entstehung neuer Lawinenzüge, Überstoßung der Alpen und Anschnitt von Geröllhalden begünstigen die Verschüttung, während durch Verlassen steiler Weiden, durch Lawinenverbannung usw. die Vegetationsverhältnisse verbessert werden können (vgl. C l e m e n t s [1905] S. 239: „Sekundäre Succession“).

b) Vegetation der Geröllhalden.

a) Granitgeröll.

(Tab. I, 5.)

Der Granit zerfällt nicht, wie etwa ein massiger Kalkstein, in gleichförmige Trümmer, die sich allmählich weiter zersetzen, sondern er verwittert zunächst zu Blöcken, dann aber sofort zu rieselndem Grus, der sich in langen Streifen über die Blockhalden hinab ergießt.

Im rieselnden Grus wachsen *Linaria alpina* und *Androsace alpina* mit langen, biegsamen Zweigen, die bald den Schutt durchwandern, bald ihn unter sich wegrinnen lassen. Dabei werden alle Äste in die Gefällsrichtung gezogen, und die Pflanzen sehen wie gekämmt aus.

Mit verholzten unterirdischen Stengeln wachsen *Myosotis pyrenaica* und *Oxyria digyna*. Beide gehören vielleicht ursprünglich den benachbarten Blockhalden an, werden aber auf dem Rieselschutte üppiger, welchen sie stark stauen. Dabei werden ihre bergwärts gelegenen Teile verschüttet und zu stärkerem Wachstum („Schuttstrecker“¹⁾) veranlaßt. In etwas schwächtigen Exemplaren gesellen sich hierzu oft noch *Ranunculus glacialis* und *Luzula spicata*.

In den Blockhalden, die den Grund und die Umgebung des Rieselschuttes bilden, sind es ziemlich oberflächliche aber nichtsdestoweniger tiefe Löcher mit Erde oder Humus, auf welche sich die Vegetation beschränkt. Dem entspricht auch ein vollständiger Mangel an Ausbreitungstrieben. Am breitesten entwickelt sich noch die nicht gerade vorherrschende *Arabis alpina*. Häufig finden sich aber die dichten Horste von *Luzula spadicea*, die lockeren von *Poa laxa*, ferner die auch dem Grus nicht fehlenden *Myosotis pyrenaica* und *Oxyria digyna*, beide noch dichter als im Grus, aber doch in kleineren Stöcken. Rosettenförmig mit langem Erdstamm wächst *Primula viscosa* All., mit kürzerem Stamm *Sieversia reptans*.

Beide Geröllformen des Granits, besonders indessen die blockige, werden aber noch von einer Pflanzengruppe besiedelt,

¹⁾ Vgl. S c h r ö t e r (1908). S. 518.

die ihnen gemeinsam mit anderen Schuttböden und dem Granitfels angehört und deren Hauptvertreter Steinbreche sind: *Saxifraga aspera* var. *bryoides*, *S. androsacea*, *S. oppositifolia*. Dazu gehören noch; *Chrysanthemum alpinum*, *Androsace alpina* und allerlei Moose in Polstern. Gleichviel ob im Grus, ob auf oder zwischen Blöcken oder auf dem Anstehenden, wo nur in einem geschützten Winkel ein Häufchen Erde liegt, da können diese Polster sich ansiedeln. Im Granitgebirge gibt es keinen Verwitterungszustand, der diese verbreitete Gruppe von Polsterformen ausschließt.

Die Brocken- und Grusform des Granitgerölls zusammen ergaben von 13 Stellen in Höhen von 2350—2700 m:

| | | | |
|--|--------|--|-------|
| <i>Poa laxa</i> | 11 mal | <i>Linaria alpina</i> | 6 mal |
| <i>Ranunculus glacialis</i> | 11 „ | <i>Poa alpina</i> | 5 „ |
| <i>Saxifraga aspera</i> | | <i>Saxifraga oppositifolia</i> | 5 „ |
| var. <i>bryoides</i> | 11 „ | <i>S. Seguieri</i> | 5 „ |
| <i>Oxyria digyna</i> | 9 „ | <i>Salix herbacea</i> | 4 „ |
| <i>Androsace alpina</i> | 9 „ | <i>Sieversia reptans</i> | 4 „ |
| <i>Doronicum Clusii</i> | 9 „ | <i>Campanula Scheuchzeri</i> | 4 „ |
| <i>Luzula spadicea</i> | 8 „ | <i>Achillea nana</i> | 4 „ |
| <i>Myosotis pyrenaica</i> | 8 „ | <i>Sesleria disticha</i> | 3 „ |
| <i>Chrysanthemum alpinum</i> | 8 „ | <i>Luzula spicata</i> | 3 „ |
| <i>Cerastium uniflorum</i> | 7 „ | <i>Hutchinsia alpina</i> | 3 „ |
| <i>Primula viscosa</i> | 7 „ | <i>Saxifraga moschata</i> | 3 „ |
| <i>Trisetum spicatum</i> | 6 „ | <i>Adenostyles tomentosa</i> | 3 „ |
| <i>Arabis alpina</i> | 6 „ | | |

In der Gesamtflora der Granit-Geröllhalden überwiegen somit die Formen der Brockenböden bei weitem.

Beim Granit sind die Erdmassen schon auf Steinschlaghalden so zahlreich und zugleich so unregelmäßig verteilt, daß darüberziehende Lawinen keine neuen Wuchsmöglichkeiten mehr schaffen können. Darum wirken Grundlawinen höchstens zerstörend, nicht aber auslesend auf die allgemeine Geröllflora. Arten, die dieser fehlen, wachsen auf Lawinenhalden erst recht nicht. Nur gegen den unteren Rand des Ablagerungsgebietes tritt das feinere Geröll vor den Blöcken zurück, und die Pflanzen der Schuttlöcher herrschen vor. *Pedicularis rostrato-capitata* scheint diesen Standort allen anderen vorzuziehen. Sie vereinigt sich mit *Salix Lapponum* und *glauca*, *Dryopteris spinulosa* und *Adenostyles tomentosa* zu einer Gesellschaft, die man vielleicht als Vorposten der Karfluren betrachten darf. Innerhalb der Waldregion sind die Schuttkegel der Lawinen regelmäßig von Hochstauden bedeckt.

β) Kalkgerölle.

(Tab. I, 4, 6.)

Leicht und schwer verwitterbare Sedimentgesteine sind hier zusammengefaßt; denn selbst die widerstandsfähigsten davon bieten, wenn nur ihre Verwitterung weit genug fortgeschritten

ist oder durch Bäche und Lawinen unterstützt wurde, ähnliche Vegetationsbedingungen wie weichere Gesteine bei geringerem Verwitterungsgrad. Manche Tonschiefer können aber gar kein Gerölle bilden, weil sie zu rasch zerfallen. Über so weichem Boden bilden oft die herabfallenden Trümmer härterer Gesteine breite, terrassenförmige Geröllhalden.

Steinschlaghalden von Kalk und Dolomit enthalten wenig Erdmassen und diese nur in gewisser Tiefe. Die Halden wachsen nur durch Auflagerung von „Brocken“; Feinerde wird, größtenteils äolisch, nur spärlich eingelagert. Die Stein-Luftschicht ist hier am mächtigsten und sterilsten. Am Albula erstrecken sich solche Geröllhalden von 2500—3000 m über Meer. Die Vegetation nimmt weder merklich zu noch auch ab, denn sie ist das Ergebnis fast gleichbleibender dynamischer Verhältnisse (vgl. S. 14). Die Steine sind ziemlich fest ineinander verkeilt und machen nur kurze, ruckweise Bewegungen, die nicht genügen, um die Zweige in die Gefällsrichtung zu ziehen. Diese wachsen daher ziemlich gleichmäßig radial.

Die aus Malmkalk helvetischer Fazies (Eschers Hochgebirgskalk) bestehenden Geröllhalden sind durch *Thlaspi rotundifolium* ausgezeichnet, welchem sich am Spanneggsee (Kt. Glarus) 1550 m über Meer *Geranium Robertianum*, *Viola cenisia* und *Silene vulgaris* zugesellen (Tab. I, 6a). Der triadische Dolomit vom Piz Uertsch am Albula verwittert in sehr ähnlicher Form; die Vegetation seiner Geröllhalden (2600—2800 m) gleicht aber morphologisch nicht derjenigen des Malmgerölls, sondern derjenigen von Blöcken, die sich durch Bewegungen des Bodens wenig beeinflussen läßt, denn zusammengedrückte Formen herrschen vor. Nach der Häufigkeit geordnet sind es:

| | |
|--------------------------------|----------------------------------|
| <i>Saxifraga oppositifolia</i> | <i>Poa minor</i> |
| <i>Hutchinsia alpina</i> | <i>Taraxacum officinale</i> |
| <i>Minuartia verna</i> | ssp. <i>erectum</i> |
| <i>Arabis pumila</i> | <i>Doronicum scorpioides</i> |
| <i>Cerastium latifolium</i> | <i>Saxifraga muscoides</i> |
| <i>Arabis coerulea</i> | <i>Campanula cochleariifolia</i> |

Das Zurücktreten ausgebreiteter Formen ist aber vielleicht mehr dem Einfluß der Höhe als demjenigen der Bodenverhältnisse zuzuschreiben.

Wo durch Lawinen (Tab. I, 6c) oder durch größeren Tongehalt des Gesteins (Tab. I, 4) die Erdräume reichlicher werden und näher an die Oberfläche herankommen, wachsen außer *Galium asperum*¹⁾, welches den sterilsten Brockenhalden fehlt, solche Arten, deren ausgebreitete Zweige Adventivwurzeln bilden können: *Cerastium latifolium*, *Minuartia biflora*, *Campanula cenisia* und *Saxifraga oppositifolia*. Regelmäßig bewurzeln sich die langen Triebe von *Trisetum distichophyllum*, *Viola calcarata*,

¹⁾ Meist in der Ssp. *G. anisophyllum* (Vill.) Briq. var. *Gaudini* Briq., aber beim Trocknen nicht schwarz werdend. (Vgl. Schinzu u. Keller, Flora der Schweiz, II. Teil 1905, S. 205.)

Campanula cochleariifolia. Auf acht solcher Geröllhalden am Piz Uertsch und Blaisun, in Höhen von 2250—2550 m notierte ich:

| | | | |
|---|-------|--|-------|
| <i>Hutchinsia alpina</i> | 8 mal | <i>Linaria alpina</i> | 3 mal |
| <i>Trisetum distichophyllum</i> | 5 „ | <i>Senecio Doronicum</i> | 3 „ |
| <i>Sesleria coerulea</i> | 5 „ | <i>Botrychium Lunaria</i> | 2 „ |
| <i>Poa minor</i> | 5 „ | <i>Festuca rupicaprina</i> | 2 „ |
| <i>Festuca pumila</i> | 5 „ | <i>F. pulchella</i> | 2 „ |
| <i>Cerastium latifolium</i> | 5 „ | <i>Carex ferruginea</i> | 2 „ |
| <i>Silene vulgaris</i> | 5 „ | <i>Polygonum viviparum</i> | 2 „ |
| <i>Galium asperum</i> | 5 „ | <i>Biscutella laevigata</i> | 2 „ |
| <i>Poa alpina</i> | 4 „ | <i>Hedysarum obscurum</i> | 2 „ |
| <i>Minuartia (verna u. biflora)</i> | 4 „ | <i>Ligusticum Mutellina</i> | 2 „ |
| <i>Arabis alpina</i> | 4 „ | <i>Thymus Serpyllum</i> | 2 „ |
| <i>Viola calcarata</i> | 4 „ | <i>Doronicum scorpioides</i> | 2 „ |
| <i>Campanula cochleariifolia</i> | 4 „ | <i>Saussurea alpina</i> | 2 „ |
| <i>Saxifraga oppositifolia</i> | 3 „ | <i>Carduus defloratus</i> | 2 „ |
| <i>S. aizoides</i> | 3 „ | <i>Leontodon spec.</i> | 2 „ |
| | | <i>Taraxacum officinale</i> | 2 „ |

Beinahe vorherrschend werden Arten mit unterirdischen, wurzelnden Trieben in den zeitweiligen Wasserrinnen dieser nämlichen Geröllhalden (Tab. I, 4 b, 6 b, vgl. S. 10), infolge des höheren Gehaltes an Feinerde. Das Auftreten von *Ranunculus geraniifolius* und vielleicht auch von *Aconitum Napellus* muß dagegen der Überrieselung selbst zugeschrieben werden. An zehn solchen Rinnen wuchsen:

| | | | |
|---|-------|--|-------|
| <i>Trisetum distichophyllum</i> | 7 mal | <i>Campanula cochleariifolia</i> | 4 mal |
| <i>Silene vulgaris</i> | 7 „ | <i>Leontodon sp.</i> | 4 „ |
| <i>Cerastium latifolium</i> | 7 „ | <i>Festuca pumila</i> | 3 „ |
| <i>Poa minor</i> | 6 „ | <i>Saxifraga oppositifolia</i> | 3 „ |
| <i>Hutchinsia alpina</i> | 5 „ | <i>Ligusticum Mutellina</i> | 3 „ |
| <i>Saxifraga aizoides</i> | 5 „ | <i>Cirsium spinosissimum</i> | 3 „ |
| <i>Doronicum scorpioides</i> | 5 „ | <i>Senecio Doronicum</i> | 3 „ |
| <i>Sesleria coerulea</i> | 4 „ | <i>Minuartia verna</i> | 2 „ |
| <i>Poa alpina</i> | 4 „ | <i>Aconitum Napellus</i> | 2 „ |
| <i>Ranunculus geraniifolius</i> | 4 „ | <i>Oxytropis montana</i> | 2 „ |
| <i>Viola calcarata</i> | 4 „ | <i>Galium asperum</i> | 2 „ |

Auf ganz jugendlichen Halden ähnlichen Gerölls und am Fuße der großen, wo nur geringe Rutschungen vorkommen, siedeln sich *Sieversia reptans* und — viel seltener — auch *Ranunculus glacialis* an. Polsterbildner, aber auch ausgebreitete Arten, gesellen sich hinzu. Am besten betrachtet man diese Blockvegetation als einen Übergang zur nivalen (S. 18), denn in der alpinen Region nehmen solche Blockmassen doch meist nur kleine Areale ein. An neun derartigen Orten (2300—2700 m) fand ich:

a) L e i t a r t :

Sieversia reptans 6 mal.

b) A u s d e r G e r ö l l f l o r a :

| | | | |
|--|-------|---------------------------------------|-------|
| <i>Viola calcarata</i> | 5 mal | <i>Cerastium latifolium</i> | 2 mal |
| <i>Arabis coerulea</i> | 4 „ | <i>Arabis alpina</i> | 2 „ |
| <i>Linaria alpina</i> | 4 „ | <i>Campanula cenisia</i> | 2 „ |
| <i>Poa minor</i> | 3 „ | <i>Trisetum distichophyllum</i> | 1 „ |
| <i>Hutchinsia alpina</i> | 3 „ | <i>Silene vulgaris</i> | 1 „ |
| <i>Doronicum scorpioides</i> | 3 „ | <i>Saussurea alpina</i> | 1 „ |
| <i>Minuartia</i> sp. | 2 „ | | |

c) A u s d e r W e i d e :

Ligusticum Mutellina 5 mal.

Überleitend zu Schneetälchen, in Gesellschaft von Moosen:

| | | | |
|--------------------------------------|-------|-------------------------------------|-------|
| <i>Sesleria coerulea</i> | 4 mal | <i>Festuca pumila</i> | 2 mal |
| <i>Poa alpina</i> | 4 „ | <i>Homogyne alpina</i> | 2 „ |
| <i>Salix retusa</i> | 3 „ | <i>Myosotis pyrenaica</i> | 2 „ |
| <i>Polygonum viviparum</i> | 3 „ | <i>Bartsia alpina</i> | 2 „ |

d) V e r s c h i e d e n e r H e r k u n f t :

| | | | |
|---------------------------------------|-------|---------------------------------------|-------|
| <i>Cystopteris fragilis</i> | 2 mal | <i>Ranunculus glacialis</i> | 1 mal |
| <i>Saxifraga muscoides</i> | 2 „ | <i>Androsace alpina</i> | 1 „ |
| <i>S. oppositifolia</i> | 2 „ | | |

Die Ablagerungsgebiete der Lawinen sind nicht scharf begrenzt; in gleicher Weise verklingt die für das Ablagerungsgebiet charakteristische Florula allmählich, um nach oben von derjenigen lawinengepflügter Geröllhalden abgelöst zu werden. An jeder Stelle der Lawinenhalden können sich wagrechte Triebe bewurzeln. Es finden sich aber außer den kleinen, zerstreuten Erdmassen größere Erdansammlungen (unter Steinen oder in Löchern und auf Stufen) unregelmäßig über die Halden verteilt, ähnlich wie auf Granit-Blockhalden. Wie dort (S. 28), so werden sie auch hier von Pflanzen mit gedrängter Wuchsform besiedelt; im Granitgeröll waren es häufig Erdstämme, hier aber herrschen Horste vor, zunächst einige Schwingel: *Festuca pumila*, *F. pulchella* (allerdings viel lockerer), *F. rubra* var. *fallax* (nur in den unteren Teilen), ferner *Sesleria coerulea* und *Carex ferruginea*. Immerhin fehlen auch Erdstämme nicht, z. B. *Doronicum scorpioides*, *Senecio Doronicum*, *Ranunculus geraniifolius*, *Bellidiastrum Michellii*, *Oxytropis montana*.

Auf Steinschlaghalden steht die Vegetation gewöhnlich im Gleichgewicht mit den äußeren Verhältnissen; Lawinenhalden sind dagegen oft in Veränderung begriffen. Wenn die Vegetation sich verdichtet, so gesellen sich zu den echten Schuttbewohnern nach und nach die fakultativen, und mit ihrer Hilfe ziehen zuletzt die Wiesenpflanzen ein.

Bei Überschüttung der Weide breiten sich zunächst die schon vorhandenen Campaneln und *Viola calcarata* mit ihren fadenförmigen Trieben aus. Dann aber sind zwei Wege möglich:

1. Der Schutt kann auf kleineren Flächen (Staffeln, Rinnen) die vorhandene Flora ganz zerstören und seinerseits durch *Trisetum* usw. ganz neu besiedelt werden; dies geschieht dort, wo er sich nachträglich noch bewegt (infolge seiner großen Masse, oder der Beweidung, oder großer Steilheit).

2. Wo der Schutt aber die bestehende Vegetation nicht ganz zerstört, sei es, weil er gleichmäßiger darüber verteilt wird, sei es, weil er auf flacheres oder nicht beweidetes Gelände abgelagert wird, da erzeugt er eine Vegetation, die der Karflur gleicht (Tab. I, 6 d, z. T. auch 4 d). Die Erdmassen zwischen den Steinen sind dunkel; ihr Humusgehalt mag von der verschütteten Vegetation herrühren, die nie ganz von der neuen getrennt wurde. Vom Albula-Hospiz nach N-W sind die Halden von 2300—2400 m zum großen Teil in diesem Zustand. Als Bestandteile ihrer Flora ergaben sich auf zwölf Beobachtungen:

a) Leitarten:

| | | | |
|---------------------------------|-------|--------------------------------|-------|
| <i>Ranunculus geraniifolius</i> | 9 mal | <i>Alchemilla glaberrima</i> | 4 mal |
| <i>Aconitum Napellus</i> | 8 „ | <i>Euphorbia Cyparissias</i> | 4 „ |
| <i>Geranium silvaticum</i> | 6 „ | <i>Bellidiastrum Michelii</i> | 4 „ |
| <i>Aconitum Lycoctonum</i> | 5 „ | <i>Biscutella laevigata</i> | 3 „ |
| <i>Thalictrum minus</i> | 4 „ | <i>Chrysanthemum Leucanth.</i> | 3 „ |

b) Geröllpflanzen:

| | | | |
|----------------------------------|-------|-----------------------------|-------|
| <i>Silene vulgaris</i> | 7 mal | <i>Galium asperum</i> | 5 mal |
| <i>Campanula cochleariifolia</i> | 7 „ | <i>Hutchinsia alpina</i> | 4 „ |
| <i>Senecio Doronicum</i> | 7 „ | <i>Viola calcarata</i> | 4 „ |
| <i>Minuartia verna</i> | 5 „ | <i>Aronicum scorpioides</i> | 4 „ |
| <i>Linaria alpina</i> | 5 „ | | |

c) Wiesenpflanzen:

| | | | |
|-----------------------------|-------|------------------------------|-------|
| <i>Sesleria coerulea</i> | 8 mal | <i>Anthyllis Vulneraria</i> | 4 mal |
| <i>Oxytropis montana</i> | 7 „ | <i>Poa alpina</i> | 3 „ |
| <i>Thymus Serpyllum</i> | 7 „ | <i>Festuca pulchella</i> | 3 „ |
| <i>Festuca pumila</i> | 6 „ | <i>Campanula Scheuchzeri</i> | 3 „ |
| <i>F. rubra</i> | 5 „ | <i>Bartsia alpina</i> | 2 „ |
| <i>Ligusticum Mutellina</i> | 5 „ | | |

Senecio Doronicum, *Silene vulgaris*, *Sesleria* oder *Thymus* sind, so zahlreich sie auch auf den Lawinenhalden auftreten, keineswegs bezeichnend dafür. Andere Arten, wie *Euphorbia Cyparissias*, *Bellidiastrum Michelii* usw. gehören zwar im Tiefland allerlei verschiedenen Pflanzengesellschaften an, vereinigen sich aber in der Nähe ihrer Höhengrenze stets auf den unteren Teilen der Lawinenhalden. Eine ähnliche Vegetation, nur etwas ärmer, bedeckt in etwas geringerer Höhe (2150—2300 m) solche Lawinenschuttkegel, wo von einem früher geschlossenen Bestand nicht die geringsten Spuren mehr vorliegen. Vegetation und Verschüttung scheinen sich im Gleichgewicht zu bewegen, wie auf den Steinschlaghalden. Den äußersten Saum des Schuttkegels

schmücken unter anderem *Doronicum scorpioides* und *Polemonium coeruleum*.

Geringe Unterschiede der Bodenverhältnisse verändern somit auf den Geröllböden die Zusammensetzung der Flora. Über den Zusammenhang gewisser Wuchsformen mit den Standorten vgl. S. 49.

II. Teil: Die Geröllpflanzen.

A. Allgemeine Formen der Geröllpflanzen.

I. Wurzelformen.¹⁾

In der Terminologie der Wurzelorgane schließe ich mich Freidenfelt an, welcher den Hauptwurzeln die adventiven gegenüberstellt und die Verzweigungen beider Arten als Nebenwurzeln bezeichnet; für letztere verwende ich aber den eindeutigeren Ausdruck Seitenwurzeln. Von seinen Wurzeltypen sind die folgenden im Geröll reichlich vertreten:

I. Hauptwurzelformen:

- a) Zentraltypus. Langlebige Hauptwurzel mit starken Seitenwurzeln und Saugwurzeln.
- b) Pfahlwurzel. Überwiegende Bedeutung der Hauptwurzel.

II. Adventivwurzelformen:

- a) Adventiver Hauptwurzeltypus. Ähnlich den Hauptwurzelformen.
- b) Datiscatypus. Ähnlich dem vorigen, aber mit reichverzweigten feinen Saugwurzeln.
- c) Adventiver Saugwurzeltypus der Xerophyten. Adventivwurzeln fein, Seitenwurzeln fein, reichverzweigt, zahlreich.
- d) Intermediäre Typen:
 1. Typus der Wiesengräser. Ähnlich dem vorigen, aber Adventivwurzeln gröber, Seitenwurzeln weniger zahlreich.
 2. Allgemeiner Adventivwurzeltypus der Mesophyten. Seitenwurzeln gleichförmig verteilt, mäßig dick, verzweigt.
 3. Wie 2, aber Seitenwurzeln unverzweigt.
- e) Haftwurzeltypen:
 1. Podophyllumtypus. Adventivwurzeln fleischig, Seitenwurzeln spärlich.
 2. Helleborustypus. Adventivwurzeln fleischig, Seitenwurzeln mäßig viele, stark, oft verzweigt.
 3. Silphiumtypus. Seitenwurzeln meist unten an den Adventivwurzeln ausgebildet, meist verzweigt, nicht sehr fein.

¹⁾ Über unterirdische Organe im allgemeinen vgl. Wydler u. Irmisch an vielen Stellen.

Arbeitsteilung unter den Wurzeln (Heterorrhizie) wurde oft beobachtet; noch häufiger als diese sind im Geröll aber Unterschiede in der Intensität der Neubildungen. Allgemein haben die Wurzeln in ihrer Jugend als Hauptfunktion die Stoffaufnahme und zeigen dies auch in ihrem Querschnitt. Erst im späteren Alter dienen sie der Stoffleitung und, nunmehr im Besitze eines starken Holzkörpers, der Befestigung im Boden. Unabhängig von den Grenzen ihrer anatomischen Anpassungsfähigkeit hören sie in gutem Boden überhaupt nie auf, neue Seitenwürzelchen zu bilden, während in den Lufträumen des Gerölls schon für die vorhandenen Wurzeln die Fortsetzung des Wachstums leicht durch äußere Verhältnisse beeinträchtigt wird.

Da Staub, Sand und Humus sich stets auf der Oberseite der Steine ansammeln (Fig. 1), finden sich hier auch dicht verfilzte Netze feinsten Würzelchen, die die spärliche Erdmenge nicht nur ausnützen, sondern auch so fest zusammenhalten, daß man meist zugleich mit dem Wurzelgeflecht auch alle Erde von der Oberfläche der Steine abheben kann. So dichte Filze werden nur dort hervorgerufen, wo die Erdmassen selten sind, d. h. in grobem Geröll am Fuße der Halden, in Blockmeeren usw. (Wo blockiger Verwitterungsschutt an Ort und Stelle liegen bleibt, werden solche Netze nicht nur auf losen Blöcken, sondern auch in Nischen des Anstehenden gebildet.) Wenn die Nährmassen, die von einer einzigen Pflanze ausgenützt werden, derart „pünktchenweise“ (G r e m b l i c h) zerstreut sind, so sind lange Wurzelstücke als Leitungsorgane (welche freilich zugleich auch als Anker dienen) nötig, um jene Erdhäufchen miteinander zu verbinden. Diese „Wasserleitungen“ würden aber auf stark bewegtem Boden zerissen; auch aus diesem Grunde sind sie auf die ruhigeren F u ß - s t ü c k e der Geröllhalden beschränkt. Endlich und hauptsächlich ist die Anhäufung fruchtbarer Massen überhaupt nur auf den Oberflächen ruhig liegender Steine möglich, nicht aber dort, wo alles durcheinanderrutschen und -rollen kann. Die Zusammendrängung der Saugorgane zu scharf umgrenzten Geflechten ist, so gut sie manche Schuttbildungen charakterisiert, von beweglichen Halden ausgeschlossen.

Eine andere Art reiner Ernährungswurzeln entsteht adventiv im Innern von Horsten und Polstern, um die Verwitterungsstoffe ihrer eigenen älteren Stengel aufzusaugen, z. B. bei *Arabis pumila*, *A. coerulea*. *Hutchinsia alpina* bildet nur sehr selten Adventivwürzelchen. Bei *Saxifraga oppositifolia*, *Androsace alpina*, *Myosotis pyrenaica* kommen überall Adventivwurzeln vor; an locker wachsenden Exemplaren gehen alle abwärts in den Boden. Bei dichter Wuchsform, die freilich öfter auf Fels vorkommt als auf Schutt, gibt es aber besondere Saugwürzelchen, welche nicht aus dem Polster herausgehen.

Zuweilen wachsen einzelne starke Seiten- oder Adventivwurzeln direkt zwischen ihre eigenen Stengelteile hinauf (*Arabis pumila*), viel häufiger aber unter ihnen hin, ohne aus den Steinen hervorzukommen. Da nun die Stengel auf den Geröllhalden sehr

oft in der Richtung des größten Gefälls abwärts wachsen, so ahmen die betreffenden Wurzelteile dies nach und wachsen in der gleichen Richtung wie die Sprosse, nur einige Zentimeter tiefer (Fig. 4). Bei den Stengeln ist aber das Abwärtswachsen meist eine Zwangsfolge der Schuttbewegungen (vgl. S. 42); bei den Wurzeln nicht, denn in ihrem doch stets etwas tieferen Niveau sind diese Bewegungen viel schwächer als an der Oberfläche. Auch wendet sich von den Wurzeln nie mehr als ein kleiner Teil so auffällig talwärts, während oft alle Stengel niedergezogen werden. Es scheint, daß diejenige Wurzel, welche unter die grünen Organe wächst, besonders begünstigt ist. Die Stengel und Blätter können



Fig. 4. Eine Seitenwurzel, welche parallel mit den Stengeln wächst.

ja als Staubfang dienen und bei ihrer Verwesung zur Bildung feiner Erde beitragen; sie können die Austrocknung und die Beweglichkeit des Bodens vermindern, die Taubildung dagegen vermehren.

Die Spezialisierung der Wurzeln zur Speicherung von Nahrungsstoffen scheint zu den indifferenten Eigenschaften (Organisationsmerkmalen [Warming 1908]) zu gehören. Wo die Gattung oder Art selbst einige Variation im Vorkommen und der Verteilung der fleischigen Wurzeln zuläßt (*Campanula*, *Oxyria*, *Ranunculus*), dienen diese zugleich in höherem Maße der Befestigung und oft auch der Ernährung, so daß man ihre Existenz nicht dem einen oder dem anderen Bedürfnis allein zuschreiben kann. Lokalisierte Wurzelanschwellungen wurden nicht beobachtet.

Über kontraktile Wurzeln können im Hochsommer keine entscheidenden Beobachtungen gemacht werden. Aus den Zuwachs- und Lagerungsverhältnissen sowie der Gestalt der vorhandenen Wurzeln lassen sich aber indirekte Schlüsse darauf ziehen. Wie bei den Speicherwurzeln scheinen die systematischen Verhältnisse viel bedeutsamer zu sein als die ökologischen. Bei Ranunculaceen, Primulaceen und Compositen scheint Wurzelkontraktion regelmäßig aufzutreten.

In Bezug auf die Befestigung durch Wurzeln kann man die alpine Schuttflora in vier Gruppen verteilen:

- A. Pflanzen, welche ihre Wurzeln stark zur Befestigung beanspruchen (1);
- B. Pflanzen, deren Wurzeln teilweise von der Befestigungsfunktion entlastet sind:
 - a) durch lange Erdstämme (2);
 - b) durch das Bewohnen geschützter Fugen und Löcher (3);
 - c) dadurch, daß die Art sich im Wurzelwerk anderer Pflanzen ansiedelt (4).

1. Alle ausdauernden Hauptwurzeln dienen der Befestigung. Genau lassen sie sich gewöhnlich weder dem Zentral- noch dem Pfahlwurzeltypus zuordnen. In geringer Tiefe lösen sie sich in

eine Anzahl starker Wurzeläste auf, die selber sich dann eher wie der eine oder der andere der beiden Freidenfeltschen Typen verhalten. Sie sind fleischig-biegsam (*Cerastium*, *Linaria*, *Androsace alpina*) oder verholzt (*Biscutella*, *Euphorbia Cyparissias*, *Oxytropis*, *Anthyllis*). Über zonale Arbeitsteilung der Wurzeln von *Oxytropis* vgl. daselbst. Genau dem Zentraltypus entspricht die Wurzel von *Galium asperum*. Oft werden die Zweige der Hauptwurzel unterstützt durch wenige, ihnen gleichende Adventivwurzeln, die nur von den untersten Stengelteilen ausgehen. Bei *Linaria alpina* entstehen solche meist nur im ersten Jahr (Fig. 36), bei *Silene vulgaris* erst im höheren Alter oder überhaupt nicht.

Wirkungsvolle Befestigung allein durch Adventivwurzeln wird bei *Ranunculus parnassifolius* erreicht; bei den anderen Ranunkeln, manchen Compositen (*Senecio carniolicus*) und vielen Glumifloren wird die Aufgabe der Wurzeln meist erleichtert, sei es durch einen kleineren Erdstamm, sei es durch die Wahl eines günstigen Wuchsortes. Die adventiven Befestigungswurzeln gehören oft dem allgemeinen Mesophytentypus an, neigen aber meist zum Silphiumtypus. Es werden von ihnen jährlich zwei (*Doronicum*) bis über zwanzig (*Ranunculus parnassifolius*) gebildet; ihre Lebensdauer beträgt bei letzterer Art nur ein einziges Jahr, bei den ersteren mehr als zehn. In allen Fällen wachsen sie, unabhängig vom Gefäll, gleichmäßig nach allen Richtungen. Wo eine starke Verankerung durch Adventivwurzeln erzielt wird, gibt es gewöhnlich auch dünnere, reichlicher verzweigte Ernährungswurzeln.

Auf Abwitterungshalden dringen oft Zweige von Hauptwurzeln oder ganze Adventivwurzeln in Spalten des Anstehenden ein und bilden so eine besonders wirksame Verankerung, welche dem reinen Geröll fehlt (*Campanula cenisia*, *Saxifraga oppositifolia*, *Gypsophila repens*).

2. Pflanzen mit langen Erdstämmen können dauernd in jeder Beziehung nur von ihrer Hauptwurzel abhängig bleiben (*Thlaspi rotundifolium*) oder die Hauptwurzel durch wenige Adventivwurzeln von ähnlicher Gestalt unterstützen (*Oxyria*); sie können durch reichliche Bildung feiner Adventivwurzeln die Hauptwurzel von der Ernährungsfunktion befreien (*Cerastium latifolium*) oder sie zuletzt ganz verlieren (*Viola*, *Campanula*, *Saxifraga*). Der extreme Fall, wo eine Hauptwurzel überhaupt nie gebildet wird (*Trisetum distichophyllum*, *Achillea nana*), beruht, wie der entgegengesetzte (*Thlaspi*), nicht auf biologischen, sondern auf Organisationsverhältnissen. Diese beiden extremen Bewurzelungsformen sind daher konstant, während alle anderen sich in engeren oder weiteren Grenzen der Umgebung anpassen können. Bei allen Formen ohne Hauptwurzel (vielleicht mit Ausnahme von *Achillea*), und selbst bei manchen, die sie noch besitzen, treten zweierlei Adventivwurzeln auf: die einen sind bloße Saugwurzeln (II c)¹⁾, die anderen in irgend welcher Form stärker gebaut. Bei

¹⁾ Vgl. S. 33.

Trisetum distichophyllum und *Viola calcarata* herrschen die ersteren weit vor und werden nur von wenigen Wiesengräser- (II d 1) oder Mesophytenwurzeln (II d 2) begleitet, bei *Campanula* von „adventiven Hauptwurzeln“ (II a). *Saxifraga oppositifolia* und die Caryophyllaceen besitzen viel weniger Saugwürzelchen, und bei *Linaria* kommen sie nur ausnahmsweise vor. Je stärker sich das System der Grundachsen entwickelt, desto reichlicher treten die Saugwurzeln an die Stelle von stärkeren. Nur manche Compositen können ihren Wurzeln eine gewisse Festigkeit nicht entziehen und zeigen daher keine so deutliche Heterorrhizie (*Achillea*).

3. Aus geschützten Löchern hervor wachsen die großen Farne (*Dryopteris*), *Carex firma*, *Luzula spadicea*, manche Rannunkeln, *Sieversia reptans* usw., also lauter Arten ohne Hauptwurzel. Ihre Adventivwurzeln können freilich auch recht fest werden. Heterorrhizie ist bei manchen die Regel. Aber trotzdem wagen sich eben diese Arten nicht frei ins Geröll hinaus. Ihre Wuchsform ist deshalb auch zusammengedrängt.

4. Geradezu schlecht bewurzelt sind unter den Bewohnern des alpinen Schuttes die Zwiebelpflanzen (*Chamorchis alpinus*, *Polygonum viviparum*) und *Botrychium Lunaria*; ebenso auffällig ist die frühe Ansiedelung von Halbparasiten (*Bartsia alpina*, *Pedicularis verticillata*). Die ersteren hängen mechanisch, die letzteren chemisch von schon vorhandener Vegetation, welche ja sehr spärlich sein kann, ab. Sie sind also in gewissem Sinne Hysterophyten.

Zur vegetativen Vermehrung dienen die Wurzeln der Geröllpflanzen nur in wenigen Fällen. *Euphorbia Cyparissias* breitet sich noch 2500 m hoch durch Wurzelknospen aus, aber mehr auf Lawinen- als auf Steinschlaghalden, ähnlich *Biscutella laevigata*. *Arabis coerulea* dagegen scheint wenig Vorteil aus ihren Wurzelknospen zu ziehen, und bei *Linaria alpina*, in deren Verwandtschaft die Wurzelbrut so wichtig ist (*L. repens*), beschränkt sich die endogene Sproßbildung auf das hypokotyle Stengelglied.

2. Formen der vegetativen Sprosse.

Die Lebensformen der Pflanzen, welche ja in hohem Grade den Einflüssen ihrer Umgebung unterliegen, sind von Warming (1883, 1908), Drude (1896), Areschoug (1896) und Raunkiaer (1905) nach allgemein biologischen Gesichtspunkten gruppiert worden. Schröter (1908) hat die Geröllpflanzen nach ihrer Reaktion gegen die Verschüttungsgefahr zusammengestellt. Immer aber wurde eine ganze Pflanze als Einheit betrachtet, obgleich die einzelnen Sprosse oft so verschieden ausgebildet sind, daß man viele Arten mit gleichem Recht verschiedenen biologischen Gruppen zuteilen kann.

Im folgenden sind nun die Formen nicht ganzer Pflanzen, sondern nur isolierter Sprosse zusammengestellt, und zwar nach denjenigen Gesichtspunkten, welche im Geröll für das Leben der erwachsenen Pflanze besonders wichtig sind: Flächenausdehnung und Wurzelbildung.

Tabelle II. Sproßformen.

| I. Ortsfeste Triebe | | II. Ausgebreitete Triebe | |
|--|--|--|--|
| A. Triebe vereinzelt | B. Triebe zu Büscheln vereinigt | A. Gewöhnliche Triebe sich ausbreitend | B. Ausbreitungstriebe verlängert, dünn. „Läufer“ im weiteren Sinne |
| 1. Caudex simplex (Caudex simplex) 2. Zwiebeln | 3. Nicht wurzelnde Horsttriebe (Caudex multiceps) | 6. Schopftriebe | a) „Läufer“, welche mit dem Mutterstock verbunden bleiben |
| 4. Horsttriebe 5. Caudex multiceps | 7. Radian der „Krone“ 8. Rasentriebe (Wandertriebe) (Radian) 9. Rhizom | 10. Wandertriebe | β) Läufer, welche selbständige Pflanzen erzeugen |
| 11. Oberird. Läufer | 12. Unterird. Läufer | | |

Triebe nicht wurzelnd

Triebe wurzelnd

In jeder Abteilung sind oberhalb der geneigten Linie oberirdische, unterhalb derselben unterirdische Formen genannt.

1895 machte S c h r ö t e r darauf aufmerksam, daß die Geröllpflanzen entweder zu dichten Büscheln zusammengedrängt oder zu flachen Teppichen weit ausgebreitet seien. In analoger Weise unterscheidet sich aufrechte, o r t s f e s t e Sprosse von jenen, welche sich parallel zur Oberfläche hin erstrecken. Beide Gruppen können ober- oder unterirdisch oder in undeutlichen Grensräumen (Stein-Luftschicht) wachsen; bei vielen Arten entstehen regelmäßig Adventivwurzeln, bei anderen nie, bei manchen nur unter besonderen Umständen.

I. Ortsfeste Triebe.

A. Einzelne ortsfeste Triebe.

1. H i t c h c o c k bezeichnet einfache, aufrechte Erdstämme als Caudices; gewöhnlich tragen sie an der Erdoberfläche Blattrosetten; sie wachsen monopodial oder sympodial. Die Hauptwurzel bleibt meist erhalten, doch kommen auch Adventivwurzeln vor (Fig. 7 a). Mit dieser Form verwandt ist diejenige von *Botrychium Lunaria* (Fig. 14).

2. Die Zwiebelgewächse sind im Geröll des Albula vertreten durch *Polygonum viviparum* und *Chamorchis alpinus*; anderwärts kommen *Lloydia serotina* und vielleicht *Allium Victorialis* dazu.

B. Ortsfeste Triebe in Bündeln.

3. Von den verzweigten ortsfesten Trieben bilden die oberirdischen H o r s t e (oder Polster). Wenige Arten bilden nur Horsttriebe ohne Adventivwurzeln: *Cardamine resedifolia* (Fig. 5). Aber häufig kommen unbewurzelte Horste als zufällige Anpassungen bei solchen Arten vor, welche gewöhnlich mit anderen Formen wachsen: *Trisetum distichophyllum*, *Hutchinsia alpina*. In dichter Zusammendrängung entstehen kugelige Polster mit radial auseinanderstrebenden Zweigen. Polster aus parallelen Trieben können ohne Adventivwurzeln nicht vorkommen.

4. Die wurzelnden H o r s t - triebe sind durch viele Glumifloren bekannt genug (Fig. 6). Sie können am Grunde ein kurzes Stückchen wagrecht wachsen, um überhaupt nur Raum zur Entwicklung zu erlangen. Lückenlos dehnen sie sich so über ansehnliche Flächen aus. Oft erscheint dann die Pflanze polsterförmig; aber ein solches Polster wird aus parallelen Trieben gebildet (im Gegensatz zu 3). Die Blätter können dabei gleichförmig verteilt sein (*Saxifragen*) oder rosettenartig gehäuft (*Carex firma*).

5. Einheitlich aussehende Stengelstücke (von mono- oder sympodialelem Aufbau), welche unter oder an der Oberfläche der



Fig. 5. Horst ohne Adventivwurzeln.

Erde wachsen, bezeichne ich nach A r e s c h o u g als E r d - s t ä m m e (= „Rhizome“ im Sinne deutscher Autoren). Wenn sie senkrecht oder schief emporgerichtet sind, erreichen sie die Oberfläche in einem einzigen Punkt und bilden dort gewöhnlich eine Blattrosette. H i t c h c o c k bezeichnet einen einfachen, senkrechten Erdstamm als Caudex (Tab. II, 1). Einen geteilten, aufrechten Erdstamm nenne ich dementsprechend einen v e r z w e i g t e n C a u d e x (Caudex multiceps; Fig. 7 b). So unterscheide ich diese ortsfeste Form von der ausgebreiteten (Tab. II, 7; Fig. 9), mit welcher sie H i t c h c o c k als „Krone“, W a r m i n g als „radix multiceps“ zusammenfaßte. Ob diese Erdstämme Haupt- oder Adventivwurzeln tragen, ob ihre Blütenstengel beblättert seien oder nicht, ist dabei gleichgültig. — Auf einer Mittelstufe zwischen einfachen und verzweigten Caudices stehen manche Ranunkeln (*R. geraniifolius*, *R. glacialis*) und einige Primeln (*P. elatior*)¹. Ihre Sprosse verzweigen sich zwar reichlich;

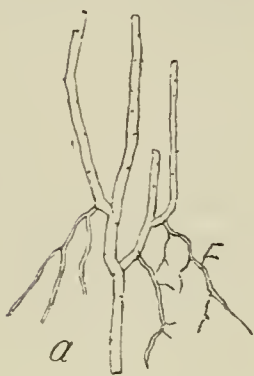


Fig. 6. Horste mit Adventivwurzeln.

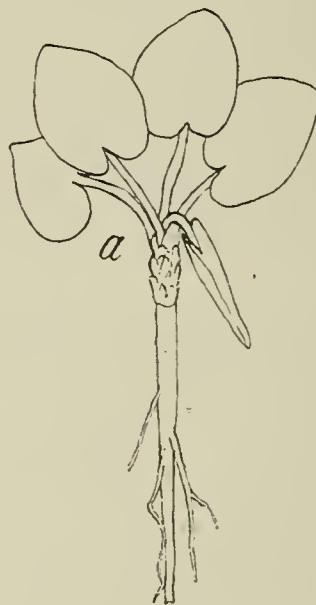
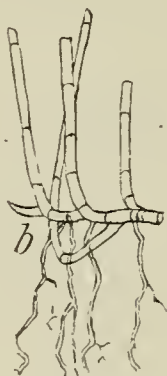


Fig. 7. Caudices.

a=einfach. b=verzweigt, mit Adventivwurzeln.

aber die Teile, mit welchen die einzelnen Zweige zusammenhängen, verwittern so rasch, daß die einzelnen Rosettentriebe in Büscheln nur lose beieinander stehen.

Caudices wachsen in größeren Ansammlungen wurzelbarer Erde, wie sie in wenig beweglichem Brockenschutt und zwischen Blöcken häufig sind.

Ihre Bildung ist natürlich für die einzelnen Arten konstant. Die große Länge aber, welche im Geröll bald die Stämme, bald die Adventivwurzeln erreichen, dürfte eine Anpassung an die unfruchtbare Deckschicht sein. So wird der Rosettenstamm von *Primula viscosa* All. im Granitgeröll über 25 cm lang, und die Adventivwurzeln entspringen erst in einer Tiefe von 15 cm. *Senecio Doronicum* dagegen, dessen Caudex kürzer bleibt, bildet 30 cm lange Faserwurzeln. Dieser zweite Fall erlaubt schon der jungen Pflanze, sich fest zu bewurzeln und tiefe Nährböden zu erreichen, während *Primula viscosa* lange Zeit braucht, bis sie in ihren Wohnort recht

¹) Diese Art fehlt dem alpinen Höhengürtel.

eingewachsen ist. Die Spitze der Rosettenstämme, von der die jährliche Erneuerung ausgeht, liegt nicht an der Oberfläche, sondern irgendwo im Innern der Stein-Luftdecke. Die Laubblätter und Blütenstengel müssen daher eine oberste Gesteinschicht durchbrechen, ehe sie sich in freier Luft entfalten. Die Caudices umfassen einen Teil der Schröterschen Schuttstrecker¹⁾. (Obgleich S t i n ý wohl mit Recht diesen Ausdruck für sprachlich unrichtig hält, erscheint mir sein Gegenvorschlag „Schuttdurchkriecher“ doch nicht zweckmäßig; denn die Caudices „kriechen“ nicht.)

II. Sich ausbreitende Triebe.

Ausbreitungstriebe kommen entweder als regelmäßige vegetative Sproßform einer Art vor („normale“ Triebe) oder als besonders verlängerte, dünne Sprosse (Ausläufer).

A. Ausbreitungstriebe als regelmäßige Sproßform.

6. Von den „oberirdischen“ Trieben dieser Gruppe nenne ich die nicht wurzelnden S c h o p f t r i e b e (Fig. 8). R a t z e b u r g²⁾ bezeichnet ähnliche Bildungen als Perücken. Im Geröll entstehen die Zweige freilich nicht durchaus oberirdisch, sondern bald am Licht, bald im Dunkel der abgeschlossenen Lufträume. Am Grunde tragen sie manchmal einige verkümmerte, seltener besonderen Diensten angepaßte „Knospenschuppen“. Die Internodien sind im Dunkeln meist lang; die Blätter können vergeilt und farblos oder trotz der Dunkelheit grün sein (*Thlaspi rotundi-*

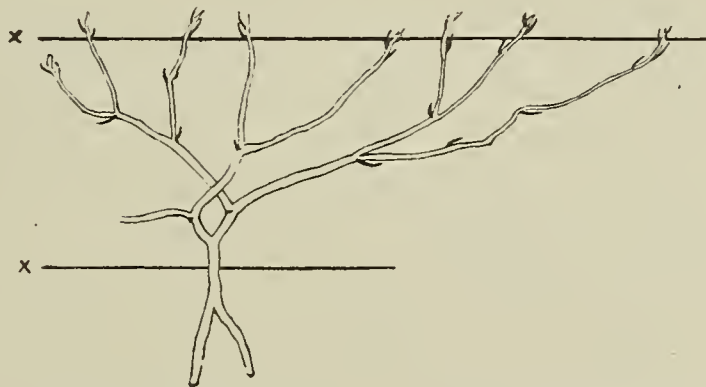


Fig. 8. Schopftriebe. x.....x Stein-Luft-Schicht.

folium, *Viola cenisia*). 20—30 cm lang winden sich die Schopftriebe durch oder über die Steine hin; in der freien Luft richten sie sich meist kurz auf und endigen, oft erst nach Jahren, mit dem Blütenstand. Hierauf geht der aufrechte Sproßteil ganz oder teilweise zugrunde; alle anderen Blattachsen können aber wieder gleichwertige Sprosse hervorbringen oder haben es dann schon getan. Niemals aber entstehen Adventiwurzeln; daher muß solchen Arten, die nur Schopftriebe besitzen, die Hauptwurzel unbedingt erhalten bleiben (*Thlaspi*, zum Teil auch *Linaria* und *Silene vulgaris*).

¹⁾ S c h r ö t e r (1908) S. 518.

²⁾ J. T. C. R a t z e b u r g , Die Standortsgewächse und Unkräuter Deutschlands und der Schweiz. Berlin 1859.

Die Schopftriebe lassen sich mit Sprossen von Schlingpflanzen vergleichen; beide entstehen in einer Tiefe, die der Assimilation und Reproduktion ungünstig ist. — Beide wachsen zwischen festen Körpern (Steinen — Sträuchern usw.) aufwärts, bis sie genug Luft und Licht erhalten, um mit vielen Zweigen die Hauptmasse ihrer Blätter auszubreiten und ihre Blüten zu entfalten. Freilich besitzen die Schopftriebe weder Ranken, noch wachsen sie spiralg. Aber eine starke Reaktionsfähigkeit auf Berührungszreiz ermöglicht ihnen bei manchen Arten, sich in so scharfen Krümmungen um die Steine herum zu legen, daß sie daran genügend Halt finden. Dadurch wird dann freilich auch zugleich das Geröll befestigt. Die Oberflächen von Geröllstücken stehen aber nicht, wie diejenigen von Stämmen, meist senkrecht, sondern sie liegen mit allen möglichen Neigungswinkeln durcheinander. Die Schopftriebe können daher auch ohne besondere Organe leicht über sie emporkriechen; ihr schwacher Bau dagegen, d. h. ihre Biugsamkeit, setzt sie in den Stand, sich den Veränderungen der Gesteinslagerung (S. 26) anzubequemen und sich aufs neue anzuschmiegen — so lange sie nicht zerrissen oder abgequetscht sind. Geschieht dies, so wird aber in der Regel nicht die ganze Pflanze, sondern nur ein Teil derselben betroffen, weil die Schopftriebe meist aus ansehnlicher Tiefe her auseinanderstrahlen. Geringere Verletzungen, Knickung usw. werden leicht ertragen.

Bei der Bewegung des Gerölls fahren die einzelnen Steine durch die an einem Ende festgewachsenen Schopftriebe hin, wie einzelne Zähne eines Kammes durch das Haar; ihre Wirkung ist auch ähnlich, denn die schwachen Zweige einer *Minuartia biflora*, einer *Linaria*, eines *Galium* sehen oft wie gekämmt aus, so regelmäßig hängen die älteren Zweige in der Gefällsrichtung nebeneinander herab (Hängeform). Auf ruhendem Schutt kommt das nicht vor und ebenso wenig bei solchen Schopftrieben, die verholzen (*Silene vulgaris*, *Thlaspi*, *Hutchinsia* z. T.).

Schopfpflanzen sind die Geröllbewohner par excellence. Sie gehen bis an die Grenze der Vegetationsmöglichkeit, und in ihrer typischen Form wachsen sie nirgends als im Geröll. Am häufigsten sind sie auf grobem Kalkschutt, denn dieser enthält große Luft Räume und wenig Feinerde, so daß ein Heraufwachsen in gebogener Linie durch die Blockmasse einfach nötig ist. Auf allen denjenigen Schuttböden, die zahlreiche Erdansammlungen enthalten, sind die Schopftriebe im Nachteil gegen solche, die Adventivwurzeln bilden. Ihre Bedeutung ist daher auf tonhaltigen und auf kristallinen Gesteinen gering.

Schopffartig wachsen die S c h r ö t e r s c h e n Schuttüberkriecher; ich vermeide aber diesen Namen, weil die Zweige nicht nur über den Schutt hin, sondern daraus heraufwachsen, und weil das Wort „kriechen“ oft den Begriff der Bewurzelung einschließt.

Die Schopftriebe können von ihrem Ursprung bis zum Blütenstand gleichmäßig gebaut sein, wie bei *Linaria alpina*, oder einiger-

maßen gegliedert. Bei *Thlaspi rotundifolium* und *Androsace alpina* z. B. sind die der freien Luft ausgesetzten Teile rosettenartig gestaucht. Bei *Thlaspi* verwitern die abgestorbenen Blätter rasch; bei *Androsace* bleiben sie als weicher Überzug des Stengels sehr lange erhalten. Indem die Schopftriebe kürzer und starrer werden, können sie bei manchen Arten Polster bilden (Radialpolster), so bei *Androsace alpina* und *Hutchinsia alpina*. Ähnlich den Schöpfen, aber durch die starke Verholzung und die deutlichere Ausbreitung in eine Ebene ausgezeichnet, sind die Spalierie. Durch Bewurzelung können bei einzelnen Arten die oberirdischen Teile der Schopftriebe in Rasen-, die unterirdischen in Wandertriebe übergehen (Cerastien). Abgesehen von ihrer Fähigkeit, z w i s c h e n den Steinen zu wachsen, sind die Schopftriebe einfach als niederliegende Zweige¹⁾ zu betrachten.

7. Während die einfachen und verzweigten Caudices aufrecht im Boden stehen, vereinigen sich wagrecht auseinanderstrebende Erdstämme zur *Kronenform*, deren einzelne Äste ich als *Radialtriebe* bezeichne (Fig. 9). *Hitchcock* führte freilich den Ausdruck „Krone“ zugleich auch für mehrköpfige Caudices ein (Fig. 7 b). Im Geröll sind aber die ausgebreiteten von den ortsfesten Arten scharf zu trennen. Aus einer senkrechten, oben früher oder später absterbenden Achse wachsen seitliche Rosettentriebe hervor. Diese können bei vielen Arten wieder Zentren ähnlicher Verzweigung werden. Denn an der Spitze des ausdauernden Stengelstückes drängen sich zahlreiche Erneuerungsknospen, und auch schlafende Knospen schlagen an solchen Verzweigungspunkten nicht selten aus. Meist dauert die Hauptwurzel aus. Adventivwurzeln sind nicht die Regel.

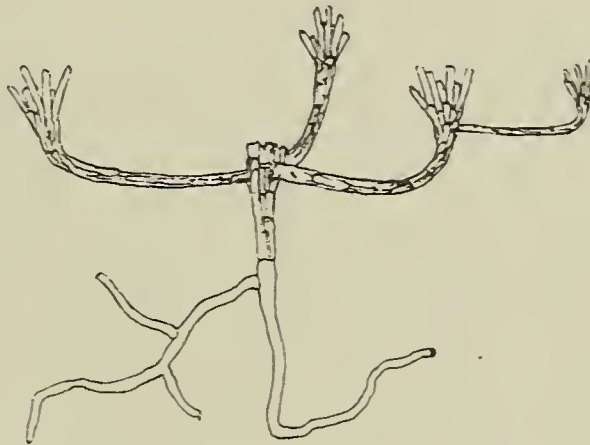


Fig. 9. Krone (Radialtriebe).

Auch die Krone ist ein bleibender Charakter der Arten. Aber ihre Dichte, Ausdehnung, selbst Bewurzelung kann sich mit dem Wuchsort ändern. Wo die Äste dauernd verbunden bleiben (*Oxytropis montana*), festigen sie den Boden in hohem Maße. Während eine dichte Krone wie ein regelmäßiges Polster aussieht (*Arabis*), wird sie bei lockerem Wachstum eher schopfförmig.

Hitchcock bezeichnet verlängerte Radialtriebe als Übergänge zu Rhizomen. Nach der Definition der Rhizome (S. 46) müssen sie von diesen scharf getrennt bleiben. Selbst wenn sie Adventivwurzeln bilden, sind sie außer der Zugehörigkeit zu einer Krone durch die Rosettenform, in welcher sie an der Erdoberfläche erscheinen, gekennzeichnet. Sie überdauern die schlechte Jahreszeit im Niveau der Blattrosette. Radialtriebe bewurzeln

¹⁾ A. B. Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen. Leipzig 1870.

sich nur bei solchen Arten und an solchen Wuchsorten, wo sie recht lang werden. *Oxyria digyna* wächst meist in solchen lockeren Kronen; obgleich Adventivwurzeln nur selten entstehen, können sie die Hauptwurzel ersetzen und das Zentrum einer neuen Krone werden. Bei *Rumex scutatus* ist die Kronenform im Geröll kaum mehr erkennbar; die Zweige sind zu Rasen- und Wandertrieben geworden.

Als primitive Kronen kann man die Halbrosettschöpfe (S. 43) betrachten, bei denen nur ein Teil der Blätter rosettenartig zusammengezogen ist und die Erneuerungsknospen noch nicht auf die Spitze des ausdauernden Stengelteils beschränkt sind. *Thlaspi rotundifolium* ist unzweifelhaft Schopfpflanze, *Hutchinsia alpina* dagegen in allerlei Zwischenformen sehr veränderlich. Die Stämme tragen aber schon unter den Blattbüscheln (Rosetten) in der Stein-Luftzone grüne Blätter und können daher nicht als Erdstämme angesehen werden. Da sie am Grunde gewöhnlich verholzt sind, gehören sie zu Raunkiaers suffrutescenten Chamaephyten.

Caudices und Kronen zusammen sind die Rosettenperennen A r e s c h o u g s , die „aufrechten Rhizome“ und vielköpfigen Wurzelstöcke W a r m i n g s (1883), R a u n k i a e r s Subrosetten und Rosetten.

8. Die wurzelnden Ausbreitungstriebe der Oberfläche nenne ich R a s e n t r i e b e (Fig. 10). R a t z e b u r g ¹⁾ verstand zwar unter „Rasentrieben“ mehr die Horstbildner (Tab. II 4). Für unser heutiges Gefühl bilden aber die Formen von „Horst“ und „Rasen“ einen Gegensatz, indem die ersteren dicht gedrängt und ortsfest, die zweiten aber ausgebreitet und nicht immer lückenlos sind. Die Rasentriebe in dem hier gebrauchten Sinne ent-



Fig. 10. Rasentriebe.

sprechen F r a n k s ²⁾ „kriechenden Trieben“. Sie können orthotrop oder plagiotrop sein; die letzteren gehören R a u n k i a e r s Gruppe der aktiven Chamaephyten an. Sie bilden einen Teppich, dessen Fäden nicht selbst in die Unterlage verwoben sind, wie bei den Wandertrieben (vgl. S. 47), sondern nur oberflächlich mit zahlreichen Wurzeln daran haften.

Von Ausläufern unterscheidet sie die Gleichförmigkeit der Belaubung, der Wurzel- und Zweigbildung und ihre lange Lebensdauer; überhaupt sind sie keine Vermehrungsorgane. Von Schopftrieben weichen sie durch die Fähigkeit der Bewurzelung und ihr oberflächlicheres Wachstum ab; doch diese Unterschiede sind nicht immer scharf. Bei manchen Arten entstehen die Wurzeln nur an gewissen Standorten (*Cerastium uniflorum*) oder so spät, daß die Rasenform erst sekundär aus der Schopfform hervorgeht. Je nach

¹⁾ l. c. (vgl. S. 41).

²⁾ l. c. (vgl. S. 43).

der Art der Bewurzelung werden die Rasentriebe mehr oder weniger selbständig; daher können Systeme von Rasentrieben sich über größere Flächen ausbreiten als solche von Schopftrieben.

Die ganze Mannigfaltigkeit der Schopftriebe wiederholt sich bei den Rasentrieben: *Androsace Chamaejasme* bildet Rosettenrasen (wenn man ihre Triebe nicht als Ausläufer betrachten will!), die Cerastien oft zerstreut beblätterte oder halbrosettige. In zusammengedrängter Form gehen die Rasen (gazons) in Horste (touffes) über; A r e s c h o u g hat beide Formen als „Rasenerennen“ zusammengefaßt.

Eine Besonderheit der Rasentriebe besteht darin, daß sie teils liegend, teils aufrecht wachsen. Auch die Schopftriebe werden ja an der freien Luft stärker als zwischen den Steinen; aber das wird durch den Wechsel der Umgebung genügend erklärt. Bei den Rasentrieben aber wachsen aufrechte und liegende Sproßteile an der Oberfläche. Autonom scheint ihre Aufrichtung nicht zu sein; wenigstens ist sie nicht an ein bestimmtes Alter der Zweige gebunden. Es werden vom Frühling bis zum Herbst neue Zweige gebildet; im Sommer aber richten sich sowohl die alten als auch ganz junge auf.

Wie bei den Schopftrieben der Übergang von der schwächeren in die stärkere Form an einen bestimmten Ort (Niveau) gebunden ist, so wird er bei den Rasentrieben wahrscheinlich durch die Jahreszeit bestimmt. Als wirksame Faktoren können in beiden Fällen Zunahme von Licht, Wärme, Lufttrockenheit in Betracht kommen.

Die Rasentriebe werden wohl immer durch ihren Blütenstand begrenzt; sie können aber lange Zeit bloß vegetativ wachsen und bei Gelegenheit Zweige bilden, die vor den relativen Hauptsprossen blühen. Das Achsensystem ist daher unregelmäßig zusammengesetzt.

Rasentriebe sind im Geröll nicht weniger häufig als Schopftriebe; da sie vortrefflich dazu geeignet sind, kleine, oberflächliche Erdmassen als Wurzelgrund auszunützen, vermeiden sie das grobe Kalkgeröll und gedeihen eher dort, wo anstehendes oder loses Gestein noch von feinen Trümmern leicht bedeckt wird: auf Abwitterungshalden und in den Wasserrinnen des Gerölls. Während aber manche häufigen Arten nur Schopftriebe bilden, also eigentliche Schopfpflanzen sind, geschieht es im Geröll sehr selten, daß Rasentriebe die einzigen Sprosse eines Stockes sind. Denn diejenigen Arten, die auf zusammenhängendem Erdboden rein rasenförmig wachsen, erzeugen im Geröll eine für diesen Standort besonders vorteilhafte Sproßform, in den „Wandertrieben“ (vgl. S. 47).

9. Manche Erdstämme wachsen parallel zur Oberfläche; sie können sie daher nicht, wie die Rosettenstämme, in einem Punkte schneiden, sondern ihre Projektion auf die Oberfläche ist linienförmig. Nur auf dieser Linie können Wurzeln, Blätter und Lichtsprosse angeordnet sein. Die Sprosse sind unabhängig von irgend welcher Hauptwurzel und allen anderen Stengelteilen und der alleinige Sitz des vegetativen sowie — direkt (sympodiale Sprosse)

oder indirekt (monopodiale Sprosse) — auch des reproduktiven Lebens (Fig. 11). In mehr oder weniger weitgehender Übereinstimmung mit A r e s c h o u g (1896), L i n d l e y¹⁾, L o r e t²⁾,

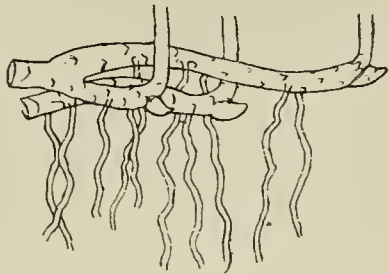


Fig. 11. Rhizom.

P a x³⁾ u. a. bezeichne ich nur diese horizontalen Erdstämme als R h i z o m e (vgl. S. 40, 43). Zwischen ihnen und den „unterirdischen“ Ausläufern sind freilich Mittelbildungen recht häufig, die man ohne Willkür weder der einen noch der anderen Formengruppe zuteilen kann. *Carex*- und *Juncus*-

Arten können zu gleicher Zeit Horste und rhizomartige Ausläufer besitzen.

In der Schuttflora kommen monopodiale Rhizome vor bei *Asplenium viride* und *Cystopteris fragilis*. Die Ausläufer von *Carex frigida* und *ferruginea* zeigen viele Ähnlichkeit mit den sympodialen Rhizomen anderer Seggen, ohne daß man sie aber als solche bezeichnen darf.

B. Ausbreitung durch verlängerte dünne Sprosse.

Unter den „Ausläufern“ im weiteren Sinne gibt es zweierlei Formen:

- a) In der einen sind sie von allen anderen (vegetativen) Trieben derselben Pflanze nur wenig verschieden und können, je nach den äußeren Verhältnissen aus solchen hervorgehen oder sich in sie zurückverwandeln. Alle ihre Stengelglieder sind gleichwertig. Sie schlagen Wurzeln, wann und wo die Gelegenheit günstig ist; dabei erzeugen sie aber nicht eine neue, selbständige Pflanze, sondern indem der „Ausläufer“ ausdauert, wird nur der Mutterstock vergrößert. Rhizome, Radien und Rasentriebe bilden solche verlängerte, dünne Triebe; die verwandelten Rasentriebe sind im Geröll besonders charakteristisch (Wandertriebe).
- β) Zur anderen Form der „Ausläufer“ gehören nur echte Vermehrungstriebe, welche in gewisser Entfernung von der Mutterpflanze selbständige Stöcke erzeugen. Die Verbindung mit der Mutterpflanze kann sofort unterbrochen werden oder länger fortbestehen. Blätter, Bau und Verzweigung der Ausläufer können sehr verschieden sein, aber bei den einzelnen Arten sind sie konstant und stets abweichend von den entsprechenden Verhältnissen der Laubzweige.

¹⁾ An Introduction to Botany. London 1832.

²⁾ L o r e t et B a r r a n d o n , Flore de Montpellier. Montpellier 1888.

³⁾ P r a n t l - P a x , Lehrbuch der Botanik. Leipzig 1904.

a) „Läufer“, welche mit dem Mutterstock verbunden bleiben.

10. Im Anschluß an Schröters (1908, S. 518) biologische Gruppe der Schuttwanderer nenne ich die charakteristischen Stengelbildungen dieser Wuchsform Wandertriebe (Fig. 12).

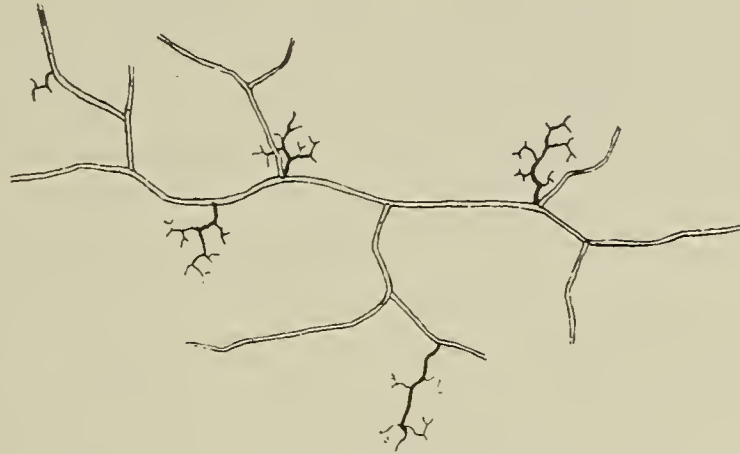


Fig. 12. Wandertriebe mit Adventivwurzeln.
Blattreste und Dauerknospen sind nicht eingezeichnet.

Diese verhalten sich ähnlich den Rasentrieben, nur sind sie verborgen in der Stein-Luftschicht; dies bewirkt allerdings eine gewisse Vergeilung: Streckung der Internodien und Verkümmern der Blätter, oft auch Umbildung derselben zu besonderen Schutzorganen (Fig. 15 b). Dies alles kann aber auch bei Basalteilen der Schopftriebe vorkommen. Freilich nur bei den Basalteilen, denn die Sprosse suchen das Licht. Hierin weichen nun die Wandertriebe ab. Sie können sich bewurzeln, und dadurch vielleicht, vielleicht auch aus anderen Ursachen, sind sie imstande, in allen Richtungen unter der Oberfläche lange fortzuwachsen, unabhängig von der Gefällsrichtung der Geröllhalde. Wie bei den Rasentrieben, können überall, wo die Umgebung es erlaubt, gleichartige Zweige und Adventivwurzeln aus den Blattinsertionen hervorbrechen.

Wenn die Wandertriebe an die Oberfläche des Gerölls gelangt sind, wachsen sie dort als Rasentriebe weiter. Alle ihre an freier Luft entstehenden Zweige werden Rasentriebe; daraus ergibt sich die Identität der Anlagen beider Sproßformen. Von unterirdischen Ausläufern unterscheiden sich die Wandertriebe gleich, wie die Rasentriebe von den oberirdischen. Als langlebige unterirdische Stengel kann man sie zu den „Rhizomen“ in weiterem Sinne zählen. Von Rhizomen in dem hier gebrauchten engeren Sinne (vgl. S. 46) unterscheiden sie sich durch die Regellosigkeit ihrer Wachstumsperioden und durch ihre Entbehrlichkeit; denn es gibt keine Art, deren Erneuerung und Reproduktion sich so ausschließlich auf die Wandertriebe stützte, wie bei Rhizompflanzen auf das Rhizom. Die Wandertriebe scheinen nichts als eine Wuchsortsform oberirdischer Stengel zu sein, die durch die im Geröll zerstreuten feuchten Luft- und Erdräume veranlaßt wird.

Wo die Grenze zwischen Erd- und Luftraum durch eine ebene Fläche gebildet wird, breiten sich dieser Fläche folgend Rasentriebe aus. Wo sich aber diese Grenze zu einem Übergangsraum verbreitert, wird dieser Raum von verwandelten Rasentrieben, eben den Wandertrieben, durchzogen. (Allerdings erzeugt *Viola calcarata* auch in zusammenhängendem Weideboden Wandertriebe.) Die biologische Gruppe der Schuttwanderer ist also nur die Schuttform vieler Rasenperennen; bei schuttsteten Arten ist dann natürlich die Rasenform verschwunden (*Trisetum distichophyllum*). Die Schuttwanderer können, gleich den Rasenpflanzen, ihre Hauptwurzeln früh verlieren (*Thlaspi rotundifolium*, das von Schröter [1908, S. 521] hierhergerechnet wird, ist eine Schopfpflanze [„Schuttüberkriecher“]). Unter allen Schuttwanderern bleibt die Hauptwurzel am längsten bei den Glockenblumen erhalten, sehr lang bei *Campanula cenisia*, welche oft fast schopfförmig wächst. Selbstverständlich spielt sie bei *Trisetum distichophyllum*, bei *Achillea* usw. keine Rolle mehr, auch nicht bei *Viola calcarata*. *Campanula cochleariifolia* dagegen bildet häufig Adventivwurzeln in Form der Pfahlwurzeln aus. — Die von den Wandertrieben erreichbare Tiefe ist wohl am geringsten bei *Achillea atrata*, schon bedeutender bei *A. nana* und den Campaneln. Am größten bei *Trisetum* und *Viola*. Direkt abwärts wachsen die Wandertriebe nie; durch Umgehung der Hindernisse und durch Verschüttung geraten sie unvermerkt in ihr Schattenreich.

Es gibt keine Wuchsform, die besser zur Ausnützung vieler kleiner Nährböden auf beweglichem Grund geeignet wäre, als die der „Wanderer“. Überallhin gelangen könnten lange Wurzeln ja auch; aber sie würden eine lange Leitung nach den Sproßorganen erfordern, welche im Geröll stets gefährdet wäre. Die Wandertriebe aber können an derselben Stelle Absorptions- und Assimilationsorgane erzeugen. Da sie lange ausdauern, binden sie als starke Fäden das Geröll fest, „spinnen es ein“. Ihre Internodien sind nicht übermäßig lang, so daß meist zahlreiche Blattinsertionen zwischen je zwei bewurzelten Punkten liegen; jede Insertion kann aber, wenn nachträglich die äußeren Verhältnisse sich verbessern, einen Zweig und Wurzeln bilden. In dem Netze aller Wandertriebe besitzen die Pflanzen eine starke Reserve zur Neuentfaltung vegetativen Lebens.

β) L ä u f e r , w e l c h e s e l b s t ä n d i g e S t ö c k e
e r z e u g e n .

11—12. Während die Geröllpflanzen sich gerne weit ausbreiten, sind die Arten mit echten Ausläufern nicht zahlreich unter ihnen. Schuttstet ist allein *Sieversia reptans*; mehr der Wiese gehören an: *Festuca rubra*, *Carex ferruginea* und *C. frigida*, ferner *Androsace Chamaejasme*, falls man deren gestreckte Internodien noch als Ausläufer betrachtet. Hiervon sind die lange ausdauernden unterirdischen Ausläufer der drei Glumiflorenarten leicht imstande,

selbst beweglichen Schutt zu durchdringen und zu verfestigen. Aber sie brauchen ziemlich viel Erde. Bei *Sieversia* ist die Erscheinung nicht bloß keine Geröllanpassung, sondern es ist erstaunlich, wie sehr sie überhaupt im Geröll noch zunutze gezogen werden kann. Wenn Ausläufer über zusammenhängenden Erdboden wachsen, so können sie ohne weiteres dort Wurzel schlagen, wo sich die Wurzelanlagen gerade befinden. Im Geröll müssen sie aber über die Steine hin wachsen und können doch nur an deren Grunde wurzeln. Das Ende der Ausläufer muß also gerade nach solchen wurzelbaren Stellen hin wachsen. Richtend scheinen dabei Licht und Feuchtigkeit zu wirken. Zu den Schuttwanderern zähle ich die Ausläuferpflanzen keineswegs. Die Art und Weise und das Ergebnis ihrer Ausbreitungstätigkeit sind ganz anders als bei den Schuttwanderern. Und während Wandertriebe als Zwangsformen, individuelle Harmosen (W a r - m i n g [1908] S. 36) entstehen, ist die Bildung von Ausläufern eine erbliche Eigenschaft der Arten.

Aus der Betrachtung der Sproßformen ergibt sich, daß diese ziemlich nahe mit den Bodenverhältnissen zusammenhängen. Arten von veränderlicher Form können mancherlei verschiedene Standorte bewohnen; solche mit fixierter Form beschränken sich auf einen oder wenige Standorte und werden dann für diese charakteristisch. Einige Beispiele folgen hier:

| Vorherrschende Sproßform | Standorte | Typische Arten |
|------------------------------------|--|---|
| Parallel-Polster Radial-Polster | Abwitterung, Kalk Granit-Fels und -Schutt | <i>Carex firma</i> <i>Saxifraga aspera</i> var. <i>bryoides</i> |
| Schopftriebe Wandertriebe | Dysgeogene Kalkgerölle Eugeogene Kalkgerölle Umgelagerte Gerölle | <i>Thlaspi rotundifolium</i> ¹⁾ { <i>Trisetum distichophyllum</i> , } <i>Viola calcarata</i> |
| Hochstauden-Caudices | Lawinen-Ablagerungen | <i>Aconitum</i> |

3. Blattformen der Geröllpflanzen.

Die meisten Geröllpflanzen haben kleine, ungestielte Blätter (Glumifloren, Caryophyllaceen, Saxifragaceen, Androsace, Linaria), welche nicht leicht durch Steinschlag verletzt werden. Da aber in der Alpenzone vielerlei Faktoren zur Verkleinerung des Pflanzenkörpers führen, kann man den besonderen Verhältnissen des Gerölls keinen entscheidenden Einfluß zuerkennen. Umgekehrt dagegen gilt es, festzustellen, ob unter den vorhandenen Alpenpflanzen wirklich gerade die kleinblättrigen es sind, die den Schutt bewohnen. Zuvor aber müssen zwei Einschränkungen gemacht werden.

¹⁾ Fehlt auf dem Dolomit am Albula.

1. Große Blätter, deren Spreite geteilt ist, verhalten sich fallenden Steinen gegenüber so, als ob sie aus vielen kleinen Blättern zusammengesetzt wären. Pflanzen mit stark gegliederten Blättern sind somit den kleinblättrigen beizuordnen.

2. Sollte es sich herausstellen, daß wirklich großblättrige Arten das Geröll vermeiden, so könnte dies auch aus anderen Gründen geschehen, z. B. wegen der oft geringen Feuchtigkeit an der Bodenoberfläche.

Unter allen Alpenpflanzen werden nun die größten ganzen Spreiten von Düngerbewohnern gebildet (*Rumex alpinus*, *Senecio alpinus*); diese gehen selbstverständlich nie auf Geröll über. Ähnliche Gründe mögen für die extremen Humusfreunde: *Veratrum album* und die großen Gentianen gelten, welche vielleicht auch durch die Höhe ihrer Stengel allein schon von Geröll ausgeschlossen wären. *Allium Victorialis* vermeidet, trotz der großen Blätter, Steinschlagwege nicht, wurzelt aber meist auf Anstehendem. Dagegen wachsen einige großblättrige Compositen (*Adenostyles*, in tieferen Lagen *Petasites* und *Tussilago*) oft im Zug der Steinschläge, und andere sind geradezu Geröllbewohner (*Doronicum*, *Senecio Doronicum*). Kleiner, aber immerhin mit ansehnlicher Spreite entwickelt, sind die Blätter von *Primula viscosa* All. und *Homogyne alpina*, beide nicht selten im Geröll, und endlich diejenigen von *Oxyria digyna*.

Nichts deutet darauf hin, daß eine Pflanze wegen ihrer großen Blätter von der Besiedelung der Geröllhalden ausgeschlossen sei. Wenn auf Neuseeland (D i e l s [1898]) Arten mit geteilten Blättern darauf angereichert sind, so rührt dies vielleicht von klimatischen Wirkungen her (konstante Westwinde?).

Von den geteiltblättrigen alpinen Schuttpflanzen ist keine einzige „geröllstet“. Die Achilleen leben auch auf Alluvialschutt und Weide, die Artemisien auf Fels, *Hutchinsia* und die Umbelliferen in der Weide und *Ranunculus glacialis* auf ruhenden Schuttflächen (vgl. S. 19).

Dagegen lassen sich einige geringere Formänderungen der Blätter auf Standortseinwirkungen zurückführen. Da die Grenze von Luft und Boden nicht scharf ist, entspringen alle grundständigen Blätter in verschiedenen Niveaux der Stein-Luftmasse. Oft müssen sie sich bedeutend strecken, um im freien Luftraum ihre Spreiten entfalten zu können. Diese Streckung, die als Vergeilung aufgefaßt wird, kann entweder nur deutliche Stiele betreffen (*Oxyria*, verschiedene Ranunkeln, *Myosotis*, *Adenostyles*) oder sich auch auf einen Teil der nicht deutlich abgesetzten Spreite ausdehnen (Farne, *Arabis*, *Sieversia*, *Achillea*). Bei den grasartigen Gewächsen wird nur die Blatt s c h e i d e verlängert; die Spreite dagegen bleibt kurz, wenn sie durch jene nicht hoch genug ins Freie gehoben wird. Bei *Primula viscosa* All. wachsen die Blätter nicht anders aus dem Schutt heraus als in freier Luft: kurzgestielt und dunkelgrün. Zuweilen sind die Blätter eingerollt oder zu-

sammengefaltet und entfalten sich erst an der freien Oberfläche; oft aber recken sie sich schon offen zwischen den Steinen herauf.

Einer anderen Abänderung unterliegen die in der Stein-Luftschicht verborgenen Blätter der Schopf- und Wandertriebe. Man kann sie mit den Knospenschuppen unter dem Namen von „Niederblättern“ in weiterem Sinne zusammenfassen, womit aber wenig gesagt ist. Sie sind sehr klein; aber bei *Thlaspi rotundifolium* und *Viola cenisia* werden doch die Spreiten lebhaft grün. An den Wandertrieben der *Silene vulgaris*, an den unterirdischen Schopftrieben von *Linaria* und *Galium* gleichen die Blättchen noch in der Gestalt den Laubblättern; aber sie sind farb- und haltlos. Bei *Trisetum*, *Viola*, *Campanula* tragen die Blätter der Wandertriebe auf lanzettlichen Basalstücken nur winzige Anfänge von Spreiten; je zu der Zeit, wo sie am Ende eines Triebes stehen, sind diese vornüber gebogen und bedecken so die Stengelspitze (Bohrspitze, Fig. 34). Sie sind also nicht bloß gehemmte (vergeilte) Laubblätter, sondern sie haben eine diesen fremde Funktion übernommen. Das Nämliche gilt für die „Niederblätter“ an den Ausläufern von *Carex ferruginea* (S. 67).

Die Knospenschuppen erscheinen bei manchen Arten, besonders in der Stein-Luftmasse, bloß als verkümmerte, hinfällige Blätter, die kaum einen wirksamen Schutz gewähren. Bei anderen Arten aber w a c h s e n die „schlafenden“ Knospen — ohne auszuschlagen — und bilden dabei zahlreiche weißliche Schuppen, welche oft noch nach ihrem Absterben das Innere der Knospe fest umhüllen. („D a u e r k n o s p e n“, im Gegensatz zu den weniger entwickelten „schlafenden“.) Die Knospenhüllen von *Rumex* und *Oxyria* bestehen aus den geschlossenen Ochreen, andere (bei *Sieversia*, *Primula*) aus scheidenförmig verbreiterten Blattstielen, mit dem grünen Anfang einer Spreite. Zuweilen schaltet sich zwischen die Knospenschuppen und die ersten Laubblätter noch eine besondere Art derber Niederblätter ein, die dem jungen Sproß sowohl Halt als auch Schutz vor Verletzung gewähren (*Carex rupestris*, *Carex ferruginea*).

Die Sproßenden schließen sich nur bei wenigen Arten zu Winter- (Haupt-) Knospen zusammen. Meist sind nur die Frühlings- und die Herbstblätter etwas kleiner als die des Sommers (*Saxifraga*, *Dryas*). Diese Verkleinerung kann aber bis zum Verschwinden der Blattspreite führen (*Ranunculus glacialis*, *Doronicum scorpioides*). Den besten Schutz der Endknospen bildet die auch durch Klimaverhältnisse des Hochgebirges geförderte Annäherung der Stengel an die Rosettenform (*Thlaspi*, *Hutchinsia*, *Saxifraga*, *Androsace*). Selbst Sprosse mit gleichförmig verteilten Blättern (*Minuartia*, *Linaria*, *Galium*) umgeben ihre Spitze stets dadurch mit einer Blattrosette, daß sie die jungen Blätter sich schon entfalten lassen, bevor sich die dazu gehörenden Internodien strecken (Fig. 36 b).

Die Vorteile der Rosettenform für das Alpenklima sind bekannt. Für den Geröllboden ist sie deshalb besonders geeignet, weil die jüngsten, inneren Organe durch die älteren, äußeren

Blätter gegen Quetschung sehr gut geschützt sind. Die Rosette als Ganzes oder gar in ihrer Zusammensetzung zu Rasen, Polstern usw. bildet vollends ein elastisches Kissen, welches bei vielen Arten weder durch Steinschlag noch durch Rutschung stark beschädigt werden kann. Alle Vorteile der gedrängten Wuchsform werden aber vervielfacht, wenn die Blätter nach ihrem Tode nicht sogleich vermodern, sondern nur langsam ein Krümchen nach dem andern sich vom Winde oder Regen entreißen lassen. Dann entsteht — aber nicht nur bei Gräsern — die bekannte Strohtunika, deren *m e c h a n i s c h e* Bedeutung im Geröll vielleicht alle anderen übertrifft. Gerade in jenem Niveau, wo die meisten Laubblätter inseriert sind, ist wegen der Bodenbewegungen und des Steinschlags auch die Gefahr von Verletzungen am größten. Und gerade dieses ist auch das Niveau, in welchem naturgemäß die Strohülle am stärksten wird; denn von den tieferen (älteren) Blattresten ist stets schon mehr abgefallen, als von den jüngsten, unmittelbar unter den lebenden. Zuweilen wird dieser Eigenrohhumus direkt als Nährboden ausgenützt durch Wurzelfasern oder Adventivwurzeln desselben Stockes (*Arabis pumila*). Sehr oft dient er als Keimbeet für die eigenen Samen, zuweilen auch für solche anderer Arten.

Wenn die Blätter verwittern, durchlaufen sie bei jeder Art eine Reihe ganz bestimmter Formen, z. B. von Schuppen, Scheiden, Borsten usw. In allen Fällen bleiben die oft etwas fleischigen Basalteile, welche, mehr oder weniger vollständig, ihre Achselknospe umgeben, am längsten erhalten; bei vielen Arten zerfallen sie überhaupt nie. Die Gestalt dieser schützenden Blattbasen ist natürlich Art- oder selbst Familiencharakter. So trifft man im Geröll die geschlossenen Hauben von *Botrychium* und den Ochreaten, die Scheiden der Gräser, Ranunkeln, mancher Rosaceen, die kapselartigen Insertionen der Cruciferen und von *Androsace*, und die gegenständigen Blätter der Sileneen und der rotblühenden Saxifragen, die anfänglich durch ihre Wimpern zu durchbrochenen Scheiden verbunden sind (Fig. 30). Bei *Viola* wirken Nebenblätter oft in gleichem Sinn. Alle diese Knospenschutz-einrichtungen kommen im Geröll ganz besonders zur Geltung, weil die so zahlreichen Schopf-, Rasen- und Wandertriebe eine Unmenge von schlafenden oder Dauerknospen unter den ungünstigen Verhältnissen des beweglichen Gesteins lebend erhalten. Wahrscheinlich wird durch die Verhältnisse des Gerölls (häufige Trockenheit im Niveau der Laubblätter) die Zersetzung verzögert. Aber zwischen einzelnen Arten sind die Unterschiede in der Zersetzungsgeschwindigkeit viel größer und konstanter als zwischen verschiedenen Standorten.

In der Region der *r a s c h v e r w i t t e r n d e n* „Niederblätter“, d. h. zwischen den beweglichen Gesteinsbrocken, ist ein Schutzorgan der Knospen besonders wichtig. Die „Niederblätter“ haben denn auch, trotz ihrer Hinfälligkeit, eine erhärtende und lange erhalten bleibende Basis von ähnlicher Gestalt wie die vermodernenden Laubblätter je derselben Art.

B. Einzelbeschreibung der häufigeren Geröllpflanzen.

Polypodiaceen.

Die Polypodiaceen der alpinen Gerölle haben Erdstämme mit krausen, schwarzen Nebenwurzeln, die nicht einzeln ihren Weg suchen, sondern, stets zu Büscheln und Netzen vereinigt, die Fugen erfüllen und verbreitern. Das Erdreich, welches von ihnen festgehalten wird, enthält viele Gesteinssplitter und wenig Erde. Es ist nie ein schwerer, bindiger Boden; in der Forderung eines lockeren Bodens stimmen somit die Hygrophyten und die Epiphyten des Waldes mit den Geröllformen überein. Ausschließliche Geröllpflanzen gibt es unter den Farnen nicht; nur in ruhendem Schutt kommen manche Arten häufig vor. Der Umstand, daß die Steine lose aufeinander liegen, kommt für die Farne kaum in Betracht; für sie ist nur das wichtig, daß geräumige Lücken vorhanden sind, welche sie in Fels oder in künstlichen Mauern ebenso leicht besiedeln würden wie auf dem losen Trümmerfeld. Denn die Steine dienen ihnen nur als Unterlage und Stützen, den Wurzelgrund dagegen bereiten sich die Pflanzen zum größten Teil selbst. Immerhin wird das Prothallium und auch in der ersten Zeit der junge Sporophyt doch von einer vorhandenen Menge Feinerde abhängen.

Die Polypodiaceen des alpinen Schuttes gehören zweierlei biologischen Typen an. Die Grobfarne mit unverzweigtem, meist aufrechtem Rosettenstamm sind durch *Athyrium alpestre* und *Dryopteris spinulosa* vertreten und kommen nur auf Granit vor. Zu den kleineren Formen mit verzweigter, meist kriechender Grundachse gehören *Cystopteris fragilis* und *Asplenium viride*. *Allosorus crispus* fehlt dem Albulagranit.

Bei *Dryopteris* und *Athyrium* sind die Stengel dick und aufrecht; die Blätter stehen in mehreren Spiralen. Der Raum zwischen dem Stengel und dem unteren Teil der Blattstiele ist von Spreuhaaren erfüllt; wahrscheinlich sammeln diese — absorbieren vielleicht auch — Wasser.

Die Blattspreite zerfällt rasch nach ihrem Tode, der untere Teil des Stieles dagegen (2—3 cm hoch hinauf) verhärtet äußerlich, während im Innern desselben das parenchymatische Gewebe viele Jahre weiterlebt. Selbst wenn die Verbindung der einzelnen Blattpolster sich durch Verwitterung lockert und die aus ihnen entsprungenen Wurzeln längst abgestorben sind, vermodern diese harten Blattbasen noch nicht.

Die zerbrechlichen Wurzeln lassen nicht annehmen, daß durch ihre Kontraktion die Stammspitze abwärts gezogen werden könne wie bei den Compositen. Die meisten Individuen wurzeln auch sehr tief in den Löchern des Grobschuttes und von Blöcken; und in dem Maße, wie die Pflanze wächst, werden durch die verwitternden Blätter selbst diese Löcher locker aufgefüllt.

Die Wurzeln gehen aus den Rücken der Blattbasen hervor; sie entstehen gewöhnlich erst dann, wenn die Spreite am Absterben ist. Daher bestehen am Stamme getrennte Regionen der Absorption und der Assimilation. Eine Blattbasis trägt meist nur eine einzige Wurzel, zuweilen aber auch drei. Alle Lücken und Gänge zwischen den Steinen werden durch Wurzelbüschel ausgefüllt, die trotz ihrer Schlängelung 20 cm weit reichen. Gleichförmig oder gegen ihre Spitze hin etwas reichlicher, tragen sie meist einfache, selten verzweigte Seitenwurzeln. Der Unterschied in der Dicke der Adventiv- und Seitenwurzeln ist gering. Die Aufgabe der Befestigung ist leicht, da die Pflanzen ja schon zwischen Steine eingeklemmt wachsen. Und als Speicherorgan mag der dicke Erdstamm und mögen besonders die fleischigen Blattbasen dienen, welche zum größten Teil aus parenchymatischem Gewebe bestehen und nur wenige kleine Gefäßbündel führen.

Asplenium und *Cystopteris* haben dünne und verzweigte horizontale Grundachsen. Auch hier bleiben die unteren, stets dunkel gefärbten Teile der Blattstiele sehr lange erhalten; aber die Spreuschuppen bilden bei weitem kein so dichtes Polster wie bei *Dryopteris*.

Dagegen erscheinen die Wurzeln schon im gleichen Jahre wie die Blätter, aus denen sie entspringen. Sie gehen nämlich nicht von einem Zentralorgan aus, sondern vom untersten Ende des freien Blattstieles. Auch hier kommt gewöhnlich aus jedem Blatt nur eine einzige Wurzel.

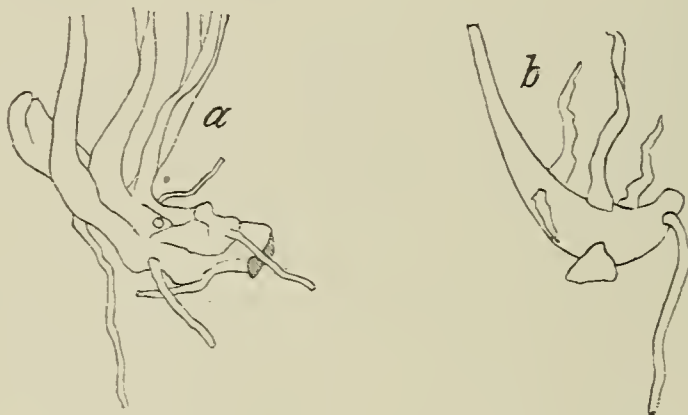


Fig. 13. *Cystopteris fragilis* ssp. *regia*. Kalkschutt. Albula ca. 2300 m.
 a = Rhizom, aus Blattbasen zusammengesetzt (2:1). b = Blattbasis mit Spreuhaaren und einer Adventivwurzel (5:2).

Da also jedes Blatt bewurzelt ist (Fig. 13 b), so kann eine Pflanze leicht künstlich geteilt werden; doch geschieht dies selten.

Die Stengeläste kriechen nicht weiter als nötig ist, um an den Rand des dichten Blattbüschels zu gelangen; dabei können die Internodien immerhin 3 mm lang werden. Bei *Asplenium viride* werden sie wirklich von einem durchgehenden Zentralorgan gebildet, dessen (geschlossene) Gefäßbündel im Querschnitt regelmäßig kreisförmig geordnet erscheinen. Bei *Cystopteris* dagegen wird schon die äußere Form des Querschnittes von den verwachsenen, fleischigen Basen zweier oder dreier Blätter bestimmt, welche man ebensowohl als Blatt- wie als Stengelteile

betrachten kann (vgl. Fig. 13 a). Andere Stengelorgane als diese Blattpolster gibt es aber nicht; denn ein solcher „Stengel“ führt keine anderen Gefäßbündel als diejenigen der schon äußerlich getrennten Blattbasen. Sein Querschnitt selbst ist öfter hufeisenförmig als rundlich, da meist zwei und nur auf kurze Strecken je drei Blätter an seiner Bildung direkt beteiligt sind.

Die Wurzeln und ihre Zweige sind alle ungefähr gleich stark und tragen, gleichförmig verteilt, unverzweigte, lange Seitenwurzeln. Die gelbbraunen Wurzelhaare dauern lange aus. Das Ganze bildet ein feinmaschiges Geflecht, das viel Feinerde, aber doch auch viel Sandkörner enthält. Das ganze Wurzelbüschel bleibt dicht geschlossen in einem einzigen Loche des Grobschuttes beisammen. Kleinere Steine werden oft ganz eingehüllt vom Wurzelwerk oder sogar von den langsam vorwärts wachsenden Grundachsen. Da diese wagrecht sind, werden die abgestorbenen Teile nicht von den lebenden überragt und zusammengehalten, sondern sie bleiben stets frei über dem Boden und werden, wenn sie vermodern, von allen Winden zerstreut. Daher sind die Farne dieser Gruppe — auch wenn man ihre geringere Größe berücksichtigt — schlechtere Humussammler als z. B. *Athyrium alpestre*. Die besprochenen Farne verlieren im Herbst ihre Blätter nicht rasch, sondern lassen sie im Laufe von Herbst, Winter und Frühling langsam nacheinander absterben. Zuweilen ist ein altes Blatt noch grün, wenn im Frühling schon wieder junge sich abrollen.

Botrychium Lunaria (L.) Sw.

S. u. K. 38.

Botrychium Lunaria kann in einem Jahre nur ein einziges Blatt hervorbringen. Dieses besitzt an mechanischen Elementen selbst im Stiel nur zwei kleine, geschlossene Gefäßbündel in ziemlich zentraler Lage (Fig. 14 b); daher kann es nur durch seine Turgeszenz aufrecht und ausgebreitet erhalten werden. Die Basis des Blattstiels ist hohl und farblos; sie bildet eine allseitig, auch oben geschlossene Höhlung, worin der einzige Vegetationspunkt der Pflanze liegt. Während das einzige Blatt eines Jahres assimiliert und seine Sporen reift, wird im Hohlraum der Blattbasis dasjenige für das kommende Jahr schon vorgebildet; es entwickelt sich so weit, als der enge Raum es erlaubt, ca. 15 mm lang. Es kann schon assimilieren, da die Wände seines Gefängnisses durchsichtig sind. So wird jedes junge Blatt durch die Basis des nächst-älteren vollständig von der Außenwelt abgeschlossen. Wenn das alte Blatt abstirbt, so hat das junge seinerseits den Vegetationspunkt der Pflanze schon wieder in die Höhlung seines Stieles eingeschlossen; daher ist keine Verzweigung des Stengels möglich und meist auch kein Längenwachstum (vgl. Fig. 14).

Da die Blätter so arm an verholzten Zellen sind, zerfallen sie nach ihrem Absterben schnell; nur der basale Hohlkegel bleibt erhalten; im Frühling wächst dann das neue Blatt daraus heraus. Die häutigen Scheiden beginnen erst nach drei bis vier Jahren zu

verwittern. Inzwischen dienen sie, wie die Strohtunika vieler Gräser, zum Schutze des interkalaren Stengelwachstums. Ein so brüchiges Blatt, wie dasjenige von *Botrychium*, bedarf eines solchen Schutzes ganz besonders.

Botrychium wächst nie als erster Besiedler im Schutt; wo aber die fakultativen Schuttbewohner auftreten, die aus der Weide stammen, ist es gewöhnlich auch dabei, und oft sogar reichlicher als in den benachbarten geschlossenen Beständen:

Trisetum spicatum (L.) Richter.

S. u. K. 100.

Trisetum spicatum bildet keine gestreckten Stengelglieder. 10—12 Knoten sind auf ca. 2 mm zusammengerückt; nur ein einziger folgender ist durch ein 4—8 mm langes Stengelglied von ihnen getrennt. Darauf folgt der aus einem einzigen Glied bestehende Halm. Durch die Zusammendrängung von Knoten bildet die Stengelbasis natürlich einen reichen Herd für Neubildungen, der dicht am Boden liegt und daher klimatischen und mechanischen Schädigungen in hohem Grad entzogen ist.

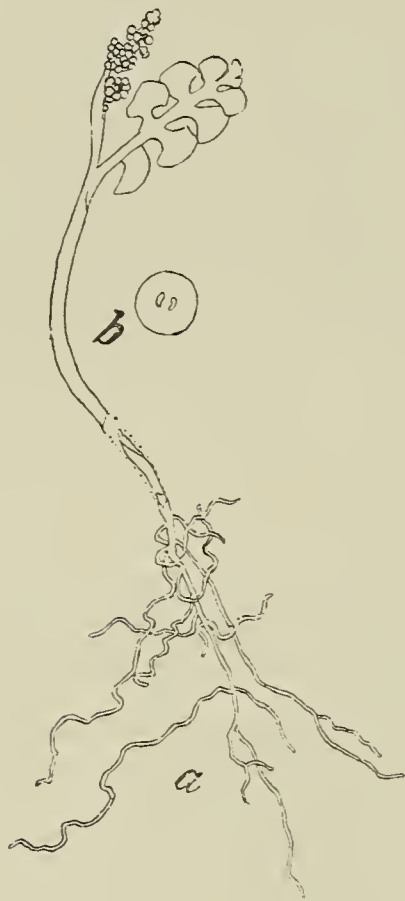


Fig. 14. *Botrychium Lunaria*.
Schiefergeröll. Albula ca. 2300 m.
a = Pflanze mit aufgedeckter Erneuerungsknospe (1:2). *b* = Querschnitt durch den Blattstiel.
Zwei kleine Gefäßbündel (3:1).

Wenn im Frühjahr die Bildung der Blüte beginnt, entspringen aus den untersten dieser Knoten einige wenige Zweige, zunächst ohne Internodien, aber doch extravaginal. Die ersten Blätter derselben sind schuppen-, die folgenden scheidenförmig, bräunlich und sehr hinfällig. Hierauf entstehen die ersten grünen Blätter und zugleich aus den gedrängten Knoten des jungen Triebes zahlreiche Adventivwurzeln, die sofort die Scheiden durchbrechen. Die Mutterachse erzeugt Blüten und

Früchte, während der junge Trieb, mechanisch zwar mit ihr verbunden, sich schon selbständig nährt.

Horste mit vier bis fünf blühenden Sprossen sind so dicht gedrängt, daß die an ihrem Grunde neugebildeten Triebe sich nicht sogleich zu Laubtrieben entwickeln können, sondern zuerst an den Rand des Horstes hinauswachsen müssen. In diesem Falle sind die Internodien der Scheiden- oder der unteren Laubblattregion verlängert (bis 15 mm) und wagrecht, und gehen bald plötzlich durch einen Winkel, bald allmählich gebogen in den

aufrechten verkürzten Stengelgrund über, der die normalen Laubblätter trägt. Solche Zentrifugaltriebe können gegen 3 cm lang werden.

Ausnahmsweise entsteht etwa ein Zweig statt an den unteren an einem oberen Knoten der Stengelbasis. Dieser wächst dann intravaginal und bewurzelt sich später als gewöhnlich.

Die W u r z e l n sind gekräuselt, mit gleichmäßig verteilten, feinen, verzweigten Seitenwurzeln, in die sie sich zuletzt ganz auflösen. Sie werden kaum 20 cm lang. Die langen krausen Wurzelhaare bleiben gleich den Seitenwurzeln meist einige Jahre lang erhalten. Die Grundachsen mit ihren Adventivwurzeln werden über fünf Jahre alt.

Im Herbst stirbt der fruchtbare Sproß ab, aber der Halm bleibt — oft samt der Ährenrispe — noch ein bis mehrere Jahre als Leiche erhalten. Dadurch bleiben auch alle die jungen Triebe an der Basis verbunden, und die Pflanze kann sich nicht teilen, sondern bildet stets einen dichten Horst. Die jungen Zweige scheinen im Herbst mehrere Zentimeter lang geworden zu sein; doch sind es nur die Blattscheiden, die sich verlängerten. Die Triebspitzen bleiben, von ihnen umhüllt, weit zurück. Im nächsten Jahre bilden sie dann die Blüten, während gleichzeitig an der Basis der Triebe wenige neue Zweige entstehen. Bleibend sterile Sprosse sind nicht beobachtet.

Trisetum spicatum ist eine Pflanze von geringer räumlicher Ausdehnung. Sie kann ihre Nahrung nicht weit her holen und ist deshalb auf solche Standorte angewiesen, die ihr in beschränktem Raume genügende Mengen von Wasser und Nährsalz zur Verfügung stellen. Von Gesteinsfluren können das nur solche sein, welche reichlich einen nicht zu groben Verwitterungsrückstand liefern, also kristalline Gesteine, Schiefer, auch Gips. Kalke und Dolomite sind ausgeschlossen; die Pflanze zieht Abwitterungsflächen den eigentlichen Geröllhalden vor, weil auf jenen die erdigen Verwitterungsreste der Gesteine sich ansammeln, auf diesen meist ausgespült werden. Um rollenden Schutt aufzuhalten, ist die Pflanze zu klein; doch kann sie davon auch nicht erheblich beschädigt werden, da ja das Bildungsgewebe der Ersatztriebe ganz an ihrem Grunde liegt.

Trisetum distichophyllum (Vill.) Pal.

S. u. K. 102.

Trisetum distichophyllum ist ein typischer Schuttwanderer. An jedem Knoten seiner Grundachse sitzt eine 0,5—1,5 mm große Knospe; die Zeit ihres Austreibens scheint ganz von äußeren Umständen abzuhängen. Die Blattscheiden können mehrere Jahre überdauern oder schon im ersten Jahr zerfasern. Dann bleibt von der ganzen Scheide nur noch ein Splitter erhalten, der die Knospe ziemlich schlecht bedeckt. Diese selbst, einigermaßen entblößt, kann bis zu einer Länge von ca. 3 mm anwachsen; zu unterst stehen dann einige sehr kleine, schuppenförmige Blätter ohne

Scheiden; darauf folgen einige fast nur aus geschlossenen Scheiden bestehende Organe, aus denen die Spitzen der folgenden Blätter hervorragen. Die äußeren Teile einer solchen „Dauerknospe“ sind vertrocknet; da aber — außer den untersten Schuppen — jedes Blatt alle jüngeren Gebilde fast ganz umhüllt, sind diese gegen Vertrocknung wie gegen Verletzung sehr gut geschützt (Fig. 15 f).

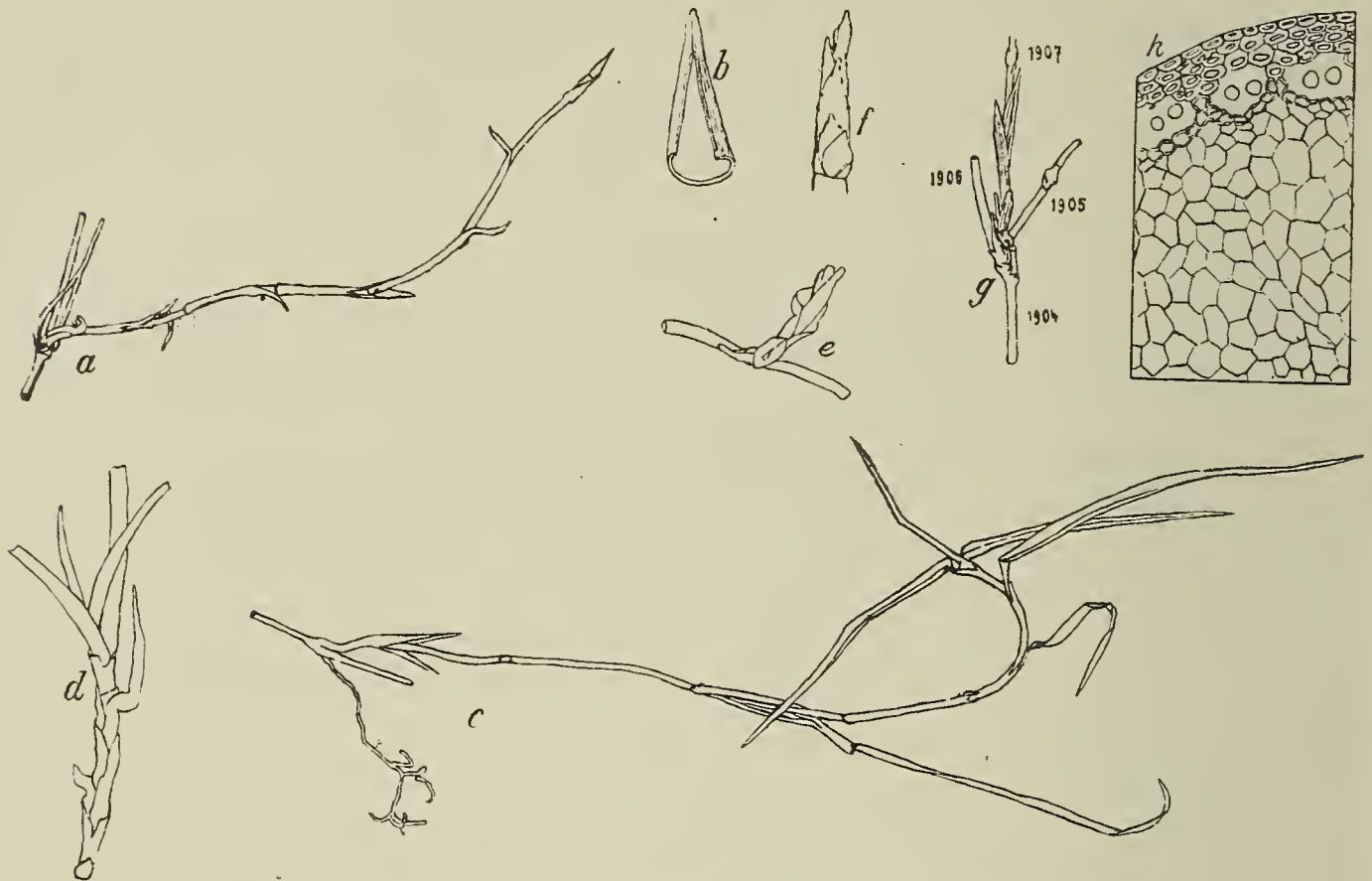


Fig. 15. *Trisetum distichophyllum*. Schiefergeröll. Albula (Blaisun) 2500 m. *a* = Wandertrieb, noch ohne Wurzeln (1 : 2). *b* = Bohrspitze desselben (15 : 1). *c* = Ergrünter schopfartiger Trieb (1 : 2). *d* = Junger Assimilationstrieb (1 : 1). *e* = Ausschlagende Knospe (1 : 1); *f* = Dauerknospe (5 : 2). *g* = Skelett eines allmählich entstehenden Horstes (1 : 1). *h* = Alter Wandertrieb. In jedem Bündel nur die zwei großen Gefäße gezeichnet (75 : 1).

Je später diese Knospen austreiben, desto tiefer können sie in ihrer Ruhezeit von Schutt bedeckt werden. Durch diese Schuttschicht wachsen dann die daraus entstehenden Sprosse so rasch und zugleich so kräftig nach allen Richtungen, daß die allgemeine Schuttbewegung gewöhnlich zu schwach ist, um die Pflanze in die Hängeform zu ziehen. Eine Periodizität, die auf den Wechsel der Jahreszeiten zurückgeführt werden könnte, läßt sich am entwickelten Sprosse nicht wahrnehmen. So lange der Sproß zwischen den Steinen hindurchkriecht, bildet er 1—2 cm, selten über 3 cm lange, solide oder hohle Internodien.

Die farblosen Blätter bestehen aus langen Scheiden von wechselnder Dauerhaftigkeit und Anfängen von lanzettlichen Spreiten. Die Knoten gehören dem Sproß an. Die Internodien sind sehr hart; zu den mechanischen Elementen des Gefäßbündels kommt ein diese umhüllender Hartfaserzylinder hinzu. Auch die äußeren Zellen des Markes sind, im Kontakt mit den Gefäßbündeln, verdickt (Fig. 15 h).

An der wachsenden Spitze der Wandertriebe eilen die Blattscheiden in ihrer Entwicklung den Internodien weit voran, so

daß die jüngsten Teile von älteren nicht nur umhüllt, sondern weit überragt sind. Die Blattscheiden sind zwar offen, aber eine derselben überdeckt doch immer das Stengelende vollständig. Und über die äußerste Spitze selbst wölbt sich ein Anhängsel derselben, der Anfang einer Spreite, die sich nicht weiter entwickelt und in ihrer Funktion wohl mit einer Wurzelhaube übereinstimmt (Fig. 15 b).

In der Nähe der Oberfläche richtet sich dann der Stengel in scharfem Winkel auf, wohl unter dem Einfluß eindringenden Lichtes. Die Internodien bleiben kürzer, aber lange Blattspreiten entstehen und ergrünen. Der Wandertrieb geht indessen nicht ganz plötzlich in das Assimilationsorgan über, wie ja auch die Oberfläche einer Geröllhalde keine scharfe Grenze ist.

Oft entsteht, schon bevor der Sproß zu assimilieren beginnt, an einem oder mehreren seiner untersten Knoten eine *Adventivwurzel*, welche die sie umhüllende Scheide durchbricht, oft aber sogleich wieder abstirbt. Später können sich an jedem Stengelknoten mehrere (wahrscheinlich bis fünf) Adventivwurzeln bilden, und in der Regel sind denn auch die Kriechtriebe nach wenigen Jahren reich bewurzelt (Wandertriebe). Aber die Verbindung mit der Mutterpflanze wird nicht unterbrochen, obgleich sie eine solche Unterbrechung, wenn sie zufällig stattfindet, leicht erträgt. Die krausen Wurzeln werden gegen 10 cm lang und tragen verzweigte Seitenwurzeln; oft lösen sie sich ganz in solche auf. Sie sind etwas stärker und weniger zahlreich als bei Wiesengräsern. Ein starkes Periderm verhindert nicht, daß die Wurzelhaare lange ausdauern. Die Wurzeln sind stark zur Ernährung spezialisiert. Zur Befestigung genügt das Grundachsen-system.

Wenn eine Knospe in der Nähe der Oberfläche austreibt, so bleiben alle Internodien kurz; auf einige schuppen- und scheidenförmige Knospenblätter folgen sogleich die Laubblätter (Fig. 15 d). Diese verwelken und zerfallen im Winter; ihre Scheiden aber bleiben — im Gegensatz zu denen vieler Niederblätter — mehrere Jahre lang erhalten und umhüllen die Halme gerade in derjenigen Region, die Verletzungen am meisten ausgesetzt ist (vgl. S. 52).

Die fertilen Triebe sterben nach der Fruchtreife ab, ohne daß an ihrem Grunde besondere Knospen zu ihrem Ersatz vorbereitet wären. Die Zahl der Blüentriebe ist je nach Jahrgängen und Lokalitäten sehr ungleich. Oft findet man stundenweit nur sterile Blattbüschel, oft endigen alle Zweige eines Astes in lauter Blüten. Auch die sterilen Zweige sterben im Winter gewöhnlich ab. Trotzdem bilden sie, so lange sie grüne Blätter tragen, weder Zweige noch Adventivwurzeln; nur eine kleine Knospe steht an jedem Knoten. Diese treibt frühestens im nächsten Jahre aus; sie entwickelt sich dann sofort zu einem Assimilationstrieb, wenn sie nicht unterdessen überschüttet wurde. Viel häufiger als die Knospen der Laubblattachsen treiben die der untersten Knoten aus, welche nur Knospenschuppen tragen. Und wenn sich dies einigemal wiederholt, so entstehen kleine Zweigsysteme,

die einige Zentimeter weit emporragen können (Fig. 15 g). Die Pflanze ist dann an dieser einen Stelle horstförmig entwickelt und imstande, mit diesem Horst eine gewisse Menge Schuttes zu stauen. Aber unter dem Drucke der gestauten Massen wird der Horst niedergelegt und nimmt die Hängeform an. Wird aber ein solches Zweigsystem einmal nachträglich verschüttet, so wachsen die am Licht entstandenen Knospen zu eben solchen Wandertrieben aus wie die unterirdisch gebildeten (S. 58). Adventivwurzeln habe ich in solchen Horsten nie gefunden; die Humus- oder Erdansammlung darin ist zu unbedeutend; aus dem gleichen Grunde fehlen auch jegliche Raumschmarotzer.

Trisetum distichophyllum ist auf Schiefer-, Kalk- und Dolomit-Schutthalden oft die einzige Besiedlerin großer Flächen; den gröberen Schutt durchkriecht sie sehr lockerrasig; in feinerem bildet sie viele kleine, stauende Horste. Oft bewohnt sie die seitlichen Grenzflächen der Schuttkegel, wo zeitweilig Wasser fließt. Im Schiefer findet man sie auch auf Abwitterungshalden, im Urgestein kommt sie nicht vor. Sie fehlt auch auf Wiesen, die nur langsam verschüttet werden, dauert aber ziemlich lange aus auf Schutthalden, wenn auch Wiesenpflanzen anfangen, sich darauf anzusiedeln.

Poa cenisia All.

S. u. K. 146.

Die Blütenschäfte von *Poa cenisia* bilden die Fortsetzung von überwinterten Laubtrieben. Zur Blütezeit sind aus den Insertionen dieser alsdann abgestorbenen Laubblätter ein bis sechs Erneuerungstriebe hervorgegangen, wovon die unteren meist ihre Mutterscheiden durchbrechen, der oberste gewöhnlich nicht. Die Ersatztriebe besitzen, wenn die Hauptachse blüht, etwa vier rot überlaufene, nur unten geschlossene, etwas derbe Niederblätter und einige Laubblätter. Diese Blattbüschel können mehrere Jahre steril bleiben und dennoch sich verzweigen wie blühende. Später können dann Haupt- und Seitentrieb gleichzeitig blühen.

Während ihres sterilen Daseins können die Sprosse kurz bleiben oder — je nach den Umständen — sich gestreckt durch Schuttmassen emporheben. Dabei bilden sie bis 5 cm lange Internodien. Die Blattscheiden sind in dieser Region besonders stark und weit (bis 3 mm im Durchmesser).

Da die Sprosse mit einer kurzgliedrigen Niederblattregion beginnen, entstehen später an den benachbarten Knoten auch benachbarte Zweige; geschieht dies nahe der Oberfläche, so wachsen sie gerade aufwärts, und die Pflanze bildet einen dichten Horst. Durch Wiederholung desselben Vorganges kann dieser sich vergrößern; aber die älteren Aststücke verwittern nach wenigen Jahren, und die Horste zerfallen dann. Wenn die jungen Triebe in etwas größerer Tiefe entstehen, wachsen sie erst 1—3 cm wagrecht vom Muttersproß weg, ehe sie sich aufrichten. Die Laubblätter stehen an diesen Trieben ziemlich dicht, und ihre Scheiden

überdecken einander vielfach. Wenn Knospen so tief verschüttet wurden, daß kein Licht mehr bis zu ihnen gelangt, so wachsen sie zu Wandertrieben (bis zu 20 cm lang) aus, welche denjenigen von *Trisetum distichophyllum* gleichen. Nur sind die Internodien kürzer, so daß sie von den weißen Scheidenblättern ganz eingeschlossen sind. Wie jene können sie Wurzel schlagen und an ihren Knoten Dauerknospen bilden. Da aber die Stengel jeglicher Form von *Poa cenisia* nur wenige Jahre leben, so geschieht es auch seltener, daß lebende Knospen tief verschüttet werden und Veranlassung zu Wandertrieben geben; und diese selbst, einmal vorhanden, sind nicht so ausdauernd wie bei *Trisetum* und bilden daher kein so reichverzweigtes Netz von Grundachsen. Ihr wichtigster Erfolg besteht darin, daß sie in geringerer oder größerer Entfernung von der Mutterpflanze einige neue, arme Horste bilden.

Es gibt also bei *Poa cenisia* aufrechte und sich ausbreitende Laubtriebe und Wandertriebe. Nur die letzteren können sich aus allen Knoten bewurzeln, denn bei ihnen sind die Blattscheiden nicht viel länger als die Internodien, so daß die Würzelchen nur eine einzige Scheide zu durchbrechen haben. Bei den Laubtrieben dagegen bilden nur die unteren Knoten regelmäßig schon im ersten Jahre einige starke Wurzeln; die höheren sind von zahlreichen Blattscheiden umhüllt und bewurzeln sich nicht oder erst sehr spät. Die Wurzeln tragen feine Seitenwurzeln mit wenigen Zweigen, entsprechend der xerophileren Form des Wiesengräser-typus. Die wolligen, weißen Wurzelhaare fallen nicht ab.

Die Fähigkeit, die Form ihrer Zweige den verschiedenen Niveaux anzupassen, ermöglicht es der Pflanze, sowohl Verschüttung als Abschwemmung und Abwitterung zu ertragen. Aber so vorherrschend wie *Trisetum distichophyllum* kann sie nirgends werden. Obgleich sie am Albula schon gefunden wurde, ist sie mir dort entgangen. Die obige Beschreibung beruht auf Beobachtung im Livigno (Tonschiefergeröll) und auf Herbarmaterial des Botanischen Museums des Polytechnikums in Zürich.

Poa laxa Hänke.

S. u. K. 148.

Poa laxa, eine Horstpflanze, kann mit ihrer geringen Größe nur auf feinem Schutt stauend wirken; auf gröberem wächst sie aus Löchern und „Taschen“¹⁾ hervor, sammelt darin Erde und Humus an, ohne aber zur Befestigung des Bodens direkt beitragen zu können.

Die jungen Triebe durchbrechen ihre Scheiden äußerst selten. Sie entstehen im Sommer und tragen zunächst an kurzen Internodien einige häutige „Niederblätter“ (Scheidenblätter), darüber einige Spreitenblätter, die sich aber nicht immer entfalten können,

¹⁾ „Poches“ heißen im Jura die durch Auflösung entstandenen, oft viele Meter tiefen Löcher im Kalkfels, deren Inhalt (Sand und Ton) technisch verwendet wird.

bevor der Winter beginnt. Die langen Blattscheiden beschützen im nächsten Jahre den Anfang des weiteren Wachstums. Dieses setzt sogleich mit der Bildung von Laubblättern (Spreitenblättern) ein, deren Insertionen aber bis 2 cm weit auseinander gerückt sein können. In den Scheiden der ersten Laubblätter entstehen sogleich wieder Bereicherungstriebe; der betrachtete Sproß selbst endigt gewöhnlich nach der einmaligen Überwinterung mit dem Blütenstand, er kann aber auch erst im dritten Sommer blühen. Inzwischen verzweigt er sich jedoch auch im sterilen Zustand aus den Insertionen der ersten Blätter jedes Jahres. Es sind also stets einige längere oder kürzere Basalglieder des Halms, woran die Erneuerungstriebe stehen, und um welche die Pflanze dauernd bereichert wird. So entwickelt sich am Grunde der Horste ein System aufrechter Stengelbasen, woran noch manche schlafende Knospe sitzt; die r e g e l m ä ß i g e Zweigbildung indessen ist peripherisch, und es überwintern nicht Seitenknospen, sondern junge Zweige (Endknospen). Die Pflanze ist somit keine Stengelbasisperenne im Sinne A r e s c h o u g s.

Wie die Länge der basalen Internodien von den räumlichen Verhältnissen des Horstes abhängt, so ist dies auch mit der Bildung der A d v e n t i v w u r z e l n der Fall. Sie entstehen spät, wenn der Horst locker ist und die vorhandenen Wurzeln reichlich Boden haben, um sich auszubreiten. Früh und an verschiedenen Zweigen zugleich werden die Wurzeln gebildet, wenn Erde in den Horst gerät oder wenn er verschüttet oder getrennt wird. Die Adventivwurzeln sind stark, oft über 20 cm lang; zuweilen lösen sie sich in starke Zweige auf. Die Seitenwurzeln sind fein und wenig verzweigt.

Die größten Horste wachsen in Granittrümmern neben *Luzula spadicea* und *Primula viscosa* All, kleinere auf dem Grus der Wasserzüge und an abwitternden Moränen, mit *Androsace alpina* oder *Myosotis pyrenaica*. *Poa laxa* zeigt keine weitere Schuttanpassung als ihre vielen starken Wurzeln. Es ist eine alpine Rohbodenpflanze, die dank ihrer Wuchsform (zusammengesetzter Horst) im Geröll gut wachsen kann.

Poa minor Gaudin.

S. u. K. 149.

In der Wuchsform unterscheidet sich die kalkbewohnende *Poa minor* nicht wesentlich von *Poa laxa*. Nur der Ursprung der Äste in einem Horst ist noch näher, fast auf einen Punkt zusammengedrängt, und ebenso derjenige der Wurzeln. Deshalb sind die Horste meist noch dichter, und die jungen Sprosse müssen oft an den Rand hinaus wachsen, bevor sie sich aufrichten können. Die Horste zerfallen aber auch leichter als bei *Poa laxa*. Gestreckt werden die vegetativen Internodien nur, wenn die Pflanze zwischen g r o ß e n Steinen heraufwächst. Da aber der Kalkgrobschutt unfruchtbarer ist als der granitische, wächst die Kalkpflanze *Poa minor* vielleicht etwas weniger häufig im groben Geröll als

im feinen und besonders auf Schwemmschutt. Hier beeinflußt sie mit ihrer geringen Größe die Bodenform kaum; aber aus demselben Grunde schlittet sie unversehrt mit rutschenden Schieferhalden talwärts oder läßt sich selbst durch Wildbäche und Lawinen mitreißen, um in der Tiefe weiter zu wachsen. Die Seitenwurzeln scheinen sich etwas reicher zu verzweigen als bei *Poa laxa*; die stärksten Adventivwurzeln sind feiner, so daß die Funktion der Befestigung eher zurücktritt. Die Pflanze wächst auf dem Schutt aller Sedimentgesteine der Gegend (Schiefer, Tonkalk, Dolomit), mit Ausnahme des Dolomits auch auf Abwitterungshalden. Sie bevorzugt solche Stellen, welche durch tiefe Schneedecke (Lawinenablagerungen) oder Regenbäche stark durchfeuchtet sind.

Festuca rupicaprina (Hack.) Kerner.

S. u. K. 169.

Festuca rupicaprina ist eine dichte Horstpflanze, die sich nur mit ihrem krausen Adventivwurzelschopf im Boden festhält. Sie wächst daher überall, wo ihr eine Handvoll Erde zur Verfügung steht, sei es im Rasen, in einer Felsnische oder einer Geröll-, „Tasche“. Sie beansprucht und beherrscht keinen größeren Raum, als ihr Horst bedeckt. Sie wurzelt nur auf stark verwittertem Grunde, wie er am leichtesten aus Tonschiefern entsteht oder in geschlossenem Rasen aufgespeichert bleibt. Wie ihre Verwandten ist *Festuca rupicaprina* zunächst eine Wiesenpflanze; aber wegen ihrer geringen räumlichen Ansprüche kann sie auch gedeihen, wo ihr in unbewohnbarer Umgebung ein kleiner Erdfleck günstige Bedingungen bietet. Die untersuchten Horste mögen drei- bis viermal so viele sterile Triebe enthalten wie blühende. Es dauert gewöhnlich mehrere Jahre, bis ein Sproß zur Blüte gelangt. Im ersten Jahr hat er noch kein Längenwachstum, sondern dicht an der Mutterachse häufen sich die Knoten an, aus denen sogleich eine oder mehrere Adventivwurzeln hervorgehen. In den folgenden Jahren findet nun doch ein geringes Wachstum statt; in gleichem Maße rückt die Zone der Adventivwurzeln vor; und wenn der Sproß blüht, besitzt er ein 0,5—1,5 cm langes Stück Grundachse, aus welchem schon wieder jüngere Triebe ihren Ursprung genommen haben. Der älteste Teil der Grundachse ist dann oft schon abgestorben, und das Verbindungsstück mit dem übrigen Horst beginnt zu verwittern. Wenn diese Entwicklung in einer Wiese oder Felsspalte stattfindet, so wachsen die Zweige zunächst radial nach allen Seiten, um sich aufzurichten, sobald sie dazu Raum haben. Wenn aber unterdessen Bewegungen auftreten, wie auf Schieferhalden, oder Absenkungen im Rasen, so fehlen diejenigen Zweige, welche der Bewegungsrichtung entgegen, also bergwärts hätten wachsen müssen, sei es nun, daß sie sich infolge von Verschüttung gar nicht, sei es, daß sie sich alle nach der freieren Talseite, dem Licht entgegen, entwickelt haben. Dann bilden die Horste freie Vorsprünge, sind also kleine Schuttstauer. Entsprechend der Feinheit des Bodens, welche die Pflanze verlangt,

handelt es sich bei diesen Bewegungen oft nicht um Gerölle, sondern um Solifluktionen (vgl. S. 26). Dabei sind die Horste von *Festuca rupicaprina* feste Vorsprünge, die umflossen und hinterfüllt werden können.

Festuca Halleri All.

S. u. K. 168.

Festuca Halleri ist organisiert wie *Festuca rupicaprina*; doch sind die Blätter sowie die ganzen Sprosse kräftiger, die Niederblätter und Blattscheiden ausdauernder, die ganze Pflanze robuster. Nicht nur Stengel und Scheiden, sondern auch die steifen Blattspreiten wirken als Schuttfang und sind als solcher talwärts aufgebogen.

Festuca pumila Vill.

S. u. K. 174.

Die Zweige wachsen 2—3 cm weit innerhalb der Blattscheiden; trotz diesem Schutze sind ihre ersten Blätter keine Assimilationsorgane, sondern nur zwei bis drei kurze, breite, offene Scheiden, oft fast als Knospenschuppen zu bezeichnen; daraus hervor wachsen ein bis zwei geschlossene Scheiden, die so lang werden wie diejenigen des Muttertriebes, wovon sie noch umhüllt sind; dann erst dringen endlich die grünen Blattspreiten des jungen Sprosses aus der vielfachen Hülle hervor, während sein Stengel noch immer nur aus einer Region gehäufter Knoten besteht. In dieser Form können die zahlreichen sterilen Triebe mehrmals überwintern. Freilich überdauern den Winter nur die jüngsten Bildungen; die entwickelten Blätter und Scheiden sterben jedesmal ab, bleiben aber stehen, so daß sich die Scheidenröhre jährlich verstärkt. Dabei werden dann zwar die äußeren Scheiden nach und nach aufgesprengt; sie reißen aber nicht an der Naht, sondern unterhalb der Spreite, welche so die beiden Scheidenhälften an den Scheinstengel bindet und aufrecht erhält. Selten schaltet sich zwischen den dicht gedrängten Blattinsertionen ein wenige Millimeter langes Halmstücklein ein. In der Regel geschieht dies aber dann, wenn es gilt, den Blütenstand aufzubauen. Hierbei bilden die Scheiden der zwei bis vier jüngsten Blätter eine starke Röhre, in welcher der noch schwache Halm emporwächst. Gleichzeitig gehen aus den zwei bis fünf darunterliegenden Insertionen letztjähriger Blätter Seitenzweige hervor, bei denen auf das Vorblatt zwei bis drei Niederblätter, dann die Laubblätter folgen. Internodien werden noch keine gebildet, dagegen können schon jetzt Adventivwurzeln entstehen; zuweilen bildet auch so ein junger Trieb schon selber wieder einen neuen Zweig. Bevor die Frucht gereift wird, sterben die Blätter, welche den Fruchtstand mit ihren Scheiden an der Basis umkleiden, schon ab. Im Herbst geht dann der Halm selbst auch zugrunde.

Man trifft *Festuca pumila* häufig im geschlossenen Rasen; trotzdem benützt sie, wo sie sich ansiedelt, nicht die schon vor-

handene Vegetation als Anker, sondern sie wächst unabhängig gerade auf bloßem Boden. So füllt sie die Lücken im Rasen aus, so macht sie sich die Erde in Felslöchern zu nutze, und so wächst sie auch in denjenigen Schutthalden, die viel Feinmaterial und geringe Lufträume enthalten: das sind zunächst tonige Kalke unter allen Umständen, sandig verwitternde Dolomite, endlich in massigem Kalk- und Dolomitgestein diejenigen Stellen, wo die Regenbäche Erde anschwemmen. Die Wurzeln sind lang und starr und tragen feine, in kurze Zweige aufgelöste Saugwürzelchen, entsprechen also dem xerophilen Typus der Wiesengräser. Sie verankern die Pflanze fester als der feine und beschränkte Wurzelbart z. B. von *Trisetum spicatum* und ermöglichen ihr, als Schuttstauer zu wirken. Die Stauung selbst wird natürlich durch die Dichte des Horstes veranlaßt, durch welchen kein fallender und rollender Stein hindurchdringen kann. Die getroffene Pflanze selbst ist aber durch das Federpolster ihrer abgestorbenen Blattscheiden fast unverletzbar. Die aufgehaltene Steine sammeln sich hinter dem Horst an, bis ihre Masse die Höhe des Horstes nahezu erreicht und ein wahres „Ebenhöch“ bildet. So gelangt die Pflanze gewissermaßen in einen toten Winkel; freilich hat sie die aufgehäuften Schuttmasse zu tragen. Ihre Zweige biegen sich wohl an ihrer Basis nach der freien Seite; aber der Horst selbst bleibt dicht und aufrecht.

Carex rupestris Bell.

S. u. K. 256.

Carex rupestris habe ich nur auf ruhendem Kalkgestein gefunden. Ein weicher Zellendolomit bedeckt den Taltorso des Albulapasses mit zahlreichen runden Buckeln. An ihren Hängen entstehen unzählige, 5—20 cm breite Felsvorsprünge, hinter welchen die herabrollenden Steine liegen bleiben und sich sammeln, so daß zuletzt kleine, ebene Terrassen entstehen. Der Verwitterungsrückstand dieses Dolomits ist eine Art Lehm, welcher in die unteren Schichten dieser Terrassen verwaschen wird; oben liegt stets eine dünne Schicht frischer, reiner Gesteinstrümmer mit einer Korngröße von $\frac{1}{2}$ —4 cm. Auf diesen Terrassen wird die Vegetation, besonders an sonnigen Lagen, beherrscht von *Carex rupestris*. Überall kriechen seine „Ausläufer“ unter den Steinen hin, aber nur da und dort wächst ein kleiner grüner Horst aus dem graugelben Gezack hervor, der sich nach allen Seiten gleichmäßig entwickeln kann; denn er wächst ja auf ruhendem Grunde. Den Rand der Terrassen bewohnen dagegen starke Schuttstauer, wie: *Carex firma*, *Saxifraga caesia*, *Dryas* usw. In den weiteren Maschen des Stengelgewirrs von *Carex rupestris* finden sich indessen: *Campanula cochleariifolia*, *Leontodon montanus*, *Leontopodium alpinum*, *Polygonum viviparum*. *Carex rupestris* wächst außerdem auf wagrechten Flächen heruntergestürzter Kalkblöcke und auch auf ruhenden Geröllhalden, die schon eine ziemlich geschlossene Vegetation tragen.

Jeder Sproß beginnt mit einigen deutlich ausgebildeten Internodien mit lanzettlichen Niederblättern. Bei einem gewöhnlichen Zweig entstehen hierauf nur noch ganz gedrängte Knotenfolgen (etwa 0,5 mm weit auseinander), mit sehr langscheidigen Laubblättern. Wie die Ursprungsstellen der Blätter, die Knoten, einander stark genähert sind, so gehen, bei gleicher Länge der Scheiden, alle Spreiten strahlenartig vom gleichen Punkt aus. Dieser liegt an der Oberfläche des Luft-Steinraumes, die Knotenanhäufung an der Oberfläche der lehmigen Feinerde, und das Organ, welches den Stein-Luftraum durchdringt, Absorptions- und Assimilationsorgane miteinander verbindet, ist ein aus den zahlreichen Blattscheiden gebildeter Hohlzylinder. Sein Längenwachstum ist durch die Mächtigkeit der Stein-Luftschicht begrenzt; auch kann er nur wenig dicker werden: da jedes neue Blatt den inneren Hohlraum mit einer neuen Scheide austapeziert, werden die äußeren, ältesten Scheiden wohl etwas nach außen gedrängt; sie reißen aber selten auf. Mit diesem Raummangel im Innern des Scheidenzylinders hängt wohl die kurze Lebensdauer der Zweige zusammen; gewöhnlich blühen sie im zweiten Jahr und sterben dann ab. Zweige entstehen — wie die Wurzeln — nur in der Niederblattregion. Ihre Bildung fällt aber weder mit der Blüte noch mit dem Absterben der älteren Zweige zeitlich zusammen.

Während die Assimilationszweige nur in ihrer Jugend gestreckte Internodien und Niederblätter bilden, wachsen andere bloß als gestreckte Niederblattstengel wagrecht am Grunde des losen Schuttes und nehmen so den Charakter von „Ausläufern“



Fig. 16. *Carex rupestris*. Dolomithügel. Albula 2300 m. Rhizomartiger Wandertrieb. Wurzeln aus dem Niederblattstamm (1 : 1).

an; sie können ca. 4 cm lang werden, wobei die längsten Internodien gegen 4 mm messen. Solange der „Ausläufer“ kriechend wächst, endigt er in einer scharfen Spitze, die aus einem kegelförmig zusammengebogenen Niederblatt besteht. Dieser Kegel ist aber nicht hohl, sondern vom nächsten Niederblatt erfüllt, welches aus der gegenwärtigen Spitze des Sprosses hervortreten wird. Und ein drittes Blatt ist in diesem schon wieder vorbereitet. Diese straffe Ausfüllung gibt der Spitze eine gewisse Festigkeit. Durch etwas ältere Niederblätter können vereinzelte Würzelchen

hervorbrechen. Endlich richtet sich indessen der Trieb auf und bringt kurze Internodien (0,5 mm) und langscheidige Laubblätter hervor; er endigt als Assimilations- (oder Blüten-) Trieb (Fig. 16). Der „Ausläufer“ unterscheidet sich nur durch die große Ausdehnung des stets vorhandenen Niederblattstammes von gewöhnlichen Zweigen; beide bilden nur in der Niederblattregion Wurzeln

oder Zweige, und zwar gewöhnlich gegen deren oberes Ende hin. Die Laubblattregion kann weder Wurzeln noch Zweige hervorbringen, noch auch selbst durch Pseudorepenz zu einem gestreckten Trieb auswachsen. Die „Ausläufer“ sind also eine Zwischenform von Rhizom und Wandertrieb. Sie leben länger als die Blattbüschel an ihrem Ende. Wenn nämlich so ein grünes Sträußchen zugrunde geht, ist unter seiner Basis schon lange wieder ein zweiter „Wandertrieb“ entstanden und aus dem Ende dieses letzteren vielleicht gar ein dritter. Die zwei bis drei älteren Glieder sind nur noch durch ihre Wurzeln für das oder die jüngsten tätig.

Die Gliederung ist leicht zu erkennen durch ihre *Staffelform*; denn jedes einzelne Glied begann sein Wachstum in fast horizontaler Richtung und bog sich dann abwärts, um aus einem breiten Bogen sich zuletzt steil aufzurichten. Die Achsen sind monokarpisch, meist dizyklisch. Irgendwelche morphogene Wirkung der Jahreszeiten läßt sich nicht feststellen.

Der Querschnitt durch die „Läufer“ zeigt zwar sehr starke Bildung von Hartgewebe; aber die kurzen Internodien der Laubblattregion zeigen das nämliche Bild. Einzig die Blütenstandstengel sind noch stärker gebaut.

Nebst dem diffusen Wuchs und den starren, streckungsfähigen Blattbüscheln liegt in der außergewöhnlichen Verhärtung des Stengels ein Vorteil für das Wachstum im Geröll.

Carex ferruginea Scop.

S. u. K. 315.

Carex ferruginea ist in der subalpinen Zone häufiger als in der alpinen; aber wenn sie hier auch keine eigenen Bestände mehr bildet, so ist ihr Anteil an der Vegetation der Lawinenbahnen bis gegen die Schneegrenze hin doch recht bedeutend. Wo teils Lawinen, teils sommerliche Regenbäche und seltene Steinschläge größeren Schutt über die Halden hinstreuen, vermögen in dieser Zone doch immer noch einige Glumifloren den Kampf ums Dasein mit gutem Erfolg zu führen. Zu diesen gehört *Carex ferruginea*.

Die dichten Horste sind fest eingewurzelt. Die Zweige entwickeln sich gewöhnlich in einem einzigen Sommer; sie werden allein von den Schuttbewegungen dieser kurzen Zeit berührt und lassen sich durch sie nur wenig von ihrem aufrechten Wuchs abdrängen. Das Ausdauernde aber ist ein kurzes, dickes, hartes „Rhizom“, durch seine Kleinheit und seinen Aufbau vor Verletzungen geschützt. Seine Knoten sind außergewöhnlich dicht gedrängt; es trifft oft 3 auf 1 mm. Dabei durchbrechen die Zweige immer ihre Mutterscheide; sie tragen zu unterst kurze, schuppige, später längere und scheidenförmige Niederblätter, deren meist glänzende, dunkelrote Farbe der Pflanze den Namen gegeben hat. Diese Niederblätter sind dick und steif; aber sie zerfasern leicht, was den jungen Sprossen und Wurzeln das Hindurchwachsen erleichtert. Allmählich erscheinen anstatt der Niederblätter unentwickelte, später vollkommene Laubblätter, deren Scheiden

bis zu 6 cm lang werden, wenn die Spreiten sonst nicht genügend Licht und Raum zu ihrer Entwicklung finden. Der Stengel selbst wird immer nur wenige Millimeter lang.

Die Blätter sterben im Winter ab. Aber der Stamm, welcher im ersten Jahre schon Laubblätter getragen hatte, kann im Frühling des zweiten wieder rostrote Schuppen hervorbringen, denen später immer besser entwickelte Laubblätter folgen. Stebler und Schröter¹⁾ betrachten dies als Regel; aber auf den schuttreichen Lawinhalden am Albula sterben die Triebe meist im ersten Winter schon ganz ab; sie werden also dort nur einjährig. Die Blütentriebe entwickeln sich wie die unfruchtbaren, bis zum ersten vollständigen Laubblatt. Anstatt daß diesem aber nun einige ähnliche folgen, schießt unvermittelt ein 10 bis 15 cm langes Stengelglied auf, und oft folgt darüber noch ein zweites, ebenso langes; das Halmblatt ist dann aber schon zugleich das Tragblatt der untersten Blütenähre. Nach Stebler und Schröter sind die Blütentriebe stets einjährig; es kann aber ausnahmsweise vorkommen, daß ein Sproß erst im zweiten Jahre blüht.

Da schon die gewöhnlichen Zweige an ihrem Grunde von etwa zehn, zweijährige aber von doppelt so vielen Scheiden umkleidet sind, wird die Basis der Horste von diesen Tuniken in wenigen Jahren vollständig ausgefüllt. Für junge Zweige ist im Horst selbst dann kein Raum mehr frei, und an seinen Rand hinaus vermögen sie sich in der Regel nicht zu strecken, weil ihre Stengelglieder viel zu kurz sind. So sterben denn die Horste meist nach wenigen Jahren ganz aus. Nur einer oder zwei junge Zweige sind ein wenig in die Länge gewachsen, gerade so weit, wie nötig ist, um an den Rand des alten Horstes zu gelangen. Von einem so verlängerten Trieb entspringen die Zweige im folgenden Frühling an den jüngeren Knoten, d. h. so weit, als nur immer möglich, vom alten Horst entfernt, welcher nun zugrunde geht.

Die Niederblätter der alten Horste verwittern sehr langsam; in spaltenförmigen Löchern müssen deshalb die Erneuerungstriebe immer nach derselben Richtung wachsen. Dann entsteht ein langes, aber unregelmäßig zusammengesetztes „Rhizom“, in ganz geringen Abständen eine ganze Reihe toter Horste tragend.

Carex ferruginea kann aber durch echte Ausläufer ihre Lebensfähigkeit nach entfernteren Orten verlegen. Zunächst durchbrechen diese Ausläufer ihre Mutterscheiden, ähnlich wie die Laubtriebe. Bald aber entstehen Stengelglieder von Längen bis zu 15 mm. Sie wachsen ziemlich wagrecht unter dem Boden hin. Ihre Blätter sind scheidenförmig, oben erweitert und schräg abgeschnitten. Da sie länger sind als die Internodien, ist der Stengel vollständig von ihnen umhüllt; aber er verliert diesen Schutz bald wieder; denn diese Scheiden sind weniger derb als die Knospenschuppen und zerfasern rasch. Nur ihre Spitze ist hornig, und jede von ihnen erfüllt auch wohl dann ihre wichtigste Aufgabe, wenn sie als jüngstes Blatt die Spitze des Ausläufers schützend um-

¹⁾ Die Alpenfutterpflanzen. Bern 1889. S. 119.

schließt (Fig. 17 b). Aus jedem Knoten können vom zweiten Jahr an mehrere Wurzeln hervorgehen. Außerdem besitzen einzelne Internodien wenige Millimeter unterhalb des nächsten Knotens eine Wurzelanlage. Ebenfalls vom Knoten entfernt, aber nach oben verschoben, sind die Insertionen von Seitenzweigen; immerhin stehen sie in der Mediane ihrer Tragblätter, welche sie auch beim Austreiben regelmäßig durchbrechen (Fig. 17 b). Die Verzweigung der Ausläufer ist somit monopodial, nicht, wie bei *Carex arenaria*, sympodial. Die Zweige sind gleich gebaut wie die Ausläufer selbst; über dem sehr kleinen, derben Vorblatt tragen sie einige kürzere, derbere, dann die gewöhnlichen häutigen Niederblätter. Im Gegensatz zu allen anderen Niederblättern sind die Vorblätter nicht von Nerven gerippt. Ein Sproß kann jahrelang als Ausläufer wachsen, bevor er ans Licht gelangt und sich in einen Laubtrieb

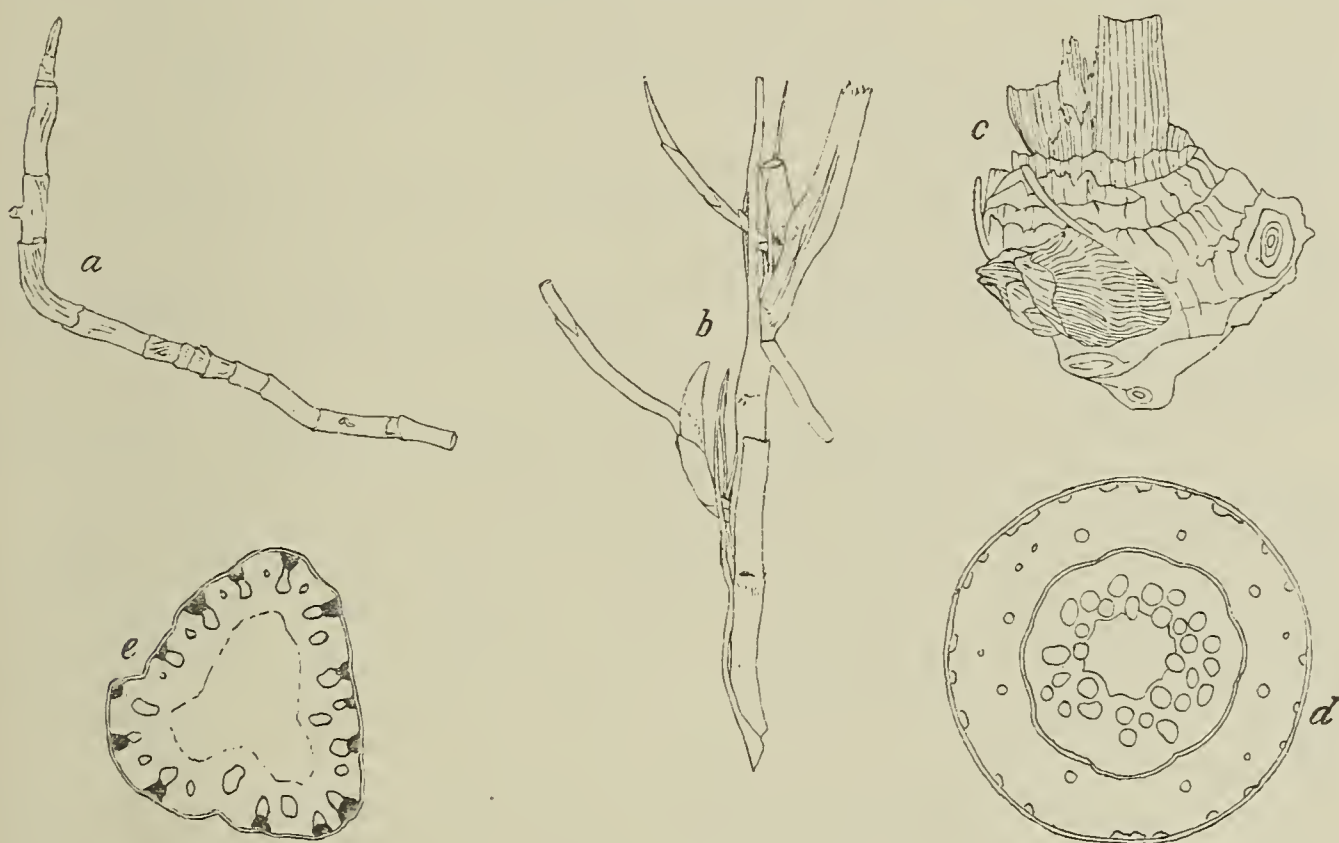


Fig. 17. *Carex ferruginea*. Lawinenschutt, Tonkalk. Albula 2350—2450 m.

a = Spitze eines Ausläufers. Blätter entfernt (1 : 1). *b* = Monopodiale Verzweigung eines Ausläufers. Die jungen Zweige durchbrechen die Scheiden nicht nur ihres Stützblattes, sondern auch ältere Blätter, die bis zu ihnen heraufreichen (1 : 1). *c* = Knollig verdickter Stengelgrund mit einer Knospe. Blätter und Wurzeln abgeschnitten (6 : 1). *d* = Querschnitt eines Ausläufers. Gefäßbündel-Zylinder mit Endodermis (15 : 1). *e* = Querschnitt des Blütenschaftes (15 : 1).

umbildet. Ob seine Spitze in dieser Zeit im Winter irgendwelchen besonderen Schutz genießt, konnte ich nicht entscheiden. Die Internodien alter Ausläufer sind freilich oft auf gewissen Strecken verkürzt (drei bis vier Internodien zu 1,6—2, statt 4—6 mm); dies sind vielleicht Herbst- oder Winterbildungen (Fig. 17 a). Zuweilen liegt in einer solchen gestauchten Region auch eine scharfe Grenze für den Verwitterungszustand der Niederblätter, was gleichfalls auf eine Unterbrechung des Wachstums deutet. Die ziemlich starke Epidermis bedeckt zahlreiche Bündel von Bastfasern, zuweilen mit Gefäßen verbunden. Darunter liegt eine starke Schicht großzelligen, parenchymatischen Gewebes, in deren Mitte die Blattspurbündel verlaufen. Die Gefäßbündel

des Stengels bilden als scharf nach innen und außen abgegrenzter Hohlzylinder das Skelett. Sie sind selbst konzentrisch, wenn auch nicht immer ganz geschlossen. Die Wand des Skelettzylinders ist zwei bis drei solcher Gefäßbündel stark. Der innere Hohlraum ist stets von Mark erfüllt (Fig. 17 d).

Der Laubblattstamm ist ähnlich gebaut; nur ist sein Markraum größer, der harte Gefäßbündelring dagegen und die äußere Grundgewebemasse schwächer entwickelt.

Der Blütenschaft endlich ist durch die Stärke der subepidermalen Bündel ausgezeichnet, die mit kleineren, tiefer liegenden alternieren (Fig. 17 e).

Um in einen Laubtrieb überzugehen, richtet sich der Ausläufer auf, und die Bildung gestreckter Internodien unterbleibt; dagegen werden nun die Scheidenblätter länger und gehen in Laubblätter über. Die ersten von ihnen sind freilich noch klein und vergeilt; erst wenn die Blattscheiden so lang werden, daß sie die benachbarten Steine überragen, erlangen die Spreiten ihre dunkelgrüne Farbe.

Für die Besiedelung des Schuttetes vereinigt *Carex ferruginea* die Vorteile zweier Lebensformen:

1. Die dichten Horste halten den in Besitz genommenen Raum fest, sowohl gegenüber Steinschlag wie gegen konkurrierende Pflanzenarten.

2. Die lange lebenden Ausläufer gewähren alle Vorteile kriechender Pflanzen: sie vermögen günstige Wuchsstellen in größerer Entfernung aufzusuchen; sie schwächen dabei die Mutterpflanze nicht, da sie sich in den unterwegs angetroffenen Erdhäufchen selbst bewurzeln. Nach Zerreißung können die einzelnen Horste getrennt, ohne irgendwelchen Verlust weiterleben. Übrigens reißen die Ausläufer sehr selten; sie hemmen viel eher die Bewegung der Steine.

Die dichte Geschlossenheit der Horste und die Derbheit der Laubblätter verleihen der Geröllform von *Carex ferruginea* einen xerophilen Habitus, der, durch dauernde Einwirkung veranlaßt, eine individuelle Euharmose ist. Denn bei ungleicher Verteilung des Nährbodens oder der Wasserzirkulation können die einzelnen Teile eines und desselben Stockes ungleich ausgebildet sein.

Die vegetativen Organe von *Carex frigida* All. verhalten sich genau gleich wie die von *Carex ferruginea* beschriebenen. Es war mir in einigen Fällen unmöglich, sterile Exemplare der einen oder anderen Art zuzuweisen, denn keines der vegetativen Unterscheidungsmerkmale steht durchaus fest. *Carex frigida* scheint aber reichlicher Bewässerung dringender zu bedürfen als *C. ferruginea*.

Carex firma Host.

S. u. K. 318.

Carex firma ist zwar in erster Linie Bewohner von Kalkfelsen. Im Albulagebiet wächst sie aber viel seltener an massiven Felswänden als auf den Abwitterungshalden von weichem

Zellendolomit. Die Kürze der Wurzeln (vgl. O e t t l i [1904] S. 299) schadet hier nichts; denn das zerfallende Gestein bietet ihnen zahlreiche breite, aber meist kurze Hohlräume dar, worin sich Erde sammelt. Wegen der starken Zerklüftung des Gesteins kann jeder Zweig seine kräftigen Wurzeln in diejenigen Fugen senden, welche er gerade bedeckt. Dadurch wird die Pflanze an vielen Punkten zugleich fest an den Boden gebunden (Gegenstück zu *Poa minor* und *Luzula spicata*). Wenn sie durch trockene Verschüttung oder durch Regenbäche mit Schutt bedeckt wird, so wächst sie an den Rändern noch radial weiter; freilich sind dann die Zweige unter der Last des Schuttes mehr wagrecht hinaus- als aufwärts gerichtet. *Carex firma* ist auf solchen Abwitterungshalden einer der stärksten Schuttstauer. Exemplare, welche zufällig nicht verschüttet werden, bilden dagegen, wie am massiven Fels, kreisförmige Parallelpolster.

Die Samen von *C. firma* können in Schutt von 1 cm Korn keimen und weiterwachsen; die grünen Teile entwickeln sich aber sehr langsam. Ein wahrscheinlich über zweijähriges Pflänzchen erhob die Spitzen seiner Blättchen nur 10—12 mm über den Boden, während schon fünf starke, 7—15 cm lange Wurzelfasern den Schutt durchzogen. Durch eine geringe Verschüttung würde ein so kleines Pflänzchen noch in diesem Alter vernichtet werden. Der Verschüttung sind aber die Keimlinge auf den Schutterräßchen viel mehr ausgesetzt, als an den Stufenrändern.

C. firma ist schon ausführlich beschrieben (S c h r ö t e r [1908] S. 320). Ich habe nur beizufügen, daß die Pflanze als Ganzes nicht monopodial aufgebaut ist, sondern sympodial, wie die nahe verwandte *C. sempervirens*. Im vegetativen Zustand verhalten sich zwar die einzelnen Achsen als Monopodien, indem sie viele Jahre lang ihr Spitzenwachstum beibehalten und wohl gar einmal aus einer Blattachsel einen Zweig hervorgehen lassen. Ein solches kleines „Monopodium“ schließt aber stets mit einem Blütenstand, und die Fortsetzung des Sprosses wird von ein bis zwei seitlichen Ersatztrieben übernommen, welche unterdessen in den Achseln der oberen Laubblätter entstanden sind. Jede Achse bildet im Frühjahr ihres letzten Lebensjahres gleichzeitig die letzten Laubblätter, die Anlagen zur Blüte und zu den Ersatztrieben. Diese entwickeln durch Prolepsis im gleichen Jahre noch je drei bis vier Laubblätter, deren Assimilationstätigkeit schon der Fruchtbildung zugute kommen kann.

Knospen gibt es bei *C. firma* nicht. Es sind stets die Sproßenden, welche die Lebensfähigkeit der Pflanze von einem Sommer zum andern bewahren. Sie sind dazu um so besser geeignet, als sie am Grunde der vielen langen Blattscheiden außerordentlich stark von der Außenwelt isoliert sind. Die Pflanze ist also Hemikryptophyt mit ausgezeichnetem Schutze der jungen Stengel. Dieser Schutz bewährt sich nicht nur gegenüber klimatischen, sondern auch bei mechanischen Einwirkungen (Tierfraß, Steinschlag).

Carex sempervirens Vill.

S. u. K. 319.

Die Stengel von *Carex sempervirens* sind monokarp (dizyklisch). Sie entstehen nie aus älteren „Rhizomteilen“ und verharren auch nie in einem Knospenzustand.

Alle Laubblätter sind grundständig, d. h. ihre Internodien werden nur $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ mm lang. Das Vorblatt ist als offene, zwei-kielige Scheide ausgebildet. Die Scheide des folgenden Blattes ist fast doppelt so lang wie das Vorblatt; seine abstehende Spreite ist nur 2—3 cm lang, aber als Laubblatt entwickelt. Hierauf folgen die normalen Laubblätter mit (wenigstens anfänglich) aufrecht stehender Spreite. Der ein Jahr alte Sproß überwintert grün, d. h. die letzten Herbstblätter sterben erst dann ab, wenn sich im Frühling wieder neue Blätter bilden. Das erste dieser Frühlingsblätter kann auffallend kleiner sein als alle anderen;

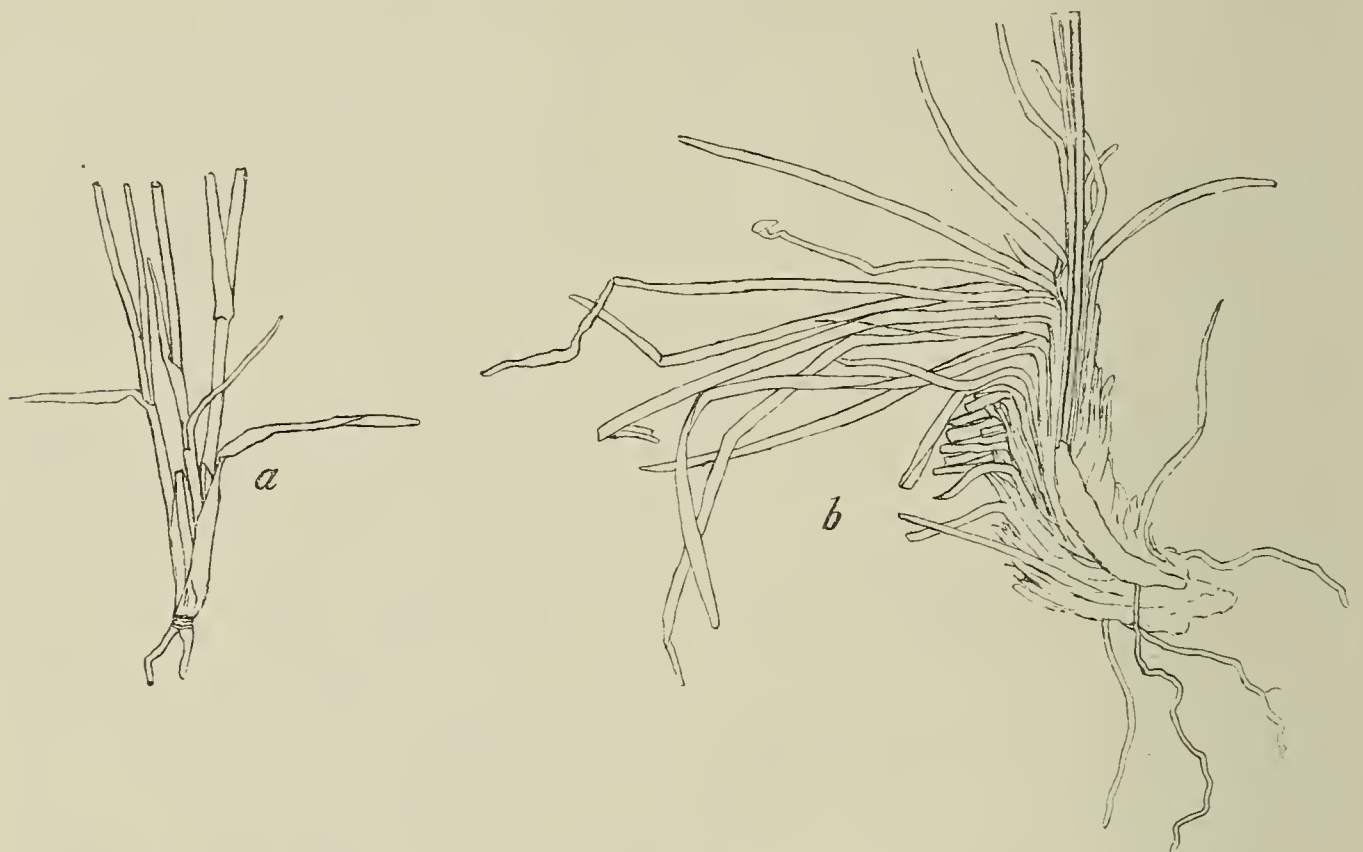


Fig. 18. *Carex sempervirens*. Lawinentalde. Albula 2350 m.

a = Blütenschaft. Zwei Erneuerungssprosse mit je einem zwei-kieligen Vorblatt (5 : 8).

b = Verdickter Stengelgrund mit Strohtunika, Längsschnitt (1 : 1).

dies ist die einzige morphologische Wirkung der klimatischen Periodizität. Im zweiten Jahr verlängert sich der Sproß plötzlich zum Blütenstandstengel, der oft aus einem einzigen, bis über 20 cm langen Internodium besteht. Zuweilen schaltet sich zwischen dieses und die Grundachse noch ein wenige Zentimeter langes Zwischenglied ein. Aus den Achseln der zwei obersten Grundblätter wächst gleichzeitig durch Prolepsis je ein junger Zweig hervor, ohne die Scheiden zu durchbrechen. Zur Blütezeit zählt jeder von ihnen schon drei bis vier ausgewachsene Laubblätter. Der obere wird gewöhnlich etwas stärker als der untere. Der Blütenstand stirbt nach der Fruchtreife ab, und einer der Seitentriebe setzt den sympodialen Aufbau der Grundachse fort (Fig. 18 a).

Diese wird dadurch ein regelmäßiges Sympodium, dessen einzelne Glieder in der Zeit von einem Sommer zum folgenden entstehen und mit 20—25 Internodien je etwa 10 mm lang werden.

Die langen Scheiden der Laubblätter schützen natürlich die in ihnen eingeschlossenen jungen Organe ausgezeichnet gegen äußere Einflüsse aller Art. Im ersten Jahre bleiben sie geschlossen; im zweiten werden sie aber durch die Ersatztriebe aufgesprengt, welche in ihrem Innern entstehen. Im Jahr nach ihrem Absterben, d. i. zwei Jahre nach ihrer Entstehung, zerfallen die Blattspreiten; die Scheiden aber lösen sich in Fasern auf, welche noch manches Jahr stehen bleiben.

In ihrem zweiten Jahre, also zugleich mit den Erneuerungstrieben, erzeugen die Sprosse auch schon regelmäßig einige Wurzeln; diese sind dick (0,6—0,7 mm) und tragen keine Wurzelhaare. Sie entstehen an den Knoten und durchbrechen viele ältere Scheiden, indem sie längere Zeit dem Stengel entlang abwärts wachsen und erst später nach außen dringen und Saugwurzeln bilden (0,02—0,08 mm stark).

An Halden werden die aufrechten Laubblätter vom Schnee niedergedrückt und richten sich nie mehr auf; daher hängen alle älteren Blätter in der Gefällsrichtung herab. Durch das Gewicht der langen Spreiten werden auch die Scheiden nach unten gezogen und geben diesem Zuge nach, indem sie oben aufreißen. Dadurch wird die Fasertunika auf der Oberseite geschwächt, unten dagegen verdickt. Die Zerstörung der Scheiden auf der Bergseite wird durch herabrollendes Gestein beschleunigt, das sich dort ansammelt und eine solide Stauterrasse bildet (Fig. 18 b).

Der Bart verwelkter herabhängender Blätter kann den darunterliegenden Boden einigermaßen vor Austrocknung schützen. Wurzeln finden sich nie darin, weder von derselben Pflanze noch von Gästen.

Auf einer Geröllhalde aus eckigem Dolomit am Piz Uertsch (2600 m) wächst die Pflanze durchaus aufrecht. Der Wurzelstock ist nicht mehr gebogen, sondern steht senkrecht in einem Loch und verlängert sich gerade in den niedrigen Horst. Nur die Wurzeln gehen in Feinerde; der ganze Wurzelstock ist von Luft umgeben, wo sich die Blätter langsamer in ihre Fasern auflösen als in feuchter Erde. Die basale Knotenregion ist noch stärker gestaucht als gewöhnlich, der Halm ohne Knoten. Von den abgestorbenen Blättern stehen viele noch aufrecht.

Wo die Pflanze statt auf Schutt in feuchter Erde wächst, sind ihre Horste locker, auch die Knotenregionen auseinander-gestreckt. Jedes Jahr beginnt die Vegetation regelmäßig mit der Bildung kleiner Laubblätter, um nach und nach immer größere zu erzeugen. Zur Blütezeit sind die Blätter des vergangenen Jahres schon verschwunden, und selbst von den Scheiden bleiben nur wenige kurze Fasern. Dagegen können hier jetzt schon Wurzeln austreten, während diese bei den Formen trockener Standorte anfangs im Faserkleid der alten Scheiden verborgen blieben.

Gegenüber dieser Form sind die auf Gerölle gesammelten Pflanzen ausgezeichnet durch

1. stärkere Verkürzung der vegetativen Internodien;
2. dichtere Horste;
3. größeren Abstand zwischen Absorptions- und Assimilationsniveau;
4. langsamere Verwitterung der (längeren) Blattscheiden.

Luzula spadicea (All.) DC. et Lam.

S. u. K. 377.

Luzula spadicea wächst normalerweise in lockeren Horsten und breitet sich auch zuweilen zu kleinen Rasen aus.

Der Laubblattstamm geht (bei den blühenden wie bei den nur assimilierenden Trieben) im Winter zugrunde; aber aus der Niederblattregion können neue Sprosse hervorkommen. Die winzig kleinen Knospen können bis zu einer gewissen Größe (1—1,5 mm) unter den häutigen Blattscheiden heranwachsen und in diesem Zustande „schlafend“ verharren. Wenn sie ausgeschlagen, sind ihre ersten Blättchen (3—5) knorpelharte Schüppchen, welche die zarten Teile der Pflanze fest einschließen. Das unterste davon wird durch seine Stellung als Vorblatt gekennzeichnet. Beim Austreiben wächst der junge Zweig in einem fast rechten Winkel von der Mutterachse weg, deren Blattscheide er dabei durchbricht. Über dem hornartigen Vorblatt stehen dann die derben Knospenschuppen an ganz kurzen (0,3 mm) und dünnen Internodien.

Die folgenden Stengelabschnitte werden ein wenig länger (0,6—1,5 mm) und dicker und tragen häutige Blattscheiden, wovon die ersten kurz und fast offen, die späteren länger und röhrenförmig sind. Wie bei der Keimung der Monokotyledonen erhalten die jüngsten Stengelteile je einen größeren Durchmesser als die schon vorhandenen. Die Niederblattregion verbreitert sich kreiselförmig. Unterdessen biegt sich der Sproß auf und wächst senkrecht weiter.

Die Entfernung des jungen Zweiges von der (inzwischen verwitterten) Mutterachse wird durch allgemeine und spezielle Einflüsse des Wuchsortes bestimmt; sie überschreitet selten 5 mm.

Wenn die Spitzen der röhrigen Niederblätter an die Oberfläche der Geröllstücke heraufgewachsen sind, steigen aus dieser Röhre wie aus einem Schacht die breiten Spreiten der ersten Laubblätter herauf. An solchen Zweigen, welche zum Blühen kommen, können schon die Insertionen der ersten Laubblätter durch längere Internodien auseinandergeschoben sein; doch bleiben auch hier zuweilen einige Laubblätter am **G r u n d e** der Blüten-schäfte stehen.

Viele Zweige gelangen aber überhaupt nie zum Blühen. Diese verlängern sich dann auch nicht in einen langen Schaft, sondern alle ihre Blätter entspringen kurzen Internodien, die in der von den Niederblättern gebildeten Röhre geborgen bleiben.

Manche der sterilen Zweige dienen aber auch der weiteren Ausbreitung der Pflanze; die letzten Glieder der Niederblattregion wachsen dann wagerecht weiter, anstatt sich aufzurichten und werden bis 10 mm lang. Nach ca. zwei Jahren können sie sich noch bewurzeln und so der Pflanze einen lockerrasigen Habitus verleihen.

Fertile und sterile Zweige erreichen in der Laubblattregion keinen so großen Durchmesser mehr wie an der Spitze der Niederblattregion, womit es wohl zusammenhängt, daß der Laubblattstamm stets nur einjährig ist, auch wenn er steril bleibt.

Hauptsächlich an den Knoten des verdickten Niederblattstengels sitzen die Knospen, von denen zwei bis drei die Blätter und Blüten des nächsten Jahres hervorbringen werden. In der Regel entwickelt sich aber nur die oberste und kräftigste der Knospen zu einem fruchtbaren Triebe; die unteren sind wie gewöhnlich schwächer; aus ihnen entstehen die sterilen Kurztriebe (Bereicherungssprosse). Die fruchtbaren Stengel sind wohl die ursprüngliche Form, die sterilen Kurztriebe aber eine Ableitung davon. Die Sproßfolge ist also ¹⁾:

- entweder
1. N L,
 2. aus N: N L (B),
- oder
1. N L B,
 2. aus N: N L (B).

Im Jahre ihrer Entstehung entsenden die jungen Zweige noch keine Wurzeln, sondern erst im zweiten Jahre, nachdem ihre Spitze schon abgestorben ist und Seitenzweige die Verjüngung übernommen haben. Doch kann die Bewurzelung auch noch länger auf sich warten lassen.

Gewöhnlich wächst *Luzula spadicea* auf dem Sande, welcher im Urgestein den Grund der Spalten und Löcher zwischen kleineren Blöcken erfüllt. Nur die Spreiten der Laubblätter und die Blütenstengel überragen das Gestein. Die Stein-Luftschicht wird von den Ästen und Blattscheiden durchmessen. Da aber die Ästchen meist aus der Spitze der letztjährigen Niederblattstämmchen hervorgehen, wächst allmählich ein sparriges Stengelwerk in den Fugen herauf. Ein solcher Stock erreichte in vielen Generationen eine Höhe von 4 cm. Wenn die Pflanze zwischen großen Blöcken wächst, wird sie von den Bewegungen der Halde nicht berührt. In feinerem Schutt wird der Wurzelstock niedergelegt und krümmt sich dann stets an der Spitze wieder auf; er ist somit ein — nicht kräftiger — Schuttstauer. Im Schutt ist der Horst die einzige Wuchsform von *Luzula spadicea*.

Sie wächst aber auch im schneetälchenähnlichen Moosrasen der Blockmeere; dort breiten sich die Horizontaltriebe in den Moospolstern aus. Bei Erhöhung der Oberfläche wird der Wuchs staffelförmig wie bei *Carex rupestris* (S. 67).

¹⁾ N = Niederblattregion.
L = Laubblattregion.
B = Blütenstandträger.

Luzula spicata (L.) DC. et Lam.

S. u. K. 378.

Luzula spicata wächst in dichten, niedrigen Horsten. - Gestreckte Stengelglieder kommen nur am Blütenschaft vor. Die kurzen (5 mm) Ästchen sind dicht erfüllt von Knoten (2—3 auf 1 mm), aufgeschwollen und hohl, aber gekammert, oft fast knollig. Das Vorblatt ist langgestreckt (5—10 mm) und häutig. Von den folgenden Blättern sind höchstens zwei spreitenlos und häutig; gleich darüber ergrünen die ersten echten Laubblätter, ohne daß man diese scharf von den ein bis zwei Niederblättern unterscheiden könnte. Die Blattscheiden überragen die Spitze der sterilen Stengel oft um mehr als 10 mm; dadurch werden aber die Blattspreiten erst aus dem Horst selbst herausgehoben, nicht etwa aus Steinschichten.

Die Zweige treten nicht als Knospen aus den Mutterachsen heraus, sondern ihre Anlagen bleiben zunächst darin verborgen; so überdauern sie den Winter, zu dessen Beginn ihre Stützblätter schon abgestorben, aber nicht verwittert sind. Im folgenden Sommer schieben sich dann die frischen Blätter junger Zweige durch die braune Scheide des toten Stützblattes herauf. Die jungen Sprosse assimilieren einige Wochen lang; aber schon im August beginnen ihre Blätter zu verwelken (bei 2300—2700 m). Nur die jüngsten, unentwickelten überdauern den Winter. Im zweiten Sommer vegetiert dann der Zweig als Assimilationstrieb weiter oder wächst zum Blütenschaft aus. In beiden Fällen stirbt seine Spitze im Herbst ab; aber sein Leben bleibt erhalten in Seitentrieben, deren Spitzen dann schon aus den toten Scheiden der letztjährigen Laubblätter hervorgetreten sind.

Die Zweige von *L. spicata* sind also zweijährig und tragen zwei Generationen einjähriger Laubblätter. Zuweilen mag auch ein unfruchtbarer Zweig noch einen dritten Sommer erleben.

Die abgestorbenen Blätter können zwei bis drei Jahre alt werden, ehe nur ihre Spreiten verwittern; die Scheiden bleiben wohl doppelt so lang erhalten, und dann fangen sie an, sich in einzelne Stränge aufzulösen. So eine alte Scheidentunika umhüllt darum oft drei bis vier Generationen von Zweigen.

Die Blätter tragen da, wo die Scheide in die Spreite übergeht, sehr lange Wimpern; wenn diese von verwelkten Blättern abfallen, so verflechten sie sich zu wolligen Flocken und sammeln sich an jenen Stellen, wo bei Gräsern die Ligula zu stehen pflegt. Sie verhindern wohl, daß Sand in den Mantel und zwischen seine einzelnen Teile hineingeschwemmt werde. Trotzdem fand ich freilich im Mantel noch lebender Zweige Flechten und auch ein Dikotyledonen-Keimpflänzchen.

Die einzelnen Zweigstücke bewurzeln sich gewöhnlich im zweiten Jahr, also nachdem ihre Blätter schon abgestorben und aus den Knoten junge Zweige hervorgegangen sind. Da alle Zweige an ihrer Basis einen geringen Durchmesser haben, brechen sie nicht selten von ihrem Muttersproß ab und werden dadurch

ökonomisch unabhängig von ihm, auch wenn sie noch unter dem gleichen Mantel stecken.

Die Wurzeln sind dünn und zerbrechlich; sie durchbrechen die Scheidentunika nicht rechtwinklig, sondern wachsen zwischen ihren einzelnen Blättern abwärts und verlassen sie erst an ihrem unteren Ende. Das Stengelsystem ist also nur von seinem untersten Ende aus an den Boden gebunden und nicht durch starre, sondern durch biegsame Wurzelfasern. Das einzelne Stämmchen würde daher leicht umkippen, wenn nicht jedes durch seine Nachbarn gestützt würde. Aus diesem Grunde ist die Pflanze empfindlich gegen Verletzungen. Wenn man sie trotzdem auch auf Geröllfeldern trifft, so bewohnt sie dort immer Stellen mit geringer Bewegung des Schuttes, kleine Terrassen, welche hinter einem Block ausgeebnet wurden, flache oder anderswie vor Verschüttung geschützte Sandstellen; ebenso wächst sie auf feinkörnigem Schutt nicht zu steiler Abwitterungshalden und an den Übergängen zur Weide. Ein lockerer Boden, wie er etwa aus der Verwitterung des Granits hervorgeht, scheint ihr unumgänglich nötig zu sein,

Rumex scutatus L.

S. u. K. 611.

Der Stengel von *Rumex scutatus* ist nicht in Regionen gegliedert, sondern stets imstande, sich je nach den momentanen Verhältnissen auszubilden. Die ersten Stengelglieder, welche auf die Keimblätter folgen, sind wohl meist recht kurz; aber schon das dritte kann 5 mm lang werden. Keimte die Pflanze nahe der absoluten Oberfläche des Schuttes, so bleiben die Blätter rosettenartig beisammen; am Grunde von Löchern und Spalten strecken sich die Stengelglieder. Im Winter sterben die Blätter ziemlich vollständig ab, aber im zweiten Jahr wächst der Stengel weiter, treibt neue Blätter und öffnet wohl auch seine unscheinbaren Blüten. Je nach den Umständen (Schnee, Wind) stirbt der Fruchtstengel im Herbst mehr oder weniger weit hinunter ab. An dem weiterlebenden Stengelstück sind im Spätsommer schon junge Zweige aus den obersten Blattachsen hervorgebrochen. Zwar müssen auch diese fast all ihr Grün dem nahen Winter opfern; aber in den Scheiden der verwelkenden Blätter bleibt wenigstens die Stengelspitze am Leben. Normalerweise erscheinen somit die Zweige von *R. scutatus* zweijährig (oder winterannuell).

Sie überwintern mit gewöhnlichen Sproßspitzen (Fig. 19 a, b), nicht mit speziellen „Winterknospen“, wie etwa unsere Laubbäume.

Eine junge Ochrea, noch in der Gestalt eines geschlossenen Kegelmantels, hüllt alle jüngeren Knospenteile vollständig ein; wenn diese sie endlich durchbrechen, übernimmt die nächstjüngere Ochrea dieselbe Funktion (Fig. 19 b).

Im groben Geröll wurzelt die Pflanze in einer solchen Tiefe, daß sie über ziemlich zusammenhängenden Wurzelgrund verfügt. Ihre Zweige kriechen zwischen den Steinen und Blöcken hin, bis sie endlich durch irgend eine breite Fuge ans volle Tageslicht

heraufsteigen. Diese Irrfahrten im Halbdunkel können mehrere Jahre dauern; der Knotenabstand beträgt gewöhnlich ca. 15 mm, kann aber auch 25 mm werden. So lange Stengel könnte man wohl als Ausläufer bezeichnen; aber sie sind nicht morphologisch fixiert, wie etwa die Ausläufer von *Sieversia reptans* oder *Carex ferruginea*. Diese stolonoiden Zweige entstehen regelmäßig dann, wenn eine schlafende Knospe der tieferen (älteren) Grundachsen-teile ausschlägt. Zuerst kommen dabei ein paar kurze, ziemlich dicke Internodien hervor, welche wahrscheinlich starke Schuppen tragen. Hierauf erst folgt die gestreckte Region, wo die Internodien bei einer Länge von 25 mm oft nur einen Durchmesser von 0,5 mm erlangen.

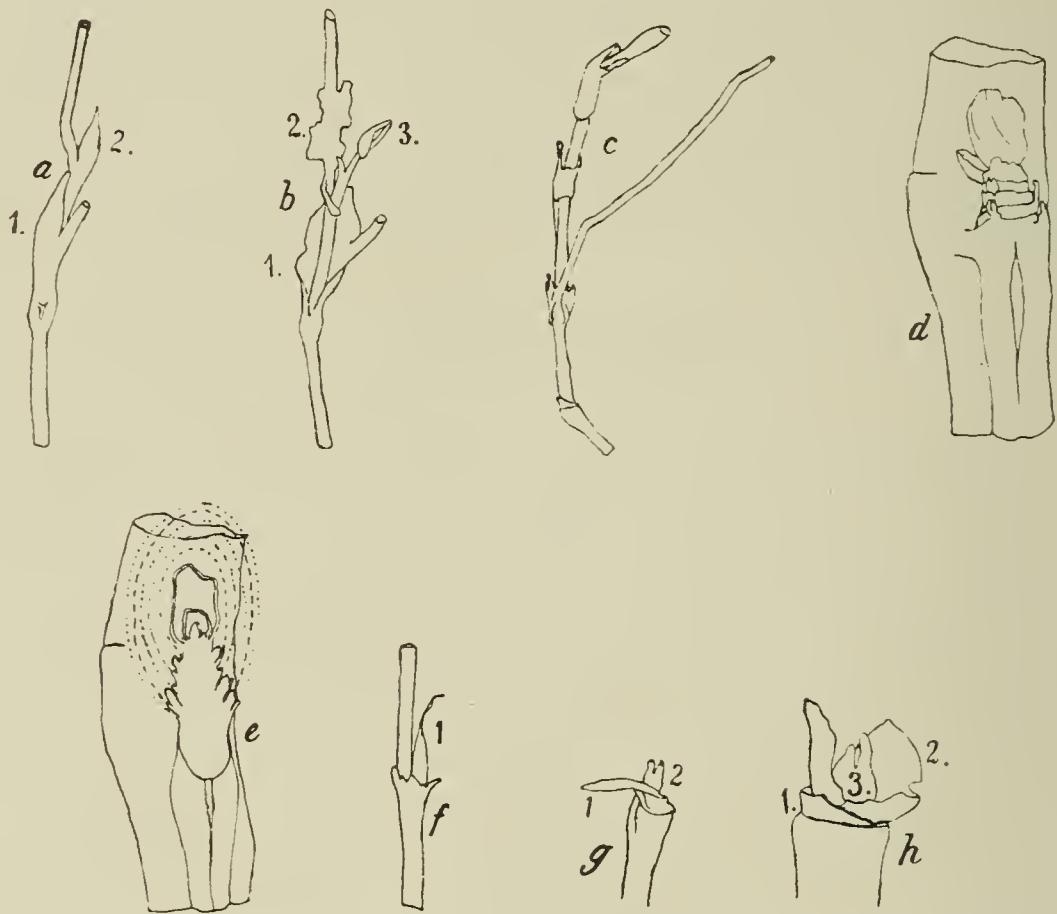


Fig. 19. *Rumex scutatus*. Kalkgeröll, etwas verschwemmt. Spannegg-See (Kt. Glarus) 1650 m.

a = Ende eines Wandertriebes (3 : 2). *b* = Dasselbe mit geöffneten Ochreen (3 : 2). *c* = Blattreste als Knospenschutz (3 : 2). *d* = Dauerknospe. Die abgestorbenen Ochreen (deren Achselknospen aber noch leben) sind entfernt (4 : 1). *e* = Dasselbe im Längsschnitt (4 : 1). *f* = Seitenknospe eines Wandertriebes. Die sie umhüllende Scheide ihres Tragblattes ist entfernt (5 : 2). *g* = Dasselbe nach Entfernung des Knospenblattes 1 (7 : 2). *h* = Dasselbe nach Zerreiung des Knospenblattes 2 (12 : 1).

Lange, Ausläufern ähnliche Triebe entstehen oft auch dadurch, daß ein absterbender Spro durch einen oder mehrere Zweige fortgesetzt wird. Zuweilen scheint aber auch ein und derselbe Spro mehrere Jahre lang halb unterirdisch leben zu können; in diesem Falle würde also *Rumex scutatus* auch pleiozyklische Zweige bilden können.

Ob die äußerst hinfälligen Blätter der Kriechtriebe ergrünen, konnte nicht entschieden werden; gewöhnlich findet man nur geringe Reste der Blattscheide, welche ihrer Achselknospe noch einen gewissen Schutz verleihen. Derjenige Teil der Blattscheide nämlich, welcher die Innervation enthielt, wird hart und wölbt

sich über die 3 mm lange Knospe; der Rest ist häutig und vermodert (Fig. 19 c). Außer dem deckenden Blattrest sind die Seitenknospen in gleicher Weise geschützt wie die endständigen: durch die noch geschlossenen Ochreen; aber das zu jeder von ihnen gehörende Blatt entwickelt sich nicht. Die Seitenknospen können sehr lange ihr Leben erhalten, indem sie zwar, wie „schlafende Knospen“, nicht ausschlagen, aber dennoch ganz, ganz langsam wachsen. Die Internodien sind ganz kurz (0,4 mm), aber jeder Knoten trägt wieder eine Knospe. So entsteht ein wahrer Herd von Vegetationskegeln.

Wenn eine äußerste Ochrea zerfällt, wird eben die nächste Knospenhülle. Die zwei bis drei äußersten sind stets dürr, hart und braun, wohl durch organische Zersetzungsprodukte, die nach ihrem Tode entstanden sind. Durch Behandlung mit $KOCl$ werden sie wieder entfärbt und geschmeidig wie die inneren, lebenden (Fig. 19 d, e).

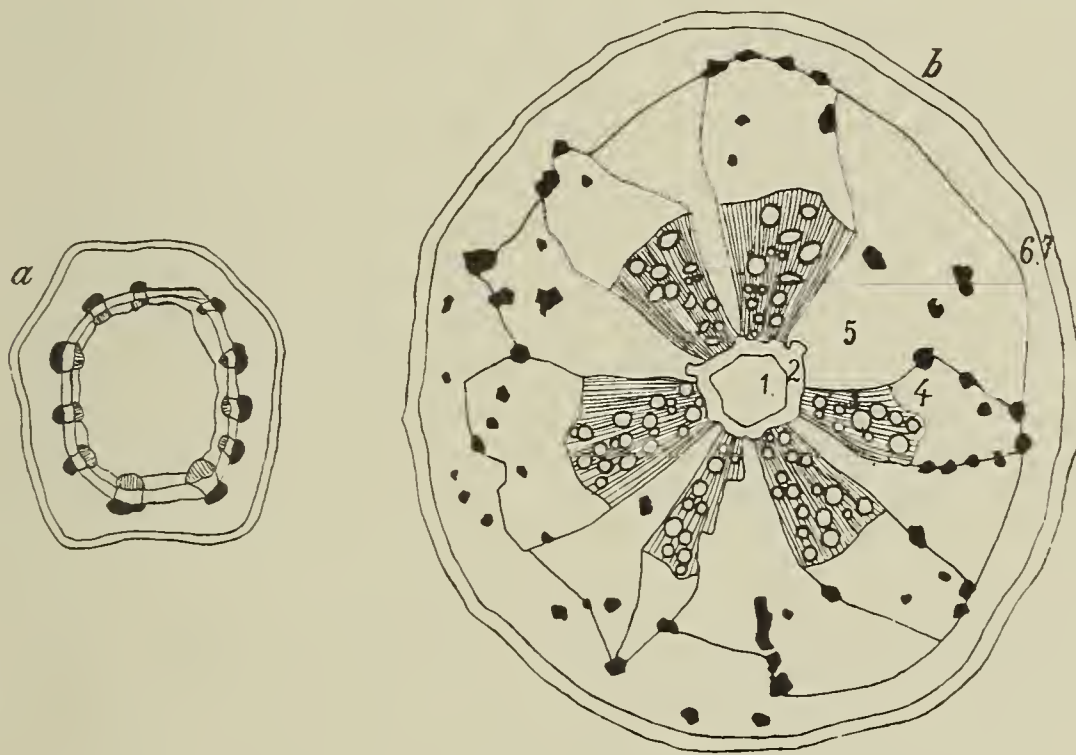


Fig. 20. *Rumex scutatus*. Kalkgeröll. Spannegg-See (Kt. Glarus) 1650 m.

a = Kurzgliedriger Laubtrieb, einjährig (20 : 1). *b* = Alter Wander- (oder Kronen-)Trieb (20 : 1).
1. = Mark. 2. = Interfasciculares Hartgewebe. 3. = Xylem. 4. = Phloem. 5. = Markstrahlen. 6. = Primäre Rinde. 7. = Kork.

Wenn ein kriechender Zweig sich aufgerichtet hat und ans volle Tageslicht gelangt, bringt er nur noch kurze (3 mm lange) Stengelglieder hervor, welche kräftige ergrünende Blätter tragen.

Im aufrechten, kurzgliedrigen Stengel umgeben 10—12 Gefäßbündel einen weiten Markraum (Fig. 20 a). Ihre Holzteile sind durch ein Hartgewebe zu einem starken Zylinder vereinigt; Bastfasern dagegen umgeben bloß das Phloem der einzelnen Bündel.

In gestreckteren Internodien ist der Markraum oft viel kleiner; der Holzring bleibt beim sekundären Wachstum als solcher geschlossen; auch die Bastfasern (Phloemscheiden) vieler oder der meisten Gefäßbündel können sich zusammenschließen.

Bei den gestrecktesten Stengeln (Fig. 20 b), welche man als Wandertriebe bezeichnen könnte, ist das Mark am kleinsten;

daran grenzt ein Holzring, wie er schon beim einjährigen Assimilationsstamm auftrat (Fig. 20 a). Das sekundäre Holz bildet aber keinen geschlossenen Ring, sondern etwa sechs starke Stränge, denen das Phloem gegenübersteht. Zwischen den Bündeln breitet sich ein mächtiges Markstrahlgewebe aus. In diesem sowie im Phloem, besonders aber an der Grenze beider Gewebe, verlaufen zahlreiche Bastfaserstränge; vereinzelte davon finden sich im Rindenparenchym. Dieser Bau läßt auf starke Torsionsfähigkeit der Stengel schließen; ich bin ihm bei keiner anderen Geröllpflanze begegnet.

Während nun ein Kriechtrieb seine ersten Laubblätter in freier Luft entfaltet, kann er aus seinen älteren Knoten auch schon Adventivwurzeln entspringen lassen, wenn sie in nährendem Boden liegen.

In der Regel bewurzeln sich die Zweige indessen erst spät, oft lange nachdem sie ihre letzten Blätter verloren haben. Eine einzelne Achse kann daher nicht selbständig werden, sondern hängt für die Ernährung durch Flüssigkeit allermindestens so lange von ihrem Muttersproß ab, bis sie die Assimilationstätigkeit ihrerseits an Tochterachsen abgegeben hat.

Die Wurzeln sind kurz, schwach, reich verzweigt, also reine Ernährungswurzeln; zur Verankerung, oder gar um den Schutt festzumachen, taugen sie nicht. Die reich verzweigten Wurzelstöcke dehnen sich nicht nur in die Breite, sondern auch in die Tiefe aus und verbinden ihren Nährboden durch ziemlich mächtige (12 cm) Stein-Luftdecken hindurch mit dem freien Sonnenlicht. Sie binden alles Geröll in ihrem Bereiche fest; die mechanischen Vorgänge an der Oberfläche der Geröllhalde stören die schlafenden Knospen in der Tiefe nicht, und die Pflanze widersteht ihren Schädigungen sehr lange. Aber diejenigen Organe, welche an die freie Luft heraufkommen müssen — die Blätter und die hohen Blütenstengel — leiden freilich unter den stets erneuten Zerstörungen durch Steinschlag, Rutschung, Lawinen; und wenn auch das vegetative Leben des Schildampfers noch so zähe und widerstandsfähig ist, so wird seine reproduktive Tätigkeit durch die Verhältnisse der echten Steinschlaghalden doch stark beeinträchtigt. Dies ist wohl ein Umstand, welcher eine weitere Ausbreitung der Pflanze auf Geröllfeldern verhindert; außerdem scheint sie einen humosen Boden dem rein mineralischen vorzuziehen. Nach ihrer Höhenverbreitung ist die Pflanze überhaupt nicht als alpin zu betrachten.

Für die obige Untersuchung wurde *Rumex scutatus* auf Geröllhalden von Malmkalk am Spannegg-See (1600 m) gesammelt.

Rumex nivalis Hegetschw.

S. u. K. 614.

Im Gegensatz zum vorigen erzeugt der Schneeampfer nie ausläuferähnliche Kriechtriebe. Er bildet einen verzweigten Caudex, dessen Blattrosetten von den Blütenstengeln hoch über-

ragt werden. Diese enthalten die einzigen gestreckten Internodien; alle anderen erreichen selten die Länge eines Millimeters. Daher können die 1 cm langen Blattscheiden den Stengel in vielfacher Schicht umhüllen. Sie bleiben viele Jahre lang erhalten und sammeln feine Erd- und Humusmassen an, worin sich Moos und Keimlinge verschiedener Phanerogamen ansiedeln.

Trotz der großen Konstanz der morphologischen Eigenschaften kann der oberflächlich sichtbare Polsterhorst doch nach zwei verschiedenen Richtungen hin ausgebildet werden. In einem Falle sind die Rosettenachsen wirklich alle senkrecht und bewurzelt. Dies ist die nicht häufige Geröllform der Pflanze. Im anderen Fall ist die Pflanze nicht parallel, sondern radiär gebaut. Einem Wurzel-, „Kopf“ entspringen Wurzeln und Äste. Diese bilden ein rundliches Polster; wird es verschüttet, so entsteht an der neuen Oberfläche ein neuer Wurzelkopf, von dem Äste und Wurzeln ausstrahlen. Diese Form (ähnlich einer „Krone“) kommt auf Bachanschwemmungen vor, auch auf Weiden usw.

An den Blattinsertionen treten die Achselknospen meist im zweiten Jahre hervor; viele entfalten sich früh und ersticken dann in dem dichten Horst. Aber ein tüchtiger Vorrat von Knospen, die jederzeit zum Ausschlagen bereit sind, bleibt der Pflanze doch immer erhalten.

Die jungen Zweige treiben meist im zweiten Jahr eine schnell erstarkende Wurzel in den Boden, welche aber keine bedeutende Tiefe erreicht. Die Hauptwurzel kann bald absterben oder als Pfahlwurzel sich in die Tiefe senken. Aber in jedem Falle bilden Adventivwurzeln, welche aus den einzelnen Zweigen des Horstes entspringen, einen ordentlichen Schopf.

Der gedrängte Wuchs entspricht dem nivalen Charakter der Pflanze; doch macht er ihr den Kampf mit beweglichem Geröll erfolglos. In der Caudexform könnte sie wohl — ähnlich den Farnen — in den Löchern ruhenden Schutttes häufiger wachsen, wenn ihre Wurzeln länger und geschmeidiger wären. Der kurze Wurzelschopf dagegen paßt zu ihrem Vorkommen auf tonigem Schwemmschutt oder schwerem Weideboden, wo das Wasser zeitweise reichlich vorhanden ist und lange aufbewahrt wird.

Oxyria digyna (L.) Hill.

S. u. K. 615.

Auf allen Geröllhalden des Granitgebirges gehören die Blattbüschel von *Oxyria digyna* zu den beständigsten Erscheinungen. Alle Vertiefungen zwischen den einzelnen Steinen einer Schuttdecke sind oft von diesen grünen Schirmen beschattet. Freilich ist die Pflanze nicht auf diese Standorte beschränkt: man kann sie zuweilen auf Blockfeldern, auf Alluvionen treffen oder in dem lückenhaften Rasen steiniger Weiden. Auch an den Granit ist sie nicht absolut gebunden; aber nirgends findet man sie mit gleicher Sicherheit, und nirgends herrscht sie so unumschränkt

vor über alle konkurrierenden Arten, wie auf den Geröllhalden des Granits.

Die fliegenden Früchte ermöglichen es ihr, an jeder kahlen Stelle, welche im Laufe der Zeit fruchtbar geworden ist, einen Besiedelungsversuch zu machen. Da ferner die Früchte in ihrer Größe mit den Quarz- und Feldspatkörnern übereinstimmen, in welche der Granit zerfällt, vermischen sie sich leicht damit. Und wenn dieser Sand durch Regen- oder Schmelzwasser in Bewegung gesetzt wird, so lassen sich die Früchtchen nicht leicht wegschwemmen, sondern bleiben dort liegen, wo auch der halb fließende Sand abgelagert wird. So gelangen die Samen in ein gutes Keimbett, ob nun die ganze Masse zuletzt eine größere Wasserrinne auskleide oder, in das grobe Gerölle verteilt, in kleinen Häufchen dessen Löcher ausfülle. Aber nicht nur eingebettet, sondern auch oberflächlich an solchen Grusmassen kann *Oxyria digyna* keimen.

Das Wurzelsystem wird viel stärker als das Stengelwerk; die ganze Pflanze aber bleibt im tiefen, oft rieselnden Grus viel kleiner als im Brockenschutt.

Wenn *Oxyria* im B r o c k e n s c h u t t (vgl. S. 27) gekeimt hat, wandern ihre Haupt- und Seitenwurzeln bald in die Tiefe, bald nach den Seiten hin, um auch die benachbarten Sand- und Erdvorräte auszubeuten. Einige werden rasch dick und fleischig; andere fallen bald wieder ab, so daß an älteren Wurzelsystemen die Absorptionsorgane an den Spitzen angehäuft sind.

Die Anordnung der (acht) Gefäßbündel in den fleischig verdickten Wurzeln gleicht derjenigen in alten Grundachsen von *Rumex scutatus*: starke Markstrahlsektoren trennen die einzelnen Bündel so weit, daß sie nur mit ihren ältesten Holzteilen zusammenhängen.

Im G r u s entsendet die starke Wurzel schon von geringer Tiefe an kräftige, fleischige Seitenwurzeln, alle ziemlich regelmäßig zylindrisch; auch das feinere Fasernetz wird von dem Medium nicht merklich beeinflußt. Alles bleibt nahe beisammen, einen kleineren Raum mit engen Maschen durchziehend. Die Wurzeln gehen mehr abwärts als seitwärts.

Mit Ausnahme der Knospenhüllen trägt der S t e n g e l nur Laubblätter. Die Länge der Internodien schwankt aber zwischen 1 und 10 mm. Unter B r ö c k e n verhalten sich die Sprosse wie Schuttstrecker, indem sie mit langen Internodien und Blattstielen zum Licht aufstreben. Nie wachsen sie in so großer Tiefe, daß ihre Blattspreiten nicht am Lichte wären. Deshalb können die Strecktriebe, obschon sie oft in scharfen Winkeln die Steine umwachsen, nie sehr lang werden (selten 10 cm).

Dagegen geschieht es, daß solche Äste jedes Jahr neu verschüttet werden. Dann müssen die Erneuerungssprosse (die Pflanze wächst sympodial) wieder dieselbe Form annehmen, und so machen später die Grundachsen den Eindruck weit kriechender Organe. Da sie Adventivwurzeln hervorbringen, gleichen sie Wandertrieben.

In gleichmäßigem Sandgrus wachsen die Erdstämme als Caudices, sich wenig voneinander entfernend, steil aufwärts; durch Einschlüsse größerer Steine aber werden sie zu Krümmungen und Umwachsungen veranlaßt wie im echten Geröll (Kronenform). Sie bleiben lange bestehen und helfen wirksam dabei, den feinen Schutt innerhalb eines Stockes festzuhalten; die älteren Individuen leiden deshalb viel weniger unter allen Nachteilen der Schuttbewegungen als jüngere, wenig verzweigte Exemplare.

Wo durch Fortrieseln die Stengel des umgebenden Sandbodens beraubt werden, ist die Pflanze nicht nur außerstande zu reproduktiver Vermehrung, sondern auch ihre vegetativen Vorgänge gehen zurück. Längenwachstum, Verzweigung, Zahl und Größe der Laubblätter sind äußerst gering; außerdem entsteht für sie die Gefahr, geknickt zu werden.

Sprosse, deren Spitze freiliegt, und Erneuerungssprosse derselben haben äußerst kurze Internodien; sie verhalten sich genau wie sympodiale Rosetten. Ein dicker Mantel von Blattscheiden umhüllt ihr oberes Ende. Nicht nur Erneuerungs-, sondern auch Bereicherungstriebe bleiben darin zusammengeschlossen. Eine Senkung der Rosette durch Wurzelzug erscheint nicht denkbar; die Pflanze muß also ihr Wachstum mit aller Kraft hemmen. Darum ist es natürlich, daß sie sich bei regelmäßig periodischer Überschüttung am besten entwickelt.

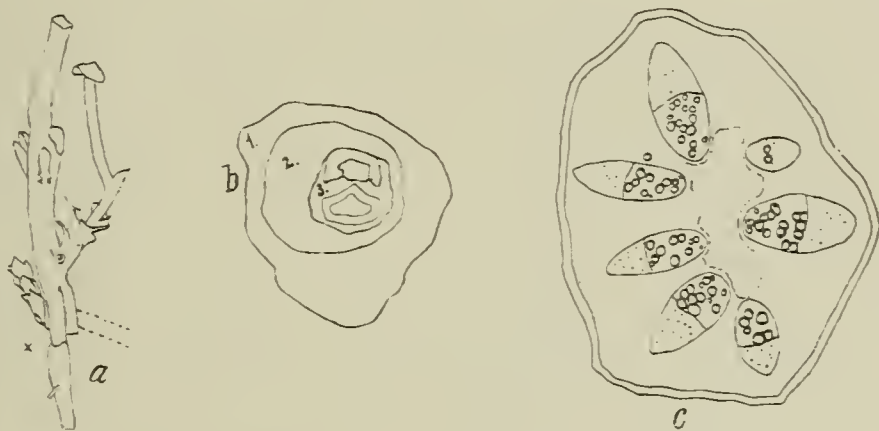


Fig. 21. *Oxyria digyna*. Granitgeröll. Albula 2300—2700 m.

a = Altes Stengelstück, durch eine rübenförmige Adventivwurzel (bei \times) selbständig geworden. Dauerknospen (2 : 1). *b* = Querschnitt durch eine Dauerknospe. Einschachtelung in die Hohlräume der Ochreen (25 : 1). *c* = Wandertrieb im 2.—3. Jahre (20 : 1).

Zweige entstehen meist nur aus den gestauchten Regionen, und zwar meist im zweiten Jahre schon. Zuweilen entwickeln sich aber auch an einer längere Zeit verschütteten Kurztriebregion nacheinander noch eine ganze Anzahl von Strecktrieben. Eine solche Partie der Pflanze entspricht dann dem, was Hitchcock „Krone“ nennt.

In den kurzen Stengelgliedern sind ca. zehn Gefäßbündel in einem weiten Kreis angeordnet; sie berühren sich nie. Schon im zweiten Jahre ist eine mäßig dicke Schicht kleinzelligen Korkes gebildet. Bei den gestreckten Trieben sind acht starke Gefäßbündel einander genähert, ohne aber zu verschmelzen; sie umschließen einen Markraum, der kleiner ist als der halbe Durch-

messer des Stengels. Von Kork sind im zweiten Jahr erst zwei Reihen großer Zellen vorhanden. Peripheres Hartgewebe fehlt; darum werden die Grundachsen durch stärkere Bewegungen im Schutte zerbrochen (Fig. 21 c).

Die Pflanze leidet aber nicht stark darunter, denn die verschütteten Achsenteile tragen nicht nur reichlich Saugwurzeln, sondern sie können auch „adventive Hauptwurzeln“ hervorbringen, welche genau den fleischigen Ästen der Hauptwurzel gleichen (Fig. 21 a). Bei sehr alten Stöcken sind nur solche Adventivwurzeln in Tätigkeit; die Hauptwurzel kann aber wohl mehr als zehn Jahre ausdauern.

Silene vulgaris (Mönch) Garcke, ssp. **alpina** (Lam.).

S. u. K. 668.

Junge Exemplare von *Silene vulgaris* findet man nicht selten auf dem feineren Schutt, welcher dann und wann durch Gewitterbäche über die sonst vegetationslosen Geröllhalden hergeschwemmt wird. Die Samen können vom Wasser zugleich mit dem Sand abgelagert werden oder sie können im Herbst über den frisch gefallenen Schnee hingerollt oder in kleine Lawinen desselben geraten sein. Sie liegen fast an der Oberfläche bei der Keimung; das Würzelchen muß oft einige Millimeter an der Luft herumkriechen, bevor es zwischen den groben Sandkörnern hindurch in den Boden verschwinden kann. Es wächst zu einer zähen, elastischen, früh geteilten Pfahlwurzel. Infolge der ungeschützten Lage sind die ersten Internodien und Laubblätter klein und rötlichgrün. Schon in den Achseln der Keimblätter sitzt je eine Knospe, auch an den folgenden Knoten meistens je zwei. Die Primachse bringt es aber selten höher als bis zu 5—7 Internodien, denn früh fällt sie irgend einer Schädigung zum Opfer; oft begegnet auch den Zweigen, welche jetzt entstehen, das gleiche Schicksal, so daß erst die dritte Generation — nun in mehreren Zweigen zugleich — ungehindert wächst und Laubblätter von normaler Größe hervorbringt.

Unterdessen kann aber auch eine neue Mur das Pflänzchen wieder verschüttet haben; dann suchen seine Ästchen mit langen Internodien wieder das Tageslicht zu gewinnen. Oder das Gegenteil kann eintreffen: Regen spült die feinsten Teilchen des Bodens fort; größere Steine geraten in Bewegung; die Zweige, die aufrecht gewachsen waren, verlieren ihren Halt und legen sich in die Fugen und Rinnen nieder.

Und hier nun kann sich *Silene vulgaris* am allerreichlichsten entwickeln. Wo Knospen ausschlagen, entstehen in den Vertiefungen langgliedrige, üppig beblätterte Zweige, welche sich anfänglich an den umgebenden Steinen emporrecken, oft verzweigen, dann aber erstarken und in den aufrechten Blütenstand übergehen. Dieser erhebt sich 5—15 cm über die Oberfläche der Stein-Luftschicht; er ist beblättert und trägt an den ein bis vier Knoten meist je eine Knospe, deren Blättchen sich oft früh entfalten,

5 mm lang werden und assimilieren. Nach der Fruchtreife sterben aber die oberen Stengelglieder samt den ergrünnten Knospen ab, wahrscheinlich nicht von selbst, sondern unter dem Einfluß des Winters. Von denjenigen Knospen, welche sich zwischen oder dicht über den losen Steinen befinden, d. h. in der Hauptassimilationsregion der Pflanze, sind stets die untersten am kleinsten. Die oberen werden größer und wachsen oft proleptisch zu Zweigen aus. Der Assimilationsstengel samt seinen Knospen und Zweigen überdauert den Winter gewöhnlich, ist aber sonst nicht deutlich vom Blütenstengel zu trennen. Nur entwickeln sich am Übergang zum Blütenstengel und an diesem selbst die Achselknospen viel weniger als in der eigentlichen Assimilationsregion.

Die Blütenzweige sind meist einjährig. Entweder sind sie im laufenden Jahr oder proleptisch schon im vergangenen Herbst entstanden; zuweilen blühen aber auch ältere Zweige.

Von den Bereicherungsschossen sind die meisten sommerannuell, aus älteren oder proleptisch aus diesjährigen Zweigen hervorgehend. Der Rest ist winterannuell, d. h. im vergangenen Jahre proleptisch entstanden, oder noch älter.

Bei gesunden Exemplaren gibt es mehr blühende als Bereicherungstriebe; aber man findet auch alte, ausgedehnte Stöcke ohne eine einzige Blüte. Das ist wohl eine Folge besonders ungünstiger Verhältnisse (späte Schneeschmelze, Neuschnee-Lawinen usw.).

Ursprünglich wird an jedem Knoten nur eine einzige Knospe angelegt; der gegenüberliegende Vegetationspunkt differenziert sich noch nicht. Der ganze Knoten ist umhüllt von den scheidenförmig verwachsenen Basen der Laubblätter. Wenn sich eine Knospe proleptisch entwickelt, so bildet sie von Anfang an Laubblätter von normaler Größe. Je später eine Knospe austreibt, um so kleiner und blasser sind ihre ersten Blätter. Mehrjährige Knospen wachsen langsam und bilden dabei kleine imbrikate Schuppen. Diese sowie die oft vergeilten Blätter der Schopftriebe (vgl. S. 51) bezeichne ich als N (Niederblätter im weiteren Sinne). Die Region der unteren, hinfälligen Laubblätter trenne ich als L_1 von der oberen, L_2 , der eigentlichen Assimilationsregion, deren Seitenknospen sich proleptisch entwickeln können. Diese Zweiteilung der Laubblattregion tritt aber nicht überall deutlich auf.

Der allgemeine Typus der Sproßfolge ist demnach:

1. . . . (N) $L_1 L_2$ (B).
2. . . . Aus L_1 : $L_1 L_2$ (B).

Dazu kommt fakultativ:

2. . . . Aus L_2 : L_2 (B).

oder

2. . . . Aus L_1 : N $L_1 L_2$ (B).
2. . . . Aus N: (N) $L_1 L_2$ (B).

Da *Silene vulgaris* ziemlich alt wird und unveränderlich sich mit der primären Wurzel im Boden festhält, werden ihre älteren Zweige oft ziemlich tief (15 cm) vom Geröll verschüttet.

Die Rasen werden abwärts gedrückt und bedecken in dieser Richtung eine größere Fläche als bergwärts. Wenn dann um einen alten, niedergezogenen Stengel herum sich Erde ansammelt, wächst manchmal eine Adventivwurzel hinein; aber sie begnügt sich nicht damit, diesen Nährboden auszunützen, sondern sie wächst rasch in die Länge und Dicke. Ihre Wuchsrichtung bildet gewöhnlich keinen stumpfen oder gestreckten Winkel mit der Achse, welcher sie entsprungen, sondern einen spitzen; sie wächst morphologisch aufwärts. Auf Geröllhalden liegen die Zweige etwa in der Richtung des größten Gefälls; die Adventivwurzel ist 20—30° steiler, wächst somit unter den Schopf hinab, welchen die Zweige bilden. Es gibt aber auch Adventivwurzeln mit normaler Polarität. Wenn diese rasch erstarken, so können sie den Eindruck von Primwurzeln machen. Sie entstehen nur an den (morphologisch) untersten Teilen alter Pflanzen und geben ihnen daher nicht den Habitus des Kriechens. So wurde denn auch *Silene vulgaris* von Schröter (Pflanzenleben, S. 532) mit einer gewissen Berechtigung zu den (nichtwurzelnden) „Schuttüberkriechern“ gezogen und nicht zu den (wurzelnden) „Schuttdeckern“.

Da aber die Wurzeln aus alten Assimilationstrieben entstehen, ist *S. vulgaris* als schwach rasenbildend zu bezeichnen.

Die Vegetationspunkte in den Laubblattachseln werden durch die Verschüttung nicht zerstört. Sie wachsen vielmehr sehr langsam zu echten Knospen mit starken Knospenschuppen aus (Dauerknospen). Wenn die Spitze zerstört wird, wachsen aus einem der untersten Schuppenpaare zwei neue „schlafende Knospen“ hervor. Eine einzelne Knospe wird bis 8 mm lang und enthält dann etwa acht Schuppenpaare (Knoten). Die Schuppen sind farblos oder gelb; nur die jüngsten schließen sich zusammen. In diesen „Dauerknospen“ bewahrt sich die Pflanze eine ungemeine Vegetationsfähigkeit, welche im Verein mit der starken Bewurzelung ihr eine bedeutende Lebensdauer verschafft.

Was diese Knospen zum Ausschlagen veranlaßt, konnte ich nicht feststellen. Es sind nicht immer große Schädigungen der Pflanze. Ein Zweig, der in der Tiefe entsteht, muß natürlich vergeilen. Seine Internodien werden 15—25 mm lang, seine Blätter etwas größer und hinfälliger als die Knospenschuppen. Das jüngste Blattpaar ist fest zusammengeschlossen und bildet eine relativ starke Bohrspitze, wo eine solche nötig wird, sowie in allen Fällen eine sichere Hülle um die Stengelspitze. Die Geiltriebe irren nicht im Geröll umher, sondern wachsen gerade an die Oberfläche; dort bilden sie mit kürzeren Internodien eine Laubblattregion und gehen in den Blütenstand über, wenn die Jahreszeit es noch erlaubt. Sie dienen weniger der Ausbreitung des Stockes als seiner Bereicherung; sie verhindern, daß der älteste, innere Teil des Rasens veröde. Wenn ich sie trotzdem „Schopftriebe“ nenne, so geschieht es, weil sie primär zwischen den Steinen heraufwachsen und sich in der Regel nicht bewurzeln.

Gypsophila repens L.

S. u. K. 688.

Gypsophila repens besitzt eine starke Pfahlwurzel, deren Länge und Verzweigung stark wechseln. Sie endigt oben mit einem oft recht starken Kopf (10 mm bei 5 mm Wurzeldurchmesser), von welchem eine größere oder kleinere Anzahl verholzter Zweige ausstrahlen. Alle diese Zweige trugen, als sie entstanden, Laubblätter.

Fast an jedem Knoten entsteht in der Achsel e i n e s Blattes eine Knospe, welche aus wenigstens einem Paar weißlicher, 0,4 mm langer Blättchen besteht. Meistens, aber nicht immer, stehen die Knospen in einer regelmäßigen Spirale $\frac{1}{4}$ rechts oder links gedreht. Ihre Stützblätter sterben im Winter ab und verwittern rasch. Manche Knospen, besonders an der oberen Hälfte der Jahrestriebe, bilden schon im Herbst einige kleine grüne Blätter ohne Streckung der Stengelglieder. Diese sterben bald ab; dennoch wachsen die Zweige im nächsten Frühling sofort weiter. Aber die ersten Frühlingsblätter sind, wie Erstlingsblätter jedes jungen



Fig. 22. *Gypsophila repens*. Dolomit-Abwitterungshalde. Albula 2200 m.

a = Im zweiten Jahr blühender Trieb (1 : 1). *b* = Zweijähriger, nicht blühender Trieb.
c—g = Die ersten Blattpaare eines jungen Zweiges. Die geröteten Stellen durch Punktierung bezeichnet (1 : 1).

Sprosses, sehr klein und rot (Fig. 22 *c—g*). Meistens entsteht im gleichen Jahr der Blütenstand, welcher in den höheren Lagen (1600—2200 m) kurz und aufrecht ist; in den tieferen berührt er dagegen mit den Knoten den Boden, wobei die 3—5 cm langen Internodien je einen Bogen durch die Luft beschreiben. Da wo die Laubblattregion in den Blütenstandstiel übergeht, stehen wieder die Erneuerungsknospen und bilden schon während der Blütezeit proleptisch einige grüne Blättchen (L_0) aus. So entsteht das Sympodium:

1. . . . L_0 L B.
2. aus L: L_0 L B.

In den Achseln der proleptischen (L_0) und der unteren normalen Laubblätter (L) kommen Dauerknospen vor; ihre Schuppen sind die einzigen Niederblätter, welche bei *Gypsophila repens* vorkommen, bloße Hemmungsbildungen. Wenn sie nicht in den ersten

Jahren zu Laubtrieben auswachsen, sterben sie zwar nicht ab, verlieren aber doch jede Aussicht, sich jemals normalerweise zu entwickeln; sie werden zu Reserveknospen, welche nur ganz selten zunutze gezogen werden.

Es kommt auch vor, daß Knospen während des Austreibens oder vorher zugrunde gehen; aus ihren Schuppen entspringen dann aber nicht wieder Ersatzknospen wie bei *Silene vulgaris*, sondern es kann bei zunehmender Dicke des Stengels jede Spur von ihnen verschwinden.

Unter den nichtblühenden Zweigen gibt es solche, welche, wie die blühenden, ihre jüngeren Knospen proleptisch entwickeln und selber an der Spitze absterben. Aber ein Teil der nichtblühenden Zweige überwintert, ohne den Vegetationspunkt einzubüßen, und wächst im folgenden Jahr einfach weiter, anfangs freilich mit sehr kurzen Internodien und kleinen rötlichen Blättern (Fig. 22 a, b). Ein zusammengesetzter Sproß kann daher mehr Jahre zählen als Achsen. Aber die Ruhezeiten sind fast immer an der Kürze der Frühlingsinternodien zu erkennen.

In exponierter Lage bleiben die Internodien und daher auch die Jahrestriebe kurz. Die Erneuerungsknospen sind nahe beisammen. Der Habitus der Pflanze ist polster- oder horstförmig; gewöhnlich gibt es keine Adventivwurzeln. So wächst *Gypsophila* sowohl auf Weiden als auf Fels. Auf den Dolomithügeln des Albulapasses entwickeln sich nur diejenigen Pflänzchen, welche am äußeren Rande der Schutt-Terräßchen keimten. Ihre Wurzeln durchwachsen, ohne anderen Pflanzenarten zu begegnen, das ganze Schuttbeet und verankern sich dahinter im Fels. Der Schopf der Äste dagegen hängt über den Rand der Felsstufe frei hinunter. Hier wächst also *Gypsophila repens* an Stellen mit Dolomitabwitterung. Viel stärker entwickelt sie sich aber an den Gips-Abwitterungshalden (vgl. aber S. 23). Auch hier, wo Anstehendes und verkitteter Schutt gleich kompakt und doch wieder zerspalten sind, ist die Wurzel stark verankert und dringt durch ihr Wachstum immer wieder in festen Grund ein, wenn ihre äußeren Teile durch die starke Verwitterung des Gesteins entblößt wurden. Das ganze Zweigsystem hängt somit an der Wurzel. Die größeren Zweige, welche in die Gefällsrichtung niedergelegt worden sind, krümmen sich mit einigen langen Internodien wieder auf. Das Hauptassimilationsniveau von *Gypsophila* ist immer nicht genau am Boden (wie bei *Plantago major* im Winter), sondern wenige Millimeter darüber. Wird die Erdoberfläche erhöht, so müssen an neu entstehenden Zweigen auch die Laubblätter ebensoviel höher hinaufgehoben werden als gewöhnlich und somit die Internodien sich länger strecken. Dies ist aber keine Vergeilung, sondern eine Äußerung des Bestrebens, die Assimilationsorgane in eine den Verhältnissen und der Spezies angemessene Entfernung vom Erdboden zu bringen (vgl. *Anemone nemorosa*, *Paris* usw.).

In diesem Sinne verlängern sich die Internodien von *Gypsophila* nicht nur bei Überschüttung, sondern auch — freilich nur vereinzelt — wenn ein zu dichter Rasen die weitere Entfaltung

von Assimilations- (oder Reproduktions-) Organen in seinem Niveau beeinträchtigt. Die häufigen Einschwemmungen von Gipsgrus dagegen machen auch die langen Internodien häufig.

Umgekehrt können wiederholte Unterspülungen die geringe Zahl längerer Internodien noch mehr vermindern.

Aus ein- und mehrjährigen, lang- und kurzgliedrigen Stengelstücken setzen sich lange, zähe Zweige zusammen, welche nur noch spärliche Verzweigungen besitzen und in letzter Linie vom Wurzelkopf ausgehen. Blätter und Blüten tragen nur ihre äußersten Enden, welche bald einzelne Teilpolster, bald gemeinsam einen einheitlichen Teppich bilden. Die kahlen Äste liegen bald im Grus, bald sind sie entblößt oder wie Sehnen durch die Luft gespannt. An ihnen hängen die grünen Teile wie der Wurzelkopf an der Wurzel.

Die Hängezweige behalten die Knospen auf ihre ganze Länge lebend, obgleich sie durch die rasche Verwitterung der Laubblätter früh entblößt werden. Die Knospen wachsen aus zu wenigen Paaren weißer, fleischiger Schuppenblätter. Da sie nie in große Tiefe gelangen, bilden auch sie beim Austreiben keine vergeilten Triebe oder Läufer, dienen also nicht der vegetativen Vermehrung, sondern nur der Bereicherung, dem Ersatz und höchstens einer geringen Ausbreitung der Pflanze.

An den Hängezweigen entstehen, in der Nähe der grünen Polster, zuweilen Adventivwurzeln; sie bleiben schwach, verzweigen sich aber reichlich, dienen also wohl zunächst der Ernährung. Aber sie tragen auch zur Befestigung des Bodens bei.

Gypsophila repens wird am häufigsten auf zerbröckeltem, kalkreichem Gestein gefunden und fehlt den Silikatgesteinen vielleicht nur wegen ihrer größeren Festigkeit; denn O e t t l i (S. 288) zitiert ihr Fehlen auch auf (kalkreichem) Glaukonitgestein und Kieselkalk, den härtesten Gesteinen des von ihm untersuchten Gebietes. Auf der Weide bekleidet sie die Seiten der Weidehügelchen. Die größten Dimensionen erreicht sie aber auf Gips.

Die Morphologie ergibt — bei der Ähnlichkeit mit *Silene vulgaris* — keine Anhaltspunkte für ihre Seltenheit auf echtem Geröll. Die Verschüttungsgefahr würde durch die Fähigkeit verstärkten Längenwachstums ausgeglichen. Zerquetschung durch Steinschlag könnte bei der reichen Bestockung und der guten Erhaltung alter Knospen auch nicht kritisch werden. Die zähen Wurzeln sollten auch durch Bewegungen des Bodens nicht leicht zerrissen werden. Vielleicht findet die Pflanze im Geröll zu wenig Stickstoffnahrung, vielleicht, trotz ihrer Sukkulenz, zu wenig Wasser; vielleicht auch bieten sich ihr darin keine günstigen Keimböden.

Cerastium latifolium L. — **C. pedunculatum** Gaudin.

S. u. K. 719—721.

Diese Artengruppe wächst fast nur auf groben Gesteinstrümmern, welche sehr wenig Feinmaterial enthalten, gleichviel

ob sie ruhen oder sich bewegen. Sie geht daher auch auf Abwitterungshalden, vermeidet aber zusammenhängende Nährböden.

Die grünen Zweige sind meist sommerannuell und entspringen in der Mehrzahl den Ästen der letzten ein bis drei Jahre, bald mehr, bald weniger tief in der Stein- und Luftschicht. Je nach dem Alter der Mutterachse tragen sie an gestauchter Achse ein bis mehrere Paare Knospenschuppen (siehe unten) oder beginnen gleich mit einem gestreckten Internodium. In den unteren Teilen meistens vergeilt, wachsen die jungen Zweige rasch ans volle Licht herauf, wo die Laubblätter sich zu ihrer vollen Größe entwickeln und der Stengel entweder dicht belaubt (Internodien 3—5 mm) oder rosettenartig verkürzt ist (Internodien kürzer als 3 mm). Die gestrecktere Form trifft man gewöhnlich bei kräftigen Exemplaren in grobem Schutt; in der gestauchteren treten jüngere Pflanzen auf und solche, welche nicht aus breiten Fugen herauswachsen, d. i. Bewohner von Felsen und feinkörnigem Schutt, wo mehr Gestein abgetragen als zugeführt wird.

Ein Teil der Zweige endigt mit dem Blütenstand; der Rest, sonst gleichgebaut, bleibt steril. Das Verhältnis beider zueinander wechselt stark; immerhin blühen diejenigen Zweige, welche nahe der Oberfläche entsprungen sind, eher als jene, welche erst aus einer gewissen Tiefe heranwachsen mußten. Freilich überdauert ja dann und wann auch ein Zweig den Winter und kann im folgenden Jahre Blüten tragen.

An jedem Knoten entsteht gewöhnlich nur eine einzige Knospe, welche zunächst aus einem Paar 0,2 mm langer Blättchen besteht. In der Laubblattregion sind diese grün und schlank, an den vergeilten Stengelteilen der Stein-Luftmasse farblos und kürzer, und hier dauert es gewöhnlich einige Jahre, bis sie sich zu Zweigen entwickeln.

In dieser Zeit kann die Knospe selbst unverändert bleiben oder einige (2—3, zuweilen viel mehr) Paare Schuppenblätter an ganz kurzen Stengelgliedern ausbilden, welche trotz ihrer geringen Härte, und obgleich die ersten die folgenden inneren nicht überragen, als Knospenschuppen bezeichnet werden können. Durch ihre gedrungene Form und eine gewisse Sukkulenz unterscheiden sie sich von den dünnen, vergeilten Blättern, welche später an langen Stengelgliedern entstehen. Auch die Laubblätter durchlaufen bei ihrer Entwicklung kein Stadium, in welchem sie diesen Niederblättern gleichen.

In den Jahren des Wartens verwittert das Stützblatt oft ganz; oft bleibt ein basaler Teil desselben erhalten. Das hängt davon ab, ob es von luft- oder wasserhaltendem Feinmaterial umgeben ist. Wenn es bleibt, so wird es durch die Vergrößerung der Knospe oft am Grunde entzweigerissen, ähnlich den Scheiden mancher Gramineen (vgl. S. 64); ja der junge Zweig kann selbst das so entstandene Loch durchwachsen, also „extravaginal“ sich entwickeln.

Wenn eine Knospe zerstört wird, oder wenn sie bei dem Versuche, auszuwachsen, zugrunde geht, können wohl aus den

Achseln der „Knospenschuppen“ Ersatzknospen hervorkommen. Das sind aber Ausnahmen: an alten Stengeln ist die Zahl der noch lebenden Knospen meist recht gering.

Die Dauerknospen liegen, teils ihrer Entstehung nach, teils durch spätere Verschüttung, meist so tief im Schutt, daß nur vergeilte Stengel daraus hervorgehen können; nur wenn sie durch Erosion entblößt wurden, entfalten sie sich sofort als grüne Zweige. Im allgemeinen wachsen sie gerade der Oberfläche entgegen; doch werden sie durch größere Steine leicht aus ihrer Richtung abgedrängt. Die Stengelglieder werden 5—12 mm lang. Die Blätter sind klein (1,5—2 mm, die Laubblätter dagegen 8—10 mm lang), schmal und hinfällig. Wenn die Geiltriebe sich der Oberfläche nähern, bringen sie festere, auch wohl grünliche Blätter hervor; am Grunde einer nicht mehr überdeckten Geröllspalte gehen sie in die Laubblattregion mit kurzen Internodien und anfänglich kleinen Blättern über.

Diejenigen Geiltriebe, welche im ersten Sommer die Oberfläche nicht erreichen, können z. T. im folgenden Jahre weiterwachsen. Die meisten sterben aber ab und werden durch Seitenzweige fortgesetzt, welche in den jüngsten der nicht erfrorenen Blattachseln entspringen. Freilich können die Knospen der unterirdischen Triebe sich auch proleptisch entwickeln.

Obschon die Geiltriebe oft ziemlich tief unten entstehen, durchwachsen sie fast nur Lufträume, selten lockere Erdmassen von geringer Ausdehnung. Die jungen Blätter, welche die wachsende Spitze dieser Zweige überragen, sind denn auch nicht immer so zusammengeschlossen, wie es bei Erdkriechern der Fall wäre.

Zusammengesetzte Geiltriebe werden über 30 cm lang, einfache nicht über 6 cm. Da sie in horizontaler Richtung nicht weit wandern, überschreiten sie das Areal nicht, welches von den grünen Pflanzenteilen bedeckt ist; sie kommen daher nicht für die Ausbreitung in Betracht, sondern für die Bereicherung und den Ersatz in der einmal in Besitz genommenen Fläche. Der Rand der Teppiche wird von zentrifugalen grünen Trieben gebildet und immer weiter hinausgeschoben.

Aus den Knoten der Geiltriebe können schon im ersten Jahre (2—4) Adventivwurzeln hervorbrechen; umgekehrt gibt es aber auch vieljährige Geiltriebe ohne eigene Bewurzelung. Diese Organe sind daher bald als Wanderer, bald als Schopftriebe zu bezeichnen, d. h. sie sind in keiner der beiden Arten ihres Verhaltens fixiert. Auch die Laubtriebe können, wenn sie mit der Zeit in eine geeignete Umgebung geraten, sich bewurzeln, und sie tun es oft sehr reichlich (Rasentriebe). Alle Adventivwurzeln bilden sich gewöhnlich als schwache, aber reich verzweigte Nährwurzeln aus. Selten entsteht eine sekundäre Pfahlwurzel, welche dann, gleich der primären, sehr lang (über 80 cm), aber schwach ist. Auch ihre Zweige, welche sie in größeren, regelmäßigen Abständen verlassen, sind dünn, schnurförmig. Sie ermöglichen es der Pflanze, die Nährstoffe eines ziemlich großen Raumes auszunützen; aber starken Zug halten sie wohl nicht aus.

Die betrachtete Wuchsform ist lockerer Rasen mit vergeilten Bereicherungstrieben aus der Tiefe; die Bewurzelung aller Triebe wird aber durch die Spärlichkeit des Wurzelgrundes stark verzögert, stellenweise auch unmöglich gemacht.

Die obige Darstellung gilt in erster Linie für *Cerastium uniflorum* und *pedunculatum*¹⁾, die Silikatbewohner.

Die Kalkform *Cerastium latifolium* unterscheidet sich von *C. uniflorum* weder im allgemeinen Aufbau noch in den Möglichkeiten der Organbildung. Entsprechend dem anderen Standort gehen aber die Euharmosen nach etwas anderer Richtung. Im Dolomitgeröll des Piz Uertsch sind die wurzelbaren Erdhäufchen sehr weit voneinander entfernt und meist mehr sandig als erdig; erst in größerer Tiefe (15—25 cm) werden sie häufig. In Übereinstimmung hiermit bewurzeln sich hier die Zweige von *C. latifolium* äußerst selten; sie bleiben in dauernder Abhängigkeit vom primären Wurzelkopf. Der größeren Leitungsaufgabe entspricht aber ein stärkeres Dickenwachstum und erhöhte Festigkeit der Zweige. Die Hauptwurzel wird in ihrer Nährfunktion oft durch einige starke, lange Adventivwurzeln aus dem Wurzelkopf (d. h. der Stengelbasis) unterstützt. Dieser Wurzelkopf kann ziemlich tief im Schutte stecken; zahlreiche alte Aststücke gehen dann so weit der Oberfläche entgegen, als die von der Oberfläche her wirkenden Schädigungen des Winters dies erlauben. Die alten Äste sind durch einjährige, unten vergeilte Laub- und Blüentriebe mit der Oberfläche verbunden. Je nach der Tiefe, in welche die Winterwirkungen eindringen, kann die vergeilte Stengelregion bis 15 cm lang werden (einzelne Internodien bis 5,3 cm).

Der Wurzelkopf mit seinem alten Geäste kann nur allmählich durch Verschüttung ins Innere der Geröllmassen geraten sein; an ein Nachziehen durch Wurzelkontraktion kann bei den Krümmungen der Wurzeln in dem scharfkantigen Gestein nicht gedacht werden.

Das biegsame Astwerk ist ziemlich regelmäßig sympodial; denn die grünen Zweige gehen gewöhnlich aus den jüngsten der überwinternten Knospen hervor, meistens also aus solchen der basalen Geiltriebregion G vom vergangenen Jahr. Die Verzweigung ist also:

1. G L B;
2. aus G: G L B.

Die älteren Äste tragen viele Dauerknospen, die selten auswachsen aber länger leben und sich viel zäher durch Ersatzknospen erhalten als bei den mehr rasenartigen Formen von *Cerastium uniflorum*. Vielleicht beruht dieser Unterschied auf den stärkeren Extremen von Wassergehalt und Temperatur, welche den Kalk- (und Dolomit-) Böden eigentümlich sind.

Ein „Organisationsmerkmal“ ist er sicherlich nicht; denn wo *C. latifolium* auf liassischem Tonschiefer wächst, tritt es mit diffusen, reicher bewurzelten Zweigen und vergeilten W a n d e r -

¹⁾ Letzteres vom Sertigpaß, 2600 m, nicht vom Albula.

trieben auf, also ein Bewohner kalkreichen Bodens, dessen Habitus demjenigen von *C. uniflorum* gleicht. Nur sind die Geiltriebe meist dicker (0,8—1 mm) als bei der letzteren Art (0,4—0,8 mm).

Aber in einer verlassenen Kiesgrube von schieferigem Tonkalk wächst *C. latifolium* genau in der gleichen Form wie auf Dolomit. Weil der Schiefer durch Menschenhand von den anhängenden Sand- und Tonmassen gereinigt worden war, verhielt er sich ökologisch wie Dolomit, d. h. wie ein dysgeogenes Gestein, dessen Trümmer auf großen Räumen nur wenig Wurzelgrund enthalten.

Abgesehen von menschlichen Eingriffen kann man also feststellen: auf eugeogenem Gestein stimmt die Wuchsform von *C. latifolium* überein mit derjenigen von *C. uniflorum*; auf dysgeogenem entfernt sie sich am meisten davon. Dieses Verhältnis wird aber beeinflußt durch die Wasserzuführung und durch die Verschwemmung der Verwitterungsprodukte.

Minuartia biflora (L.) Schinz u. Thellung¹⁾.

S. u. K. 747.

Minuartia biflora wächst an Felsen und im Schutt. Auf Felsgrund wurzelt sie teils im Abwitterungsschutt, hauptsächlich aber in breiten, nicht gerade tiefen Spalten. Ihre schwach verholzten Stengel schlingen sich vielfach ineinander und bilden ein liegendes Gesträuch von geringer Ausbreitung. In ihrer ganzen Wuchsform gleicht die Pflanze den fast ausschließlich felsbewohnenden Arten: *M. rupestris* und *M. recurva*. *M. biflora* wächst aber auch in grobem, sonst recht unfruchtbarem Geröll als guter Schuttwanderer.

Im allgemeinen scheint jeder Zweig in einer seinem Milieu entsprechenden Form zu wachsen.

Frei dem Licht und der Luft ausgesetzt, werden die Internodien kurz (1—6 mm), die Blätter dunkelgrün, die Knospen oft proleptisch zu Kurztrieben entwickelt. Die Zweige tragen Blüten. In Nischen, zwischen Steinen, an feuchten und schattigen Orten werden die Stengelglieder stets länger, die Blätter heller grün; Prolepsis und Fruktifikation sind sehr selten.

In den feuchten Hohlräumen des Gerölls vergeilen die Zweige ganz. Zwischen allen Formen gibt es Zwischenstufen; auch geht dieselbe Achse aus einer Form in die andere über. Kurztriebe, die zugedeckt wurden, können wieder mit langen Internodien weiterwachsen; nur die vergeilten Sprosse gehen nie aus grünen Triebenden hervor, weil ja solche nie total von der Einwirkung der äußeren Einflüsse (Licht, Luft) abgeschlossen werden. Der vergeilte Stengel ist dünn, schlaff und zerbrechlich; er durchkriecht die Steine bald senkrecht, bald wagrecht, oft auf- und absteigend, bis seine Spitze sich der Oberfläche des Stein-Luftgemisches nähert. Dann wächst er aufrecht weiter, wird dicker und fester, und seine Blätter ergrünen: er wird zum Laubtrieb.

¹⁾ = *Alsine biflora* Wahlenb.

Da später auch Adventivwurzeln entstehen können, sind die vergeilten Triebe nichts anderes als Wandertriebe.

Ihre Blätter sind farblos und kleiner als die grünen, im übrigen aber nicht abweichend.

Von je zweien, die auf gleicher Höhe stehen, trägt gewöhnlich nur eines in seiner Achsel eine winzige Knospe, bestehend aus zwei mit der Lupe eben noch unterscheidbaren Blättchen. Sie sind nur durch den Kelch geschützt, der aus den etwas derberen Basen der Blätter besteht und selbst an vergeilten Trieben nicht leicht verwittert (Fig. 23 a). Zuweilen aber wachsen diese Knospen sofort (proleptisch) weiter zu Seiten-Wandertrieben. In Übereinstimmung damit, daß keine Knospenschuppen vorkommen, gibt es dann auch keine gestauchte Stengelregion, und das erste Internodium kann schon 15 mm lang werden. Daher sehen vergeilte Sprosse mit proleptischen Zweigen oft aus, als wären sie dichotom. Diejenigen Knospen aber, welche später hervortreten, können Dauerknospen werden.

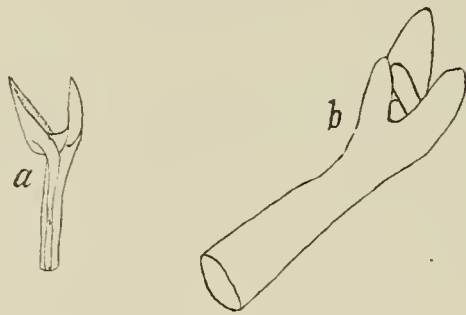


Fig. 23. *Minuartia biflora*. Schiefergeröll. Albula 2300—2450 m.

a = Reste verwitterter Blätter; die Fortsetzung des Stengels ist abgeschnitten (6 : 1).
b = Spitze eines Wandertriebes (15 : 1).

Die Spitze der Wandertriebe ist als vergeiltes Organ zerbrechlich. Sie wird stets von einem, zuweilen von zwei jungen, oft unentwickelten Blattpaaren überragt (Fig. 23 b). Häufig ist diese jüngste Partie zurückgekrümmt; ich konnte aber nicht feststellen, daß, wie man etwa erwarten möchte, die Spitzen sich in der Erde zurückkrümmten, in der Luft dagegen gerade wüchsen. Wenn ein vergeilter Zweig im ersten Jahre nicht an die Luft hervorgeht und als

Assimilationstrieb weiterwächst, so scheint seine Spitze den Winter nicht ertragen zu können. Dagegen wird das Leben des Geiltriebes im folgenden Jahre durch eine oder zahlreiche Seitenknospen erneuert. Ein „Ausläufer“ kann aus zwei bis drei Achsen zusammengesetzt sein (auch ohne Prolepsis), bevor seine Spitze an die Oberfläche dringt und als Assimilationstrieb weiter wächst.

Ganz ausnahmsweise entsenden die vergeilten Triebe schon im Jahre ihrer Entstehung Würzelchen, in der Regel jedoch erst nach mehreren Jahren. Stets gehen diese von Stengelknoten aus. Sie stehen immer in Gruppen beisammen, um etwa ein Häufchen feineren Bodens auszunützen. Gewöhnlich erstarken sie nicht, übernehmen somit keine mechanische Funktion, sondern bleiben bloße Saugwurzeln. Es ist aber denkbar, daß sie an abgerissenen Pflanzenteilen sich dennoch wie eine Hauptwurzel entwickeln.

Alle Zweige, die in der Stein-Luftschicht entspringen, sind in ihrer Basis vergeilt. Wenn sie ergrünen, sind die Knoten gedrängt. Ein jeder bringt dann wieder nur eine Knospe hervor,

und zwar so, daß trotz der dekussierten Blattstellung die Zweige 1 : 4 stehen.

Die dicken, beinahe sukkulenten Laubblätter von *Minuartia biflora* überwintern lebend. Die Knospen in den unteren Laubblattachsen bleiben ganz klein und genießen denselben Schutz wie diejenigen der „Ausläufer“. In den jüngeren (oberen) Blattachsen haben sie sich proleptisch entwickelt. Das Leben der Pflanze geht daher im nächsten Frühling zum großen Teil von sproßenden (Endknospen) aus. Da diese aber zu allen Jahreszeiten gleich gebildet werden (Typus der immergrünen Pflanzen), zeigt auch der Aufbau des Stengels keine morphologische Periodizität. Die winterliche Verzögerung des Wachstums wird in der Gestalt der Pflanze nicht sichtbar.

An der Spitze eines Zweiges gehen die Laubblätter den dazu gehörenden Stengelgliedern im Wachstum so weit voran, daß das oberste erwachsene Blattpaar die Vegetationsspitze jeweils überragt. Das folgende Blattpaar klebt mit seinen Rändern zusammen und bildet so einen Hohlkegel um alle jüngeren sproßteile herum. Diese sind: ein kurzes Internodium und darauf wieder ein Hohlkegel verklebter Blätter usw. Der eigentliche Vegetationskegel ist auf diese Weise ca. dreifach eingeschachtelt. Die proleptisch entwickelten Zweige unterstützen wohl in erster Linie die Assimilation; im nächsten Jahre tragen sie hin und wieder Blüten. Oft wachsen sie noch einige Jahre als gestauchte Assimilationszweige weiter, erzeugen proleptische oder normale Zweige oder schlafende Knospen; im ganzen überschreitet die Lebensdauer der Achsen selten drei Jahre. (Das Alter kann aus dem Verwitterungszustande der abgestorbenen Blätter und der Stengel-epidermis abgeschätzt werden.)

Die Assimilationsprosse wachsen also immer aufrecht; nachträglich liegen sie aber oft nieder, auf oder zwischen die Steine. Dieses Niederliegen kann eine Folge der Bewegung des Grundes sein: Steine fallen auf den Stengel und halten ihn nieder; andere, auf die er sich stützt, können weichen. Manche Zweige werden vielleicht auch durch das Gewicht längerer Seitentriebe niedergezogen.

Aus den Knospen niedergelegter Äste können nun wieder lang- oder kurzgliedrige Laubtriebe, bei starker Schuttbedeckung auch Schopf- oder Wandertriebe hervorgehen. Wenn Sand in der Nähe abgelagert wird und einen Feuchtigkeitsherd bildet, brechen auch aus den einstigen Laubtrieben feine Wurzeln hervor, um solche Nährschwämme zu benützen. Dann müssen diese Zweige als Rasentriebe bezeichnet werden.

So besitzt die Pflanze zwei Mittel, sich von einem Punkt aus über eine größere Fläche hin (10—15 dm²) auszubreiten und alle darin enthaltenen Nahrungsmittel auszunützen. Die Adventivwurzeln erstarken nicht. Sie sind nur Nährwurzeln. Durch Zerreißen könnten zwar wohl aus einer Pflanze deren mehrere gemacht werden; eine solche Zerreißen findet aber eben gewöhnlich nicht statt.

Minuartia verna (L.) Hiern¹⁾.

S. u. K. 749.

Auffallende Formen von *Minuartia verna* sind unter mancherlei Namen als Varietäten unterschieden worden.

Am Albula wachsen folgende Typen:

- | | a) Pflanze
ausgebildet. | b) Pflanze
polsterartig. |
|--------------------------------|-----------------------------|---|
| I. Stengel lang, vielblütig: | 1. Typus? | 2. var. <i>rhaetica</i> , <i>stricta</i> ? |
| II. Stengel kurz, wenigblütig: | 3. var. <i>subnivalis</i> ? | 4. var. <i>Gerardi</i> ? |

Drüsenhaarige Kelchblätter kommen bei den Formen 1, 2, 3 vor, drüsenarme bei 1, 2, 4.

Die Drüsigkeit des Kelches ist vielleicht eine variable Eigenschaft der Art. Die übrigen Verschiedenheiten sind wohl eher Wuchsformen als systematische Charaktere; denn selten stimmt ein Exemplar mit der Beschreibung einer „Varietät“ wirklich überein.

II scheint eine verkürzte, dicht wachsende Nivalform zu sein, während Schatten- und besonders Tiefenformen die reichblütigen Extreme von I bilden. Diffuse Formen (a) fand ich nur im Schutt und im Moos des Waldes, und zwar a II auf den Schuttgärtchen der Felsvorsprünge, a I dagegen im groben Geröll. Zwar kommen hier auch dichtrasige, fast polsterige Formen vor (b), welche später sich indessen vielleicht noch weiter ausbreiten. Regelmäßig aber tritt die gedrängte Form in mehr oder weniger geschlossenen Rasen der Weide auf und überhaupt immer da, wo weder Moos noch lose Steine Gelegenheit zu geschützter Ausbreitung bieten.

Auch im Geröll ist die junge *Minuartia verna* stets horst- bis polsterförmig und erzeugt nur belaubte, z. T. blühende Triebe. Aus den Achseln ihrer Blätter gehen (oft proleptisch) zahlreiche aufrechte Zweige hervor.

Die Pflanze wirft ihre Blätter im Herbst zwar nicht von sich; aber die meisten derselben sterben doch im Winter ab; hernach verwittern sie recht langsam (Fig. 24 c). Zunächst vermodert das Blattgewebe zwischen den Nerven, dann gehen die zwei Seitennerven zugrunde, oder die gemeinsame Basis je zweier zusammengehöriger Blätter. Zuletzt bricht auch von der Mittelrippe ein Stück um das andere ab; mit ihrer Basis verschwindet dann der letzte Schutz der im übrigen nackten, sehr kleinen Achselknospen. Die Endknospen sind zwischen die Basen der jüngst entwickelten Blätter eingesenkt (Fig. 24 d); die dazu gehörigen Internodien strecken sich erst später. Es scheint auch, daß eigentliche Kurztriebe vorkommen (meist proleptisch entwickelt), welche mehrere Jahre lang nur wenige, kurze Internodien mit 2—3 mm langen, grünen Blättchen hervorbringen.

Weil die Blüten endständig sind, können sich die fertilen Zweige nur sympodial fortsetzen; aber auch sterile Zweige werden selten drei Jahre alt, so daß der gesamte Aufbau der Pflanze

¹⁾ = *Alsine verna* Wahlenb.

zumeist sympodial ist. Während in der Jugend alle Zweige aufgerichtet sind, legen sie sich nach dem Tode ihrer Spitze meist über oder zwischen die Steine hin, werden auch wohl zugeschüttet. Indem so jedes Jahr die älteren Zweige niederliegen, vermitteln sie die Ausbreitung des Stockes über eine größere Fläche hin, an Halden hauptsächlich in der Richtung des größten Gefälls. Sie bilden einen lückenlosen Teppich und verschlingen sich oft ineinander. Nur wo der Raum zu flächenartiger Ausbreitung fehlt (Löcher), oder wo ein allseitig gleichmäßiges und ungestörtes Wachstum möglich ist, behalten auch die älteren Zweige ihre ursprüngliche radiale Stellung bei, und die Pflanze bildet ein (+ lockeres) Radialpolster, das lose auf dem Geröll liegt und oft an einem entblößten Stück der zähen Wurzel hängt. Wo die Wurzel am Licht liegt, färbt sie sich dunkel, bräunlich oder rötlich; ihr unterirdischer Teil ist hellgelb.



Fig. 24. *Minuartia verna*. Schiefergeröll. Albula 2300—2650 m.

a = Junger Schopfitrieb; an seiner Mutterachse ein Adventivwurzeln (3 : 2). *b* = Eine Achselknospe des Schopfitriebes *a* (23 : 1). *c* = Verwitterte Blätter (3 : 1). *d* = Endknospe eines Laubtriebes (8 : 1). *e* = Alter Schopfitrieb (50 : 1).

Wenn die Zweige aufhören der Assimilation zu dienen, wird ihre Epidermis mit der dicken Kutikula durch eine starke Korkschicht ersetzt. Das primäre und sekundäre Rindengewebe ist kollenchymatisch, und im Innern entsteht ein mächtiger Holzkörper. Die Jahresringe sind nicht deutlich unterscheidbar; dagegen zerfällt das Holz an alten Zweigstücken in konzentrische Zylinder, deren Trennungsflächen sich vielleicht zwischen die Erzeugnisse einzelner Vegetationsperioden einschieben (Fig. 24 e).

Dieses Dickenwachstum betrifft oft Zweige, welche durch Hinterfüllung mit Geröll straff angespannt sind; sie verholzen dann zu schnurgeraden Hängeästen, denen man die sympodiale Entstehung kaum mehr ansieht. In der Regel entstehen keine Wurzeln an den umgelegten Stengeln; diese sind also nicht „pseudorepent“. Immerhin wachsen sie stets weiter und erlangen eine ansehnliche Länge, ähnlich den Wandertrieben. Da sie jedoch

eigentlich nur ausgediente Assimilationszweige sind, bezeichne ich sie als Schein-Schopftriebe.

Echte Schopftriebe, d. i. solche, welche direkt zwischen die Steine hineinwachsen, treten bei *Minuartia verna* nur selten auf. Sie entspringen den schlafenden Knospen der zugedeckten alten Zweige und sind deshalb selbst vergeilt, aber ohne starke Streckung der Internodien (Fig. 24 a). Sehr bald gelangen sie ans volle Licht, erstarken und ergrünen.

Selbst in der diffusen, echten Geröllform treiben die Äste nur ganz selten spärliche Wurzeln. Sie liegen ja auch gewöhnlich so nahe der Oberfläche der Stein-Luftschicht, daß sie nur selten Erdmassen treffen.

Die Primwurzel bleibt somit in Tätigkeit, solange die Pflanze lebt; sie ist schlank, geschmeidig und teilt sich schon in geringer Tiefe in zwei bis drei Äste, welche ihrerseits sich rasch in feines Saugwurzelwerk auflösen. Der gesamte Wurzelraum eines Individuums ist also nicht groß (ca. 15 cm), wird aber intensiv ausgesogen. Die Pflanze braucht einen einzigen, relativ großen Nährraum; sie kann nicht zahlreiche, auseinanderliegende Erdhäufchen ausnützen wie *Minuartia biflora*. Daher wächst sie am häufigsten auf Schiefergeröll, das schon in geringer Tiefe stark zerfallen ist, ferner in Dolomitgeröll an solchen Stellen, wo in der Tiefe größere Räume mit Feinmaterial erfüllt sind, d. h. wo die Charaktere der Station „Geröll“ nicht extrem sind.

Arenaria ciliata L.

S. u. K. 755.

Arenaria ciliata schließt sich eng an *Minuartia verna* an. Auch hier entwickeln sich je nach dem Wuchsort radiale Polster oder diffuse Formen mit Schein-Schopftrieben. Knospenschuppen gibt es nicht; doch sind die ersten Blätter (L_1) eines jungen Zweiges etwas kleiner, besonders schmaler und an der Spitze runder als die folgenden. Schon im Laufe des ersten Sommers verwelken diese unteren Blätter; die oberen (L_2) bleiben bis in den Winter hinein grün. An jedem ihrer Knoten entwickelt sich eine Achselknospe zu einem Kurztrieb (Assimilationstrieb) L_k . Die große Mehrzahl der normalen Zweige (Langtriebe) trägt gleich im ersten Jahre endständige Früchte; hernach sterben ihre oberen Teile, etwa die Region der proleptischen Bereicherungstriebe, ab. Die Erneuerung im folgenden Jahr geht von den Knospen am unteren Teil des Langtriebes (L_1) aus. Das Verzweigungsschema ist daher folgendes:

1. $L_1 L_2 B$;
 2. proleptisch aus L_2 : L_k
- und
2. im 2. Jahr aus L_1 : $L_1 L_2 B$.

Diejenigen Langtriebe, welche nicht blühen, werden mit ihren gewöhnlichen Endknospen samt den proleptischen Kurztrieben vom Winter überrascht. Die meisten Kurz- und ein Teil der Langtriebe gehen dadurch zugrunde, ein anderer Teil dagegen

setzt im Frühling sein Wachstum fort. Aber die ersten Internodien des zweiten Jahres sind auffallend kurz, mit kleinen Blättern (L_0); die folgenden Stengelglieder strecken sich und bilden die untere Laubblattregion L_1 . Diese geht in die normale Laubblattregion L_2 über und endigt in die Blüte. Zweijährige Langtriebe verzweigen sich nach folgendem Plan:

1. $L_1 L_2 / L_0 L_1 L_2 B$;

2. proleptisch aus beiden L_2 : L_k

und 2. aus beiden L_1 : $L_1 L_2 (L_0 L_1 L_2) B$.

Von den Kurztrieben (L_k) gehen viele im Winter zugrunde, oft auch dann, wenn ihre Mutterachse am Leben bleibt. Die überdauernden Kurztriebe wachsen im zweiten Jahr zu Langtrieben aus, an welchen meistens wieder eine kleinblättrige untere Region von einer stärkeren oberen unterschieden werden kann.

Da je zwei zusammengehörige Blätter an ihrer Basis deutlich zu einer kleinen Scheide verwachsen sind, erscheinen sowohl End- wie Seitenknospen mechanisch besser geschützt und umhüllt als die Minuartiaarten. Ein Nachteil für die Besiedelung der Geröllhalden liegt aber darin, daß nur die kurzen Basalstücke der Zweige ausdauernd sind; denn nur sie besorgen, wenn sie im Alter niederliegen, als Schein-Schopftriebe die Ausbreitung der Pflanze. Deshalb ist *Arenaria ciliata* auch in ihren diffusesten Formen weniger schmiegsam, weniger imstande, allen kleinsten Differenzen des Wuchsortes sich anzupassen als die Minuartien. Infolge ihrer Kürze und Starrheit senken sich die Schein-Schopftriebe nicht tief in den Schutt ein; einzig durch Verschüttung können sie in wurzelbares Erdreich gelangen. Adventivwurzeln werden nie gebildet. Da auch die Knospen nur in geringe Tiefe gelangen, gibt es keine Vergeilungen. Freilich schlagen die alten Knospen überhaupt recht selten aus; das Leben beschränkt sich fast ganz auf die Peripherie.

Die Pflanze bildet ziemlich dichte Radialpolster; sie bewohnt stabilere Stellen der Geröllhalden mit viel Feinerde (Schiefer) und Weiden mit kurzer Aperatur. Auf Fels (var. *frigida* M. K.?) werden alle Stengelglieder recht kurz, und die Laubblattregion ist nicht deutlich in zwei Hälften geteilt; die Blätter sind klein und etwas fleischig. Habituell gleicht *Arenaria ciliata* dann den felsbewohnenden Minuartien.

Ranunculus parnassiifolius L.

. S. u. K. 836.

Auf Abwitterungshalden von Tonschiefer findet man in den lehmefüllten Lücken der Steine die Keimlinge von *Ranunculus parnassiifolius* im Juli gewöhnlich mit zwei grünen Blättchen. Ihre von der Spreite scharf abgesetzten Stiele sind oberwärts schwach rinnig und grün, darunter mit offenen Scheiden einander umschließend, am Grunde verbreitert, oft verdickt und geschlossen. Die beiden oberen Abschnitte zusammen werden 2—3 cm lang. Die grüne Region mit freien Stielen ist stärker entwickelt, wenn

das Keimbeet unbedeckt war; dagegen überwiegt das Scheidestück, wo eine Steinluftschicht über dem Keimniveau liegt. Die basalen Verbreiterungen der Blattstiele umhüllen jede einzelnen Vegetationskegel des Stengels vollständig. Sie sind von sieben Nerven durchzogen, wovon jederseits die beiden äußersten sich bald vereinigen. Auch wenn dieser kegelförmige Scheidenteil ringsum geschlossen ist, bleibt er doch nach oben offen, im Gegensatz zu den analogen Organen von *Botrychium* und *Oxyria*.

Das Stengelstück, welches sowohl die Blattinsertionen als den breiten Vegetationskegel trägt, ist unverhältnismäßig dick: 1—1,5 mm bei diesen jungen Exemplaren, 4—5 mm bei älteren. Die jungen, hier zunächst betrachteten Exemplare tragen gewöhnlich schon drei Adventivwurzeln (vgl. Fig. 25). Die beiden älteren (unteren) sind dünn (0,1—0,2 mm), gekräuselt und in

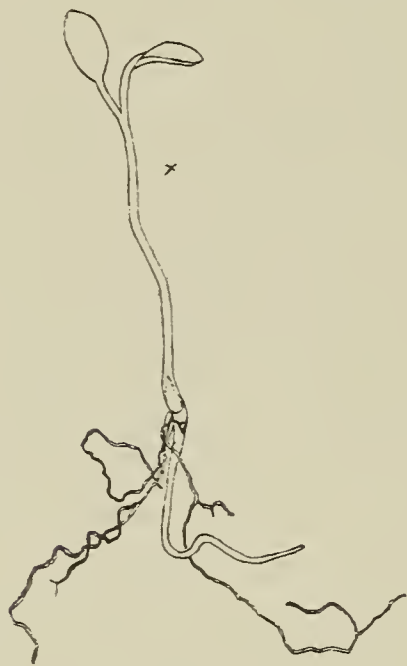


Fig. 25. *Ranunculus parnassifolius*.
Tonschiefer-Abwitterungshalde. Al-
bula 2350 m.

Junge Pflanze; die Endknospe unmittelbar
über der obersten Wurzel. x = Oberfläche
des Stein-Luft-Raumes (1 : 1).

wenige, lange Zweige aufgelöst. Die oberste (jüngste) dagegen ist dick (über 0,5 mm), fleischig und unverzweigt. Sie verschmälert sich gegen die Spitze, endigt aber meist wieder mit einer geringen Verbreiterung. Wahrscheinlich ist sie kontraktile. Im folgenden Jahr entwickelt sich die kegelförmige Endknospe zu neuen Blättern, aus deren Insertionen gleichzeitig eine größere Anzahl gekräuselter verzweigter Wurzeln entspringen. Zuvor hat die fleischige Wurzel des vorigen Jahres wahrscheinlich ihre Kontraktion ausgeführt; alle Wurzeln und der Stengelteil des letzten Jahres sterben nun ab, verwittern aber nur langsam. Der diesjährige Stammteil ist etwas dicker als der letztjährige; die

Blätter werden größer und zahlreicher. Die Gesamtlänge des jährlichen Stengelzuwachses wird jedoch kaum größer als seine Dicke. Während aber im Anfang des Sommers eine Anzahl von Ernährungswurzeln mit gleichmäßig verteilten, einfachen Seitenwurzeln entstanden waren, bilden sich nun diejenigen der zweiten Hälfte, also die am oberen Stammteil stehenden, wieder nach Art der Zugwurzeln aus. Gewöhnlich blüht die Pflanze wohl auch im zweiten Jahre noch nicht; wie lange es dauert, bis sie „erwachsen“ ist, und welche äußeren Wirkungen dafür in Betracht kommen, weiß ich nicht. Ein blühender Stock besitzt an seinem nun 5 mm dicken Stengelstück 15—25 Adventivwurzeln, wovon etwa die untere Hälfte verzweigt, der jüngere Teil fleischig und unverzweigt ist. Darunter findet man gewöhnlich, lose oder noch zusammenhängend die verwelkten Stengelstücke früherer Jahre mit ihren Wurzeln. Der Blütenstand ist endständig, wird aber auf die Seite gedrückt

durch die starke Entwicklung einer Erneuerungsknospe in der obersten Blattachsel.

Ranunculus parnassiifolius ist eine Rosettenperenne mit einjährigem Erdstamm wie *Primula veris*. Aber Zug- und Haftwurzeln sind in zwei übereinanderliegenden Stengelzonen gesondert. Außer der Erneuerungsknospe des Sympodiums gibt es keine Achselknospen. Vielleicht können aber solche nach Verstümmelung des Sproßendes erzeugt werden.

Pflanzen, welche mit aufrechten einjährigen Grundachsen überwintern, können nur durch regelmäßige Wirkung von Zugwurzeln im richtigen Niveau erhalten werden. Nur wo die Erdoberfläche erhöht wird, darf diese Zugwirkung fehlen. Wo aber gar das Niveau sinkt, wie auf den Abwitterungshalden, muß sie stärker sein als auf konstanter Oberfläche. Daß die Pflanze nur mit einer einzigen Knospe überwintert, ist eine Gefahr für sie, welche durch den Standort noch vergrößert wird; aber beide Schwierigkeiten sind durch scharfe Arbeitsteilung der Wurzeln überwunden worden. Vielleicht liegt hierin der Grund ihrer Schuttstetigkeit.

Ranunculus glacialis L.

S. u. K. 837.

Die Laubblätter sind inseriert mit 1,5—2 cm langen, häutigen Scheiden von solcher Breite, daß ihre Ränder, die jüngeren Organe umschließend, weit übereinander greifen. Ein deutlicher Stiel und eine handförmig geteilte Spreite sind bei allen Blättern entwickelt; bei den ersten des Frühlings werden sie aber oft zusammen kaum 1 mm lang, so daß diese nur als Knospenhüllen, nicht auch als Assimilationsorgane dienen.

Diese „Niederblätter“ stehen fast auf gleicher Höhe. Darüber folgt ein 5—10 mm langes Internodium, selten noch ein zweites; dann entstehen die Laubblätter fast aus einem Punkt des Stengels. Meist werden es ihrer nur drei. Hierauf kann sich das Sproßende zum beblätterten Blütenstand entwickeln. Dann entsteht gleichzeitig in der Achsel des obersten, seltener auch des zweitobersten Grundblattes, eine große Erneuerungsknospe. Die zwei ersten Blätter derselben entwickeln sich ohne Internodien zu den häutigen Knospenhüllen mit grüner Spreitenanlage. Darin stehen auf schon entwickelten Internodien die gleichfalls schon ergrünenden Anlagen der ersten Laubblätter. Im Schutz älterer Blattscheiden werden diese Knospen im Herbst bis 15 mm lang. Zuweilen entwickeln sich auch im ersten Jahre schon 1—2 Blätter davon. Wenn aber ein Sproß nicht blüht, so ist seine Spitze samt den jungen Blättern ja stets von allen Scheiden der älteren Blätter umhüllt. Selbst vor Jahren abgestorbene Reste verdicken, bei dem geringen Längenwachstum der betrachteten Spezies, diesen Mantel. Die Blätter selbst sind in der Regel einjährig. Der Stengel bildet, wie erwähnt, nur nach Beginn seiner Vegetationsperiode ein oder zwei gestreckte Internodien; alle anderen sind eng zu-

sammengezogen, ein Prinzip des Längenwachstums, das, freilich ohne jede Regelmäßigkeit, auch bei *Androsace Chamaejasme* auftreten kann¹⁾.

Adventivwurzeln entstehen an den jungen gestauchten Stängelteilen zugleich mit den Blättern, sehr oft wie diese zu dreien. Sie wachsen meist innerhalb der Scheiden längs der jüngsten gestreckten Internodien herab und durchbrechen die Überwinterungsscheiden erst an ihrer Insertion. Nach Freidenfelt (1902) sind sie „gleichförmig nebenwurzelnbildend, mit einfachen Nebenwurzeln“. Verzweigte Seitenwurzeln sind aber am Albula eher häufiger als einfache; auch entstehen Seitenwurzeln an den oberen Wurzelteilen viel spärlicher als an den tieferen. Obschon sie meist bedeutend feiner sind als die Adventivwurzeln selbst, würde ich diese doch dem Silphiumtypus zuteilen. Die Einschaltung einer unverzweigten Region und die stärkere Verzweigung in der Tiefe sind unbedingt Vorteile für das Leben zwischen grobem Gestein. Um diesen Unterschied aber einer Euharmonie zuschreiben zu können, müßte man wissen, ob die von Freidenfelt untersuchten Exemplare unter günstigeren Umständen gewachsen sind als jene vom Albula.

Ranunculus glacialis gleicht *R. parnassiiifolius* in der Art des Knospenschutzes und darin, daß an einer kurzen Stengelregion zu gleicher Zeit zahlreiche Blätter und Wurzeln entstehen. Er unterscheidet sich von ihm durch die geringe Dicke des Stengels, die mehrjährige Lebensdauer der Stengelteile und Wurzeln und durch das Fehlen unverzweigter dicker Wurzeln. Die Wurzelkontraktion scheint von geringerer Bedeutung zu sein, ohne indessen zu fehlen; denn der Gletscherhahnenfuß wächst im Geröll meist aus Löchern hervor.

Das Blatt besitzt, bei einer gewissen Derbheit, die krithmoide Teilung, von welcher Diels für neuseeländische Pflanzen vermutet, sie möchte eine Anpassung an Steinschlag sein. Aber in nächster Nachbarschaft wächst in den Alpen die ganzblättrige *Oxyria digyna*, und zwar meist in solcher Verteilung, daß diese die exponierteren Stellen bewohnt, *Ranunculus glacialis* aber nur an geschützteren eine stattliche Größe erreicht (vgl. S. 50).

Ranunculus glacialis bewohnt in großen lockeren „Beständen“ fast ebene Trümmerflächen, welche sehr spät schneefrei werden oder dauernd von Schmelzwasser durchfeuchtet sind, ohne daß doch die anspruchsvolleren Arten des Schneetälchens sich ansiedeln könnten. Wo sich ähnliche Verhältnisse im kleinen wiederfinden, wachsen noch einzelne Exemplare davon z. B. dort, wo der Schneetälchenrasen in Flecken zwischen ruhendem Schutt auftritt und sich auszubreiten beginnt. Mehr Erde, aber geringere und nur periodische Bewässerung werden der Pflanze auf den Geröllhalden des Granits zuteil. Dort wachsen kleine Stöcke im Sande, welcher die Wasserrinnen auskleidet, größere über

¹⁾ Über vegetative Vermehrung vgl. Scharlok, in: Leimbach, Deutsche botan. Monatsschrift XIII. 1895.

Blöcken oder in der Nähe des Anstehenden, am Ufer der Schuttströme. Auf grobem Schutt erheben sich die Blattstiele nur wenig über die Oberfläche; auf Sand sind sie dagegen oft frei, aber auch kürzer. Hier nur kann die Pflanze Schutt stauen, und hier wird auch die Wurzelkontraktion wichtiger sein als im Grobschutt.

***Biscutella laevigata* L.**

S. u. K. 887.

Im Gegensatz zu den typischen Geröllbewohnern unter den Cruciferen bilden bei *Biscutella laevigata* die abgestorbenen Laubblätter keine lange andauernden Stengelhüllen, sondern verschwinden nach zwei bis drei Jahren vollständig. Die Knospen in ihren Achseln können, selbst wenn sie schon ein wenig in die Länge gewachsen sind, sich nicht am Leben erhalten wie diejenigen von *Arabis pumila* und *Hutchinsia*.

Je in den untersten Blattachsen einer Rosette stehen die kleinsten Knospen, in den obersten (jüngsten) die größten. Aber selbst diese treiben im Herbst nicht aus. Wenn sich auch etwa zwei kleine Blättchen ablösen, so verharrt doch das Ganze bis zum nächsten Frühling im Schutze der breiten Blattbasis; auch bei *Biscutella* trägt diese zwei seitliche Anhängsel (Drüsen). Bei der Verwitterung des Blattes tritt kein Zerfall ein wie bei *Arabis*, sondern Basis und Nerv bleiben als einheitliche, lanzettliche Schuppe einige Zeit erhalten. Die ganze Pflanze assimiliert jährlich viel mehr Material als die kleinen Arabisarten, braucht also mehr Feuchtigkeit und gelöste Nährstoffe. Ihr bevorzugter Standort sind ja auch nicht Schutthalden; aber trotzdem vermag sie sich gerade dort, frei von der Konkurrenz der Wiesenkräuter, am üppigsten zu entwickeln. Sie muß also die Fähigkeit haben, aus armem Boden sich zu nähren. In ihrer Heimat am Mittelmeer bewohnt sie die ärmlichsten Karrenfelder, und ihre stolzere Verwandte, *Biscutella cichoriifolia*, erscheint am Monte Generoso mit Vorliebe auf Schutt und vermehrt sich üppig darin. Daß freilich in diesen Fällen eine gewisse Ammophilie mitspielt, ist nicht unmöglich.

Die Fähigkeit, gerade auf armen (auch trockenen) Böden üppig zu gedeihen, verdankt die Pflanze ihrem reich entwickelten Wurzelsystem. Die Wurzeln verholzen stark und behalten die Krümmungen bei, in welchen sie zwischen den Steinen hindurch gewachsen sind. Dadurch wird die Pflanze gut verankert; der Reichtum harter Stränge in der Rinde schützt die Wurzeln vor Quetschung. Große Ablaufwinkel der Seitenwurzeln und rasches Längenwachstum bewirken die intensive Ausnützung eines großen Raumes im Boden.

Starke Wurzelausläufer dringen aus tiefen Schichten zum Licht empor; wenn dann auch ein Wurzelstück durch die Schuttbewegung abgerissen wird, so besitzt es schon seine eigenen Assimilationsorgane. Diese Ausläufer sind aus mehreren Stücken zusammengesetzt, wenn ihre Spitze zerstört wurde und eine

Achselknospe den Trieb fortsetzte. Die Verteilung der mechanischen Elemente ist darin fast gleich wie in den Wurzeln. Ihre Blätter sind ganz hinfällig, die Internodien ca. 1 cm lang, die Achselknospen nicht ausdauernd. Die Wurzel selbst wird unterhalb der Ursprungsstelle eines Ausläufers besonders rasch verdickt, wohl mehr infolge des vermehrten Bedürfnisses an Wasser als durch Einlagerung von Assimilaten, denn das Phloem bildet nur einen relativ schmalen Ring.

Aus den Stengelknospen entstehen keine langen Triebe, sondern meist echte Rosetten; selten wird ein einzelnes Internodium 5—7 mm lang. Der Lichtsproß kann daher weder mit einer allmählichen Verschüttung Schritt halten noch ein humussammelndes Achsensystem erzeugen. Daher kommen auch keine Adventivwurzeln vor und keine raumschmarotzenden Gäste.

Da nun diese Pflanze so organisiert ist, daß sie recht gut im Geröll leben kann, und auch einem Genus angehört, das allgemein auf steinigem Böden lebt, so ist es sonderbar, daß sie in unseren Bergen fast ausschließlich als Wiesenpflanze gefunden wird.

Bei der Besiedelung von Geröllhalden liegt für *Biscutella* die einzige Schwierigkeit in der Größe ihrer Schließfrüchte. Die große Oberfläche erleichtert ja ihre Verbreitung, und sicherlich gelangen viele Samen so auch auf die Schutthalden; die meisten bleiben dann aber in irgend einer engen Lücke zwischen den Steinen hängen, ohne auf einer Fläche aufzuliegen. Sie gelangen nicht in diejenige Tiefe, wo feiner Sand liegt und einige Feuchtigkeit die Keimung und erste Ernährung ermöglicht, sondern aufgehängt, halb in freier Luft, werden sie im Wechsel von Regen, Sonne, Wind und Schnee zum größten Teil vernichtet. Wenn aber ausnahmsweise ein Same bis auf nährenden Grund gelangt, dann kann sich eine üppige Pflanze entwickeln und vegetativ ausbreiten; oder wenn eine Schutthalde so langsam wächst, daß ein sehr lockerer Pflanzenteppich sich erhalten kann und damit oberflächliche Ansammlung von Erde, vielleicht gar die Tätigkeit von Würmern möglich ist, dann findet die Frucht oberflächlichen Keimgrund und *Biscutella* verbreitet sich auf der ganzen Halde, die dann aber freilich schon lange keine reine Schuttflora mehr trägt.

***Thlaspi rotundifolium* (L.) Gaudin. ¹⁾**

S. u. K. 901.

Die Samen von *Thlaspi rotundifolium* keimen in den spärlichsten Häufchen eckigen Kalksand, welche sich zwischen dem groben Geröll an vielen Stellen ansammeln. Eine schlanke kleine Hauptwurzel, auf ihrer ganzen Länge von kurzen Saugwürzelchen begleitet, sorgt für die erste Befestigung und Ernährung. Die Keimblätter werden auf einem langen Hypokotyl (bis 7 cm) um all die scharfkantigen Steine herum dem Lichte entgegengetragen,

¹⁾ Beobachtungen vom Spannegg-See (Kt. Glarus).

freilich nicht immer auf dem kürzesten Weg. Unterdessen beginnen die Primärblätter und ihre Internodien zu wachsen. Die Primärblätter sind gegenständig, gestielt und ganzrandig, ihre Internodien oft mehrere Zentimeter lang. Primärblätter werden gebildet, solange der Stengel sich zwischen den Steinen hindurchwindet; wenn er sie zu überwachsen beginnt, werden die Internodien nach und nach kürzer, die Blätter größer und grob gezähnt, die Blattstellung aufgelöst: oft unregelmäßig spiralig, häufig $\frac{1}{4}$ oder $\frac{1}{3}$. Die Blattstiele werden kürzer und geflügelt. Es entsteht so eine Art Rosette, deren Achse im folgenden Frühling (unter ungünstigen Verhältnissen im dritten Jahr) sich zum Blütenstand verlängern wird.

Im zweiten Jahr gehen aus den alleruntersten Blattachseln Zweige hervor, welche sich genau wie der Haupttrieb verhalten. An den Knoten der obersten Paare gegenständiger Blätter entstehen reichbelaubte Bereicherungstriebe, deren erste Blätter oft dekussiert, oft wie die oberen spiralig gestellt sind. Die Pflanze verzweigt sich also hauptsächlich in zwei Niveaux: an ihren untersten Knoten und unmittelbar unter ihrer Assimilationsregion. Die oberflächlichen Bereicherungstriebe blühen gewöhnlich im zweiten Jahr und sterben dann ab. Sie werden ersetzt durch ihnen gleichwertige Zweige, welche aus einigen ihrer Blattachseln sich entwickeln und grün überwintern. So entsteht ein kleiner, dicker Schopf, welcher sich nicht bewurzelt, sondern durch den gemeinsamen Primärblattstengel mit dem Wurzelhals verbunden ist. Reißt dieses Verbindungsstück (was häufig geschieht), so geht der ganze Schopf zugrunde. Darum sind die schopfbildenden Assimilationstriebe für die Erhaltung des Individuums nicht von großer Wichtigkeit. Von jenen Zweigen dagegen, welche an den ersten Stengelknoten entstanden sind, ist jeder dem Haupttrieb gleichwertig; sie könnten also als Ersatztriebe bezeichnet werden, wenn sie wirklich nur nach der Vernichtung der Hauptachse entstünden; sie treten aber immer auf und nicht in geringer Zahl. Die Achseln der ersten Primärblätter (und Kotyledonen?) sind reich an überzähligen Knospen, welche wieder nicht im Verhältnis des Ersatzes zueinander stehen, sondern sich der Reihe nach regelmäßig entwickeln. In einer Blattachsel können daher gleichzeitig mehrere ungleich alte Triebe stehen, deren jeder mit einer gestreckten Primärblattregion das Geröll durchwandert und an seiner Oberfläche einen dichten Schopf besitzt. Die Summe dieser Einzelschöpfe macht an der Oberfläche den Eindruck eines Rasens; aber die einzelnen Bestandteile sind an der Oberfläche unabhängig voneinander. Das Ganze gleicht jener Form, welche H i t c h - c o c k als „Krone“ beschreibt; nur geht bei *Thlaspi rotundifolium* die Stammspitze nicht regelmäßig, sondern nur zuweilen durch Katastrophen zugrunde.

Die primäre Wurzel dauert aus als kurze, mäßig dicke Pfahlwurzel; oft ist sie gekrümmt. Sie teilt sich unten in wenige starke Zweige, an denen allein in späteren Jahren die krausen Saugwürzelchen sitzen.

Das Mark der langgestreckten Internodien ist meist ca. 0,2 mm stark und besteht aus einem großzelligigen Parenchym, umgeben von einem Kranze kleinerer Zellen. Vier breite Gefäßbündel, welche das Mark umgeben, sind im ersten Jahre noch durch schmale Lücken getrennt, schließen sich aber bald zusammen. Das Holz wird zu einem dicken Holzzylinder; seine großen Gefäße sind in konzentrischen Ringen angeordnet, wovon aber wahrscheinlich nicht jedes Jahr einer entsteht. Außer dem Holz gibt es keine mechanischen Elemente. Die primäre Rinde ist ziemlich mächtig, stirbt aber infolge der tiefen Peridermbildung im zweiten oder im dritten Jahr zum Teil ab (Fig. 26).

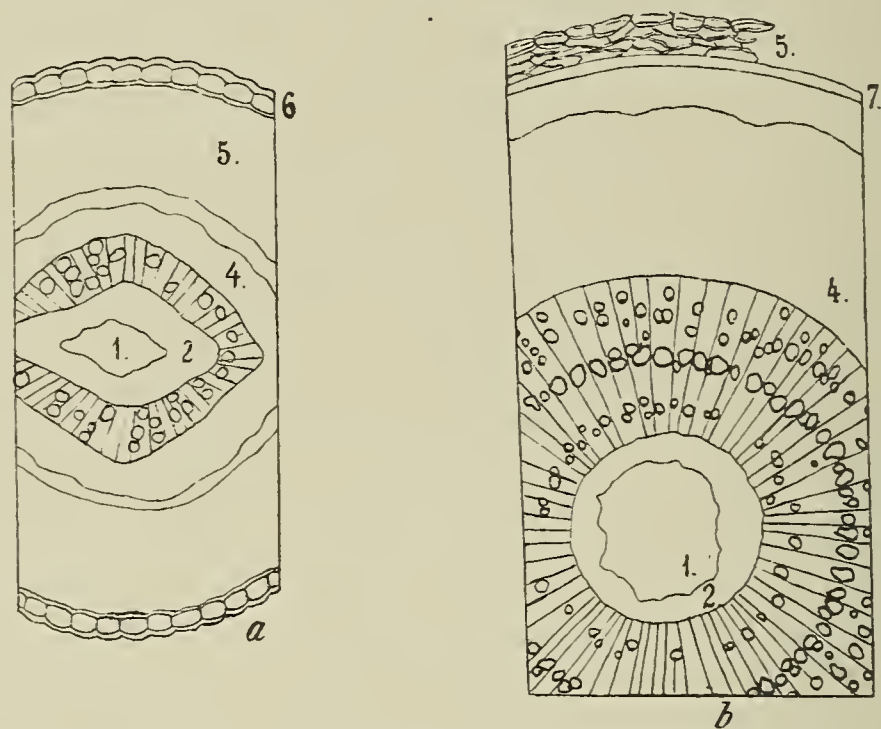


Fig. 26. *Thlaspi rotundifolium*. Kalkgeröll. Spannegg-See (Kt. Glarus) 1700 m. *a* = Schopftrieb im zweiten Jahr (50 : 1). *b* = Mehrjähriger Schopftrieb (50 : 1). 1., 2. = Mark. 3. = Xylem. 4. = Phloem. 5. = Primäre Rinde. 6. = Epidermis. 7. = Kork.

Die einzelnen Achsen sind also di- bis pleiozyklisch, die ganze Pflanze daher unregelmäßig sympodial, mit vielen Bereicherungstrieben aus Knoten jeden Alters. Sie überwintert mit grünen Zweigenden (Hemikryptophyt) und tief im Geröll verdeckten Knospen. Auffallend ist, daß die kleinen Primärblätter mehrere Winter überdauern können, die „Rosetten“blätter einen und diejenigen des Blütenstandes gar keinen.

Als typische Schoppfpflanze erinnert *Thlaspi* an *Linaria alpina*. Beiden ist auch die Bildung überzähliger Zweige gemeinsam. Während diese indessen bei *Thlaspi* an die Blattachsen gebunden sind, brechen sie bei *Linaria* mitten aus dem hypokotylen Gliede hervor. Die Differenzierung der Sprosse von *Thlaspi* in langgliedrige Schopf- und rosettenartige Assimilationstriebe findet bei *Linaria* kein Analogon.

Hutchinsia alpina (L.) R. Br.

S. u. K. 960.

Die Samen von *Hutchinsia* sind scheibenförmig, zwar ungeflügelt, können aber dennoch durch den Wind verteilt werden.

An den Halden ist dieser Faktor notwendig zur Verbreitung der Pflanze in wagerechter Richtung und nach oben. Ein großer Teil der Samen fällt aber bei der Reife bloß ab, rollt vielleicht ein wenig, dem Gefäll der Halde entsprechend, oder wird durch Wasser abwärts gespült. Daher findet man im August sehr häufig auf einer Fläche, die sich von einer älteren Pflanze aus 1—2 m weit nach unten erstreckt, eine größere Anzahl (bis ca. 20) Keimpflanzen beisammen. Den mannigfaltigen Standorten der Pflanze entsprechen auch verschiedene Substrate der Keimung.

Auf F e i n e r d e n stellen sich ihr keine Schwierigkeiten entgegen; erst die selbständig werdende Pflanze hat den Konkurrenzkampf aufzunehmen.

Auf S a n d (Alluvionen) kommt *Hutchinsia* auch vor, aber wahrscheinlich nur angeschwemmt. Über ihre Fortpflanzung an solchen Stationen konnte ich keine Andeutungen finden.

Wo aus rieselndem F e i n s c h u t t die Kotyledonen junger Hutchinsien hervorschauen, liegt sicher in der Tiefe ein größerer Block, der die über ihm liegenden Partikel stützt und in relativer Ruhe erhält. Wenn im Bergfrühling die Schmelzwasser rieseln, lagern sie in den Lücken dieser ruhenden Gesteinsstücke Material von feinerem Korn ab (1—3 mm) und schwemmen wohl auch oft gleichzeitig das Samenkorn hier hinein. Dasselbe Wasser veranlaßt auch die Keimung; das junge Pflänzchen befindet sich nun tatsächlich nicht im gröberen Schutt, sondern in feinerem Material, welches dank seiner starken Oberflächenentwicklung zur Wasseraufspeicherung geeignet ist. Je nach der Form dieses Nährbodens bildet sich nun auch das Würzelchen aus; ist der Raum klein, so durchdringen ihn gleich vom Wurzelhals aus zahlreiche Seitenwürzelchen. Umgekehrt wächst bei größerer Ausdehnung des Wasserbehälters die Hauptwurzel fast allein oder gabelt sich höchstens. Unterdessen streckt sich das hypokotyle Stengelglied rasch; ebenso differenzieren sich die Kotyledonen in langgestielte, ovale Blättchen, die gewöhnlich zwischen den größeren Steinen hindurch die Oberfläche der Schuttmasse erreichen und dort der Sonnenstrahlen teilhaftig werden. Die Gesamtlänge von Hypokotyl und Blattstiel erreicht nicht selten 4 cm. Um eine mächtige Luft-Steindecke zu durchdringen, nehmen oft noch die ersten Internodien an der Streckung teil. Dabei gelangt aber die Pflanze von ihrer festliegenden Keimstätte aus in die bewegliche oberste Schicht des Schuttes. Die meist scharfkantigen kleinen Steine rutschen ruckweise oder rollen bergab; längere Zeit bleiben sie auch fest liegen. Fällt die Entwicklung der Pflanze in eine solche Zeit der Ruhe, so ist die Möglichkeit gegeben, mechanische Elemente zu bilden, die den Stengel gegen Quetschung einigermaßen schützen. Ohne diesen seltenen günstigen Umstand werden die Pflänzchen in diesem Alter durch die Schuttbewegung zerquetscht oder zerrissen; daher wird man an leicht beweglichen Halden in der Nähe alter Stöcke im Spätsommer leicht eine große Zahl von Keimpflänzchen finden, aber höchst selten Exemplare, die e i n e n Winter und Frühling überdauert

haben. Da die rieselnden Schuttmassen meist von geringer Ausdehnung sind, ist es denkbar, daß die 5—10 jährigen Hutchinsien, die man nicht selten darin findet, auf festerem Grunde gekeimt haben und erst durch Veränderungen der Schutthalde in diese bewegliche Umgebung geraten sind.

G r o b s c h u t t h a l d e n sind stabiler. Auch hiër sammelt sich auf wenig geneigten Flächen der Blöcke und in engeren Zwischenräumen feineres Material an, welches als kapillarer Wasserbehälter dient; die Entwicklung der jungen Hutchinsien ist gleich wie im Feingeröll. Nur ist wegen der größeren Stabilität des Bodens der Stengel viel weniger gefährdet. Aber hier (wie auch beim vorigen Fall) genügt nach einigem Wachstum die durchfeuchtete Sandmasse mit ihrem beschränkten Wasservorrat den Bedürfnissen der Pflanze nicht mehr; die (oft gegabelte) Hauptwurzel wächst in die nächsten Lücken hinein, um in ähnlichen feuchten Sandanschwemmungen der Pflanze neue Wasservorräte zu erschließen. Wenn die Keimung auf isolierten Blöcken stattgefunden hatte, so sind die nächsten Sandstellen oft zu weit entfernt, als daß die Wurzeln sie rechtzeitig erreichen könnten, und die Pflanze kann sich nicht weiter entwickeln. Darum findet man Hutchinsien kaum je so oberflächlich wachsend wie etwa *Saxifraga oppositifolia*. Wo dagegen das Gestein viel Staub und Sand bildet oder die Luftschicht nicht zu mächtig ist, erreicht *Hutchinsia* ihre stärkste Entwicklung.

Die junge Pflanze ist also empfindlich gegen Bewegungen im Boden und braucht gewisse Mengen feinen Materials als Wurzelgrund, in nicht zu großer Entfernung von der Keimstätte.

Nicht immer bedarf es aber für die Keimpflanze der oben beschriebenen Streckung, um vom Samenbett aus an das Licht zu gelangen. Oft können die ersten Internodien so kurz sein, daß an der Basis der Kotyledonen gleich eine Blattrosette entsteht; ein Exemplar zeigte acht (ganzrandige) Rosettenblätter. Zuweilen sind auch nur die Kotyledonen oder wenige Blätter ungeteilt, die übrigen schon gefiedert; oberflächliche und herausgewaschene Pflanzen bilden dann überhaupt keinen gestreckten Stengel vor der Blütezeit (Fig. 27 a). Andere scheinen sich in schlecht beleuchteten Fugen und Löchern mit einer Rosette ganzer oder geteilter Blättchen einen Assimilationsapparat zu sichern, um dann erst mit langen Stengelgliedern und Blattstielen das volle Sonnenlicht zu erreichen. Die ersten Blättchen des gestreckten Stengels sind dann gewöhnlich wieder einfach, auch wenn die Rosette schon Fiederblättchen besaß. Im gestreckten Teile werden die Blattstiele nach oben immer kürzer, so daß eine scheinbare Rosette von Blattspreiten am oberen Rand einer Spalte auf ungleichen Stielen entsteht, analog einer Scheindolde. Wenn der Stengel die Höhe dieser Scheinrosette erreicht hat, vermindert sich sein Wachstum; zahlreiche kurzgestielte Blätter, von welchen die ersten immer noch ungeteilt sein können, bilden ein dichtes Büschel. Nun können auch kurze Zweige auftreten, welche mit

zahlreichen Blättern die Scheinrosette verdichten; zur Blüte gelangt die Pflanze aber im ersten Jahre nicht.

Diese Mannigfaltigkeit der Entwicklungsformen wiederholt sich beim Austreiben der Knospen. Auch hier hängt die Gestalt des neuen Triebes davon ab, wie sein Ausgangspunkt zur Oberfläche der Schutthalde und zum Sonnenlicht gelegen ist. Verschiedene Knospen eines einzelnen Individuums können sich demnach ganz verschieden verhalten. Wenn aber die Verhältnisse einheitlich sind oder die Veränderungen periodisch sich wiederholen, können dennoch charakteristische Formen entstehen.

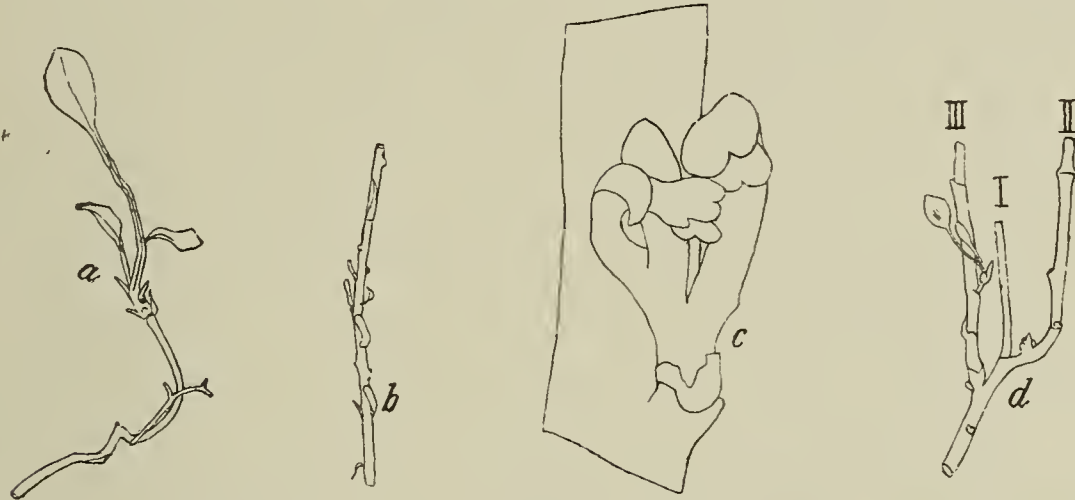


Fig. 27. *Hutchinsia alpina*. Schiefergeröll. Albula 2300—2800 m.

a = Keimpflanze (2 : 1). *b* = Stengelstück mit Dauerknospen (1 : 1). *c* = Dauerknospe, aufgeweicht (18 : 1). *d* = Ersatz abgestorbener Triebe je durch die oberste lebende Knospe (1 : 1).

Eine Grobschutthalde, welche ziemlich rasch wächst, enthält stets große Lufträume. Schon die Keimpflanze erscheint dann in der gestreckten Form. Da die Internodien relativ lang sind, ist nur eine spärliche Verzweigung möglich. Diejenige Sprosse, welche in einem folgenden Jahre von den unteren Knoten ausgehen, unterliegen den gleichen Bedingungen und müssen wieder langgestreckte Glieder bilden, um rasch mit der Spitze ganz an die Oberfläche der Schuttmasse zu gelangen. Die Blütenstände sind endständig, und auch die nichtblühenden Sprosse sterben bei der Überwinterung — z. T. wohl auch erst im Frühling — ab; die im Sommer assimilierenden und blühenden Triebe müssen also jedes Jahr aufs neue gebildet werden, und in dem Maße, wie die Schutthalde wächst, müssen sich auch die zunächst der letztjährigen Spitze entstehenden Sprosse verlängern, um ans volle Licht zu gelangen. Auf Grobschutthalden wächst *Hutchinsia* daher als lockerer Schopf und erstreckt sich besonders weit in der Gefällsrichtung, mit knieförmig aufgerichteten sproßenden.

Schieferhalden führen Feinmaterial sehr nahe der Oberfläche; der Laubsproß des Keimlings bedarf daher keiner besonderen Streckung; häufig ist dagegen eine knieförmige Aufbiegung, etwa unter einem Schieferplättchen hervor. Die erste Blattrosette, zu welcher noch die Kotyledonen gehörten, kann sich schon in ein bleibendes Pölsterchen verwandeln, indem im zweiten Jahre aus den Achseln der absterbenden Rosettenblätter sehr kurze, blattreiche Triebe hervorbrechen, welche nun zum

Teil auch Blüten tragen. Wenn die Blätter im Winter oder Frühling absterben, so werden sie doch nicht abgeworfen, sondern verwitern an Ort und Stelle, und in ihren Achseln bleiben Knospen oder doch die Fähigkeit der Knospenbildung erhalten. So erneuert sich das Polster jedes Jahr an der gleichen Stelle und wird nur durch die vermehrte Anzahl der Triebe immer dichter. Nach und nach werden aber die alten Knospen allzusehr beschattet und treiben nicht mehr aus; jeder Zweig bildet nur noch an seiner Spitze ein kleines Pölsterchen, deren Summe aber die Pflanze wiederum als Polsterpflanze charakterisiert (Hohlpolster). Wenn durch Steinschlag aber ein Polster ganz oder teilweise zugedeckt wird, arbeiten sich lange Schopftriebe wieder aus dem Schutt hervor. Jeder derselben kann zwar wieder ein kleines Polster erzeugen; aber das Ganze trägt nun doch den Charakter einer Schopfpflanze. Unabhängig hiervon können die einfachen oder geteilten Polster in die Gefällsrichtung niedergezogen werden.

Eine überaus regelmäßig, wenn auch aus Teilen verschiedenen Alters zusammengesetzte Polsterform wächst auf einer Gips-Abwitterungshalde am Albula; die einzelnen Gipsstücke sind mit dem Anstehenden und unter sich mehr oder weniger zusammengebacken. Hier bildet *Hutchinsia* ein Gespinst kurzer Adventivwurzeln um die Verzweigungsstellen und Dauerknospen herum, worin sich die sandigen Bestandteile des Gesteins ansammeln. Ein Laubmoos bewohnt diese kleine Oase. Die *Hutchinsia* selbst besitzt fast nur dreiteilige oder ungeteilte Blätter und bildet auffallend wenige Blüten. Immerhin ist die Art an dem Standorte, den sie nur mit *Artemisia Genipi*, *Saxifraga oppositifolia* und *aizoides* und *Trisetum spicatum* teilt, gut vertreten, auch durch Keimlinge. Freilich können Samen auch eingeschleppt werden; doch ist die *Hutchinsie* in der näheren Umgebung (Granit) nicht häufig.

Wo sich die Geröllmassen rasch vermehren, gelangen viele lebende Knospen in eine gewisse Tiefe, welche immerhin selten 8 cm übersteigt. Wenn diese Knospen nach Jahren ausschlagen, so bilden sie vergeilte Triebe, welche in großen Abständen (1—2 cm) sehr kleine, weiße, aber zuweilen doch eingeschnittene Blättchen mit verbreiterten Stielen tragen. Ein Dickenwachstum und die Verhärtung mechanischer Elemente scheint erst nach Erreichung der Oberfläche zu beginnen. In wenigen Fällen war die Spitze eines wachsenden Schopftriebes zurückgekrümmt.

Je nach Umständen verändert sich die Wuchsform von *Hutchinsia* vom Schopf bis zum Polster; eine verschüttete Polsterform kann einer Krone gleichen.

Die erste Ausbildung der Wurzel hängt im Geröll, wie schon erwähnt, von der Gestalt des Erdhäufchens ab, in welchem die Keimung stattfand. Ist dieses tief, so entsteht eine (oft zweigeteilte) Hauptwurzel, deren Seitenwurzeln früh verschwinden.

Gewöhnlich stehen die Wurzeln im Boden nicht steiler als im rechten Winkel zur Neigung der Geröllhalde. Der Wurzelhals, welcher zu oberst liegt, wird durch die Schuttbewegung stärker

talwärts gezogen als die tieferen Wurzelteile; die Wurzel biegt sich allmählich, wobei das ursprünglich gerade Stück sich zum Bogen verlängern muß. Diese Verlängerung kann nicht direkt vom Wachstum herkommen; denn gerade das wachsende Ende der Wurzel liegt ja, mit zahlreichen Nebenwurzeln fest verankert, in der stabileren Tiefe; der älteste, nicht mehr wachstumsfähige Teil führt die größte Bewegung aus. Folgende Erklärungen dieser Verlängerung sind denkbar:

1. Sie überschreitet nicht die elastische Streckbarkeit der Wurzeln.

2. Die Wurzeln wachsen nicht gerade, sondern schlingen sich um die einzelnen Steine. Durch Bewegungen in der Halde gerät leicht ein Stein aus der ihn umgebenden Wurzelschlinge heraus, und diese wird gestreckt. Die ältesten, ganz verholzten Wurzelteile sind wirklich oft schnurgerade; Seitenwurzeln besitzen sie nicht; diese mögen durch die Bewegungen einst abgerissen worden sein.

3. Bei jungen Pflanzen ist es denkbar, daß einzelne Wurzelzweige wirklich ausgerissen werden, so daß eine Wurzelspitze denselben Raum zweimal nacheinander zu durchwachsen hätte (?).

Die Niederbiegung der Wurzel durch die bewegte Schuttmasse wird so groß, daß ältere Teile oft nicht nur wagrecht, sondern fast der Oberfläche der Geröllhalden parallel zu liegen kommen. Immer sind aber nur die oberen Wurzelteile (8—15 cm) niedergelegt; die später entstandenen tieferen Teile bilden ein starkes, regelmäßiges Wurzelbüschel, womit die Pflanze ein für allemal fest verankert ist. Von diesem Ankergrund aus biegen nun oft die wichtigeren Seitenwurzeln wieder talwärts um und wachsen, immerhin meist steiler, als die Halde ist, unter die ältesten Teile der Pflanze hinab. Aber auch an alten, gestreckten Wurzelteilen haben spät entstandene Seitenwurzeln nicht den gewöhnlichen Ablaufwinkel, sondern sie wachsen in morphologischem Sinne aufwärts, etwa parallel mit dem auf der Böschung herabhängenden Stengel (vgl. S. 35). Vielleicht enthält der Boden unmittelbar unter dem grünen Schopfe mehr Nährstoffe (verwittertes Laub) oder Feuchtigkeit (stärkere Taubildung, geringere Bestrahlung), als in der Umgebung.

Alsdann wären diese schwächern Zweige wohl hauptsächlich Ernährungs-, die stärkern aber Befestigungsorgane. Dem entspräche auch die Verteilung von Xylem, Phloem und Rinde in den beiden Wurzelästen. In Prozenten der Querschnittsfläche umfaßte in einem Falle:

| | Hauptwurzel | Seitenwurzel |
|------------------------------|-------------|--------------|
| I. Xylem | 7 % | 12 % |
| Phloem | 36 „ | 31 „ |
| In einem anderen Falle aber: | | |
| II. Xylem | 15 % | 16 % |
| Phloem | 49 „ | 44 „ |

Es scheint also die Seitenwurzel eher zur Aufnahme von Flüssigkeit geeignet, während die Hauptwurzel etwas mehr Reservestoffe zu fassen vermöchte.

Diese Verschiedenheit ist aber hier nicht die Folge einer Arbeitsteilung, sondern einfach des verschiedenen Alters beider Wurzeln; denn die jüngeren Hutchinsienwurzeln sind stets reicher an Gefäßen und ärmer an Phloem, als die älteren. Daher ist auch in den jüngeren Teilen der Hauptwurzeln der gefäßreiche Nährwurzeltypus vertreten. In den beiden angeführten Fällen ergab die Hauptwurzel in größerer Tiefe, also in jüngerem Stadium:

| | |
|---------------------|------|
| I. Xylem | 9 % |
| Phloem | 33 „ |
| II. Xylem | 17 „ |
| Phloem | 44 „ |

Im zweiten Beispiel ist also der jüngste Teil der Hauptwurzel noch extremer für Wassertransport „spezialisiert“ als die Seitenwurzel. Immerhin ist das Xylem bei der letzteren stärker entwickelt als an derjenigen Stelle der Hauptwurzel, welche den gleichen Durchmesser hat. Feststellen läßt sich also folgendes: Durch die Schuttbewegung werden die grünen Teile von *Hutchinsia* so weit von der Hauptwurzel abgezogen, daß die durch sie aufbewahrte Bodenfeuchtigkeit oft durch eine starke Seitenwurzel ausgenützt wird. Diese ist als jüngeres Gebilde gefäßreicher als die (weiter entwickelte) Hauptwurzel.

Wenn das Bodenhäufchen einer Keimpflanze durch seine geringe Ausdehnung früh die Bildung zahlreicher Seitenwurzeln, oft schon unmittelbar unter dem Wurzelhals, veranlaßt, so findet im groben Geröll dennoch meist nur einer oder zwei dieser Zweige seinen Weg bis zur nächsten Erdmasse. Zuweilen aber, besonders in feinerem Schutt, bleibt eine größere Zahl dieser ersten Seitenwurzeln erhalten und entwickelt sich zu einem Wurzelbüschel. Auch dieses kann durch die Schuttbewegung an seinen älteren (oberen) Teilen talwärts gezogen werden.

Für die Hutchinsien gibt es gewöhnlich keinen Herbst. Während die oberen Blüten einer Traube sich entfalten, reifen am gleichen Sprosse tiefer unten schon die Früchte. Die Blätter bleiben frisch und grün, bis einmal das Ganze im ersten Schnee begraben wird. Noch im nächsten Frühling können einzelne Blätter leben und der abgestorbene Fruchtstand kann noch immer aufrecht stehen (Wintersteher). Bei der geringen Höhe der Stengel wird aber die Samenausbreitung über Schnee nicht bedeutend sein. Vielleicht können dagegen die Samen nirgends sicherer überwintern, als in ihren Fruchtschötchen; wenn sie dann im Frühling herausfallen, wäre die Gefahr zu früher Keimung vermieden.

Je nach dem Schutz der Schutt- und Schneedecke erfrieren die Sprosse mehr oder weniger weit hinunter. Oft ist nur die Sproßspitze zerstört und der Trieb setzt sich aus einer Seitenknospe fort (Fig. 27 d). Wenn die Zerstörung weiter hinuntergriff, treiben aus längst verholzten Zweigen ältere Knospen aus. Und sollte

einst der ganze oberirdische Teil einer Pflanze absterben, so könnte sie doch noch durch lange Schopftriebe weiterleben, welche dann aus den verschütteten Dauerknospen (Fig. 27 b, c) hervorgingen.

Das einjährige Pflänzchen jedoch kann nur an der Oberfläche der Schuttmasse seine Knospen überwintern; es ist also noch immer mehr gefährdet, als ältere Stöcke.

Austreibende Knospen jeder Art verhalten sich wie keimende Samen; aber die Ernährung der Knospe ist gesicherter als diejenige des Keimlings; deshalb kann sich die Knospe im ersten Jahre bis zur Blüte und Fruchtreife entwickeln; und sie muß dies ja auch, da die Sproßspitzen im Winter so oft vernichtet werden.

Arabis coerulea All.

S. u. K. 990.

Bei der Keimpflanze können sich über den Kotyledonen noch einige wenige gestreckte Internodien entwickeln; gewöhnlich aber geschieht dies nicht; sondern die Kotyledonen sind selbst schon an der Bildung einer ersten Laubblattrosette beteiligt; freilich leben diese ersten Blättchen nur kurze Zeit; es ist, als ob sie nur stufenweise durch ihre Tätigkeit je die Bildung größerer Blätter ermöglichten. Denn wenn das siebente Blatt erscheint, ist schon das vierte verwittert. Die Rosette überdauert wohl den ersten Winter, um im folgenden Jahre weiter zu wachsen; wenn ihre Achselknospen auch austreiben, so bilden sie gewöhnlich doch keine gleichwertigen Stämme, sondern sterben nach einiger Zeit wieder ab. Nur wenn — wie z. B. regelmäßig nach der Blüte — der Hauptsproß abstirbt, übernimmt ein Seitentrieb die Verlängerung des Stammes ohne Richtungsänderung; das Sympodium bildet daher keine Zickzacklinie, wie etwa bei *Arabis pumila*. (Auch im Wurzelsystem drängen Seitenwurzeln leicht die Hauptachsen aus ihrer Richtung, so daß bei geringem Altersunterschied es unmöglich wird, Haupt- und Seitenwurzeln äußerlich zu unterscheiden.)

Das Stengelsympodium kann eine Länge von über 10 cm erreichen und bildet einen Aufhängeapparat der Rosette. Doch wird es nicht immer als solcher beansprucht; auch ist es nicht gestreckt, wie etwa die dicken Faserwurzeln der Kompositen, sondern oft stark gewunden in Formen, die vom Umwachsen von Hindernissen herrühren mögen. Vielleicht aber sind auch einseitige Kontraktionen daran beteiligt, die verhindern, daß die Rosette sich bei ihrem Wachstum über die Oberfläche des Bodens emporhebt. Denn überall genügt die Verschüttung nicht, um den jährlichen Längenzuwachs auszugleichen; gerade die Halden groben Dolomitschuttetes, wo *Arabis coerulea* nicht selten ist, wachsen nicht Zoll um Zoll; sondern nach vielen Jahren fällt eben einmal ein größerer Block, dessen Wirkung nicht mit der einer kontinuierlichen oder streng periodischen Bodenerhöhung verglichen werden kann.

Dagegen haben wirklich diejenigen Exemplare einen geraden Erdstamm, welche auf oberflächlich bewegten Halden gewachsen sind. Freilich kann die Gestrecktheit auch davon herrühren, daß keine scharfkantigen Blöcke vorhanden waren, die in Krümmungen umwachsen werden mußten.

Die ältere Pflanze bildet häufig noch einige wenige starke Verzweigungen; gewöhnlich gehen sie von einem keulig verdickten Stengel-Ende aus, das selber sich nicht mehr weiter fortsetzt; sie beginnen mit einer Reihe gestreckter Internodien und gehen erst in gewisser Höhe in eine Rosette über. Daraus läßt sich schließen, daß sie eine gewisse Bodenschicht zu durchwachsen hatten, um an das Licht zu gelangen. Der Haupttrieb und die zu seinem Ersatz bestimmten Seitentriebe (S. 113) vegetierten damals in Form von Rosetten und hatten die Fähigkeit verloren, gestreckte Internodien zu bilden. Sie mußten also zu grunde gehen, wenn eine plötzliche Verschüttung sie betraf, während die älteren, nicht ausgetriebenen Knospen des gleichen Jahres, oder schlafende Knospen von früher — dadurch zum Ausschlagen veranlaßt — noch imstande waren, sich in der ursprünglicheren Form, mit langen Internodien, zu entwickeln.

So kommt es, daß die Erdstämme von *Arabis coerulea* zuweilen in narbigen Köpfen, dem Rest ihrer letzten Rosette plötzlich endigen, um durch einen oder mehrere dort entspringende schwächere Zweige fortgesetzt zu werden. Diese Erscheinung kann sich an einem Individuum mehrmals wiederholen; dabei geraten die einzelnen Zweige oft in so verschiedene Richtungen, daß die Pflanze nicht mehr ein einziges, sondern mehrere, an der Erdoberfläche voneinander getrennte Kissen bildet (Zwischenform von Krone und verzweigtem Caudex).

Der Stengel trägt nur Laubblätter, bildet sich stets an der Oberfläche des Bodens und gelangt allmählich in die Tiefe (Caudex).

Die Blätter entstehen im Sommer und sterben im folgenden Frühsommer ab. In ihrem Schutze überwintern sowohl die von ihnen umschlossenen Sproß-Enden wie die Achselknospen. An jedem Jahrestrieb bleiben die ältesten Achselknospen am kleinsten; die jüngsten entwickeln sich am stärksten und die letzten treiben sogleich aus, um nicht als Knospen, sondern als entwickelte Rosetten zu überwintern. „Winterknospen“ gibt es also nicht; diejenigen, die im Herbst nicht austreiben, bleiben „schlafende Knospen“. Die Sproß-Enden haben nur die klimatischen Wirkungen eines Winters auszuhalten und sind durch ihre Stellung an der Basis einer dichten Blattrosette, ihrer physiologischen Resistenz entsprechend, geschützt genug. Die Achselknospen dagegen werden von der Basis ihres Tragblattes bedeckt, was sie befähigt, auch Ereignisse auszuhalten, die die Triebspitzen vernichten und — auch wenn sie nach und nach in den Boden gelangen — mechanischen Beschädigungen zu entgehen.

Das Blatt verschmälert sich nach unten in einen geflügelten Stiel. Dieser wird an seiner Basis breiter und wölbt sich auf, eine knorpelige, gegen den Stengel hohle Kapsel bildend. Ihre

Seitenwände bestehen vielleicht aus ursprünglichen Nebenblättern, wie die mit unbedeutenden Gefäßrudimenten versehenen Öhrchen vermuten lassen (Fig. 28 b). Die Innenwand dieser Kapsel ist ein besonders festes Gewebe, dessen Zellen aber reine Zellulose geblieben sind. Im Hohlraum selbst befindet sich die Knospe. Bei den Erstlingsblättern wächst die Knospe, kaum vom Auge wahrnehmbar, in diesen hinein; bei jüngeren, späteren Sommerblättern entwickelt sie sich mehrere Millimeter weit in dem offenen Kanal zwischen Blattstiel und Stengel. Unterhalb der Kapsel läuft das Mesophyll der Blattunterseite noch weit am Stengel hinab und geht unmerkbar in das Rindenparenchym über, während das Gefäß (hier unten existiert nur noch e i n e s für Blatt und Knospe) die Rindenschichten des Stengels durchbricht.

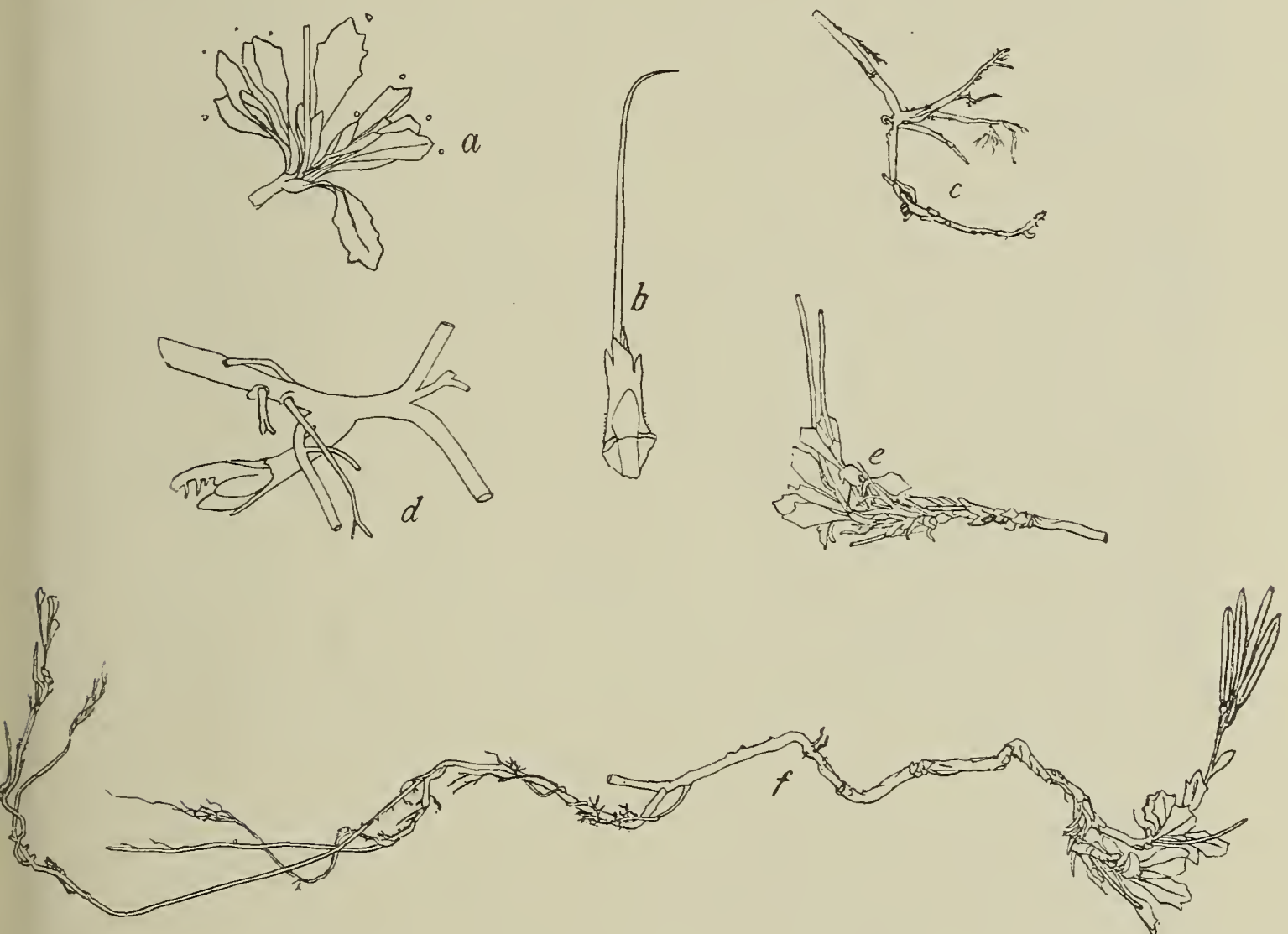


Fig. 28. *Arabis coerulea*. Dolomit-Geröll. Piz Uertsch 2500—2700 m.

a = Blühende Rosette mit 2 Ersatztrieben (1 : 2). Δ = Blätter der blühenden Hauptachse. \circ = Blätter des untern Zweiges. \times = Blätter des höhern Zweiges. b = Verwitterter Blattrest mit Achselknospe (2 : 1). c = Wurzel mit madenförmigen Dauerknospen (1 : 2). d = Ein Stück daraus, aufgequollen (6 : 1). e = „Strohtunika“ mit alten Blütenständen (1 : 2). f = Pflanze mit Wurzelsprossen (1 : 2).

Im folgenden Jahre hat sich der Stengel in einen kontinuierlichen Korkzylinder gehüllt, der einzig von den austretenden Gefäßen, den einstigen Blattgefäßen, durchbrochen wird; die Stengelepidermis mit den einst assimilierenden Zellschichten ist abgestorben, aber noch erhalten; auch das Gefäßbündel ragt als biegsame Granne noch in die Höhe. Der geflügelte Blattstiel

und die knorpelige Kapsel sind, obwohl auch tot, in ihrer Form unverändert: noch immer läuft das Mesophyll am Stengel herab und geht in die äußeren Zellschichten des Stengels über, aber außerhalb der Korkscheide, ohne Leben. Die Korkschicht selbst führt unterhalb der Kapsel je einige Sklerenchymfasern, welche vielleicht dem Blatt- (jetzt Knospen-)Gefäß angehören, vielleicht aber auch nur Bildungen des Stengels sind. Die so veränderten Blattreste bleiben jahrelang erhalten, die Knospe sicher umhüllend; nur an sehr alten Stengelteilen sind die Blattschuppen verschwunden und die Knospen abgestorben (Fig. 28 b).

Im Schutze der Blattbasiskapsel ist die Knospe nackt, d. h. ihre sämtlichen Blattanlagen entwickeln sich zu assimilierenden Blättern, wovon die zuerst entstehenden zwar kleiner als die späteren, doch morphologisch gleich sind. Die ersten Blättchen einer Knospe sind — wie Kotyledonen — gegenständig, während sonst die Blattstellung $\frac{1}{3}$ ist. Madenförmige Dauerknospen habe ich an Sproßteilen nicht beobachtet.

Dagegen sind Wurzelknospen nicht selten, und diese bilden leicht kurze, zuweilen etwas verzweigte Stengelchen, ohne aber wirklich auszutreiben (Fig. 28 c, d). Die kleinen Blättchen gehen nacheinander alle zugrunde, und in gleichem Maße wächst die Knospenspitze vor. Das Stengelchen bildet sogleich eine Korkhülle, ohne jedoch dabei den primären Charakter des Gefäßsystems zu verlieren; die Knospe bleibt stets nackt. Solche gestielte Knospen scheinen im allgemeinen nur in feuchten Medien zu entstehen; hier an den tieferen Teilen der Wurzeln, wo schon viel feines hygroskopisches Material zwischen den Steinen liegt. Wenn sie austreiben, entsteht ein schwacher Stengel mit langen Internodien und sehr schmalen, hinfälligen Blättern. Oft gehen die Spitzen dieser „Ausläufer“ zugrunde; dann treibt aus ihrer jüngsten Blattachsel die Knospe aus und setzt den Trieb fort. Eine große Bedeutung haben diese Wurzeltriebe nicht, denn nirgends fand ich einen solchen, der auch nur eine einzige kräftige Rosette hervorgebracht hätte. Dies ist um so sonderbarer, als sonst z. B. bei *Trisetum distichophyllum* es gerade die Fähigkeit ist, dünne „Ausläufer“ zu bilden, worauf die enorme Verbreitung der Art auf allen Kalkschuttgebieten unserer Alpen beruht. *Arabis coerulea* besitzt aber eben weder schmiegsame, rasch wachsende, noch starke, mechanisch gefestigte Stengelbildungen; es ist ihren „Ausläufern“ rein mechanisch fast unmöglich, aus den feuchten Schuttstellen der Tiefe ans Licht emporzudringen. Daß die Pflanze sich nicht bis zur Erzeugung gut differenzierter Ausläufer entwickeln konnte, liegt vielleicht daran, daß die betreffenden Knospen nicht an nährstoffreichen Organen, sondern an schwachen Wurzelzweigen entstehen (Fig. 28 f).

Die Wurzel ist schlank und kann sich in scharfen Krümmungen den Steinen dicht anlegen. Die Form, in welcher sie gewachsen ist, behält sie aber bei, da sie durch die Verholzung recht spröde wird. Bei älteren Individuen sind die Saugwurzeln in ziemlicher Tiefe; die Pflanze erträgt daher eine beträchtliche

Zunahme der nicht wurzelbaren Schuttschicht während ihres Lebens; dagegen kann sie nicht durch Hauptwurzelsweige die im verzweigten „Wurzelstock“ angesammelte Nahrung ausnützen; sie tut dies durch Adventivwurzeln. Mit ihren wenigen Stengeln kann sie sich aber in einem beweglichen Boden nicht halten.

Arabis pumila Wulfen.

S. u. K. 991.

Die Keimpflanze von *Arabis pumila* besitzt ein geringes Würzelchen und ein dickes Hypokotyl, das um so länger werden muß, je tiefer das Samenkorn im Boden oder zwischen den Steinen lag. Denn es hebt die Kotyledonen ans Licht und kann dabei eine Länge von 2,5—3 cm erreichen. Gleich auf dem Niveau der Kotyledonen entsteht nun das erste Blattbüschel; jedes Blatt trägt in seiner Achsel eine nackte Knospe, welche bei den unteren Blättern sehr klein bleibt, bei den jüngeren sich etwas weiter entwickelt, während die paar obersten Achselknospen sogleich zu ganzen stengellosen Blattbüscheln auswachsen; die Pflanze überdauert also schon den ersten Winter mit mehreren Triebspitzen und zahlreichen Achselknospen; diese sind nackt, aber geschützt durch ihre dicht dem Stengel anliegenden Tragblätter und durch ihre Lage am Grunde eines starken Blattbüschels. Die Blätter selbst umkleiden sich mit einer durch Sternhaare festgehaltenen Luftschicht. Die Triebspitzen endlich sind von den aufrechtstehenden Laubblättern auch weit überragt und eng eingeschlossen zwischen den aufstrebenden Basen der Blattstiele. Im folgenden Jahre wachsen sie wieder mit ganz kurzen Internodien weiter, bilden anfänglich kleine Achselknospen, später größere; die zuletzt, vor der Infloreszenz, gebildeten wachsen sogleich zu Blattbüscheln aus, welche als solche überwintern werden, während die Stämme, von denen sie entsprungen sind, blühen und nach der Fruchtreife an der Spitze absterben. Die Stengel sind also sympodial und zeigen das auch durch ihre Zickzackform. Diejenigen Achselknospen, welche nicht unmittelbar nach ihrer Anlage austreiben, behalten nur latentes Leben. Und wenn sie nach Jahren aus irgend einem Grunde zum Ausschlagen gebracht werden, so sind es immer die am Ende einer Vegetationsperiode gebildeten, welche sich zuerst entwickeln. Dann bilden sie gestreckte Triebe, bis sie ans Licht gelangen; sie suchen sich aber nicht, wie die homologen Triebe von *Hutchinsia*, einen eigenen Weg durchs Gestein, sondern wachsen meist den älteren Stengeln entlang, bis an den Rand des Polsters, wo sie erst ihre Internodien verkürzen. Darum herrscht hier der Charakter eines verzweigten Caudex vor, während *Hutchinsia* als lockerer Schopf wächst. Die Blätter dieser Kriechtriebe sind sehr schmal und hinfällig, aber nicht morphologisch reduziert; da es Frühlingsblätter sind, entwickeln sich ihre Achselknospen schlecht und treiben selten aus.

Arabis pumila kann unter Steinschlag nicht allzu schwer leiden; ihr dicht geschlossenes Polster hat keine isolierten Teile,

die abgequetscht werden könnten; die festen, kurzen, behaarten Blätter stützen einander gegenseitig und bilden ein elastisches Kissen von großer Resistenz. Die älteren Stengel sind recht eigentlich eingewickelt; außer ihrer Rinde behalten sie, dank ihrem geringen Zuwachs, bis ins sechste Jahr die Epidermis als geschlossenen Zylinder abgestorbener Zellen. Auf dieser toten Epidermis sitzen tote Blätter mit ihren basalen Verdickungen, welche — wie bei *Arabis coerulea* — die Stelle umhüllen, an welcher die Achselknospe aus dem Gefäß des Blattes seinen Ursprung nimmt (Fig. 29 a). Diese Basalkapsel teilt sich bei der Verwitterung des Blattes in eigentümlicher Weise. Diejenigen Gewebemassen, welche innerhalb des Blattgefäßes liegen, trennen sich von diesem ab, als eine starke Schuppe, welche steif aufstrebend, die Knospe dicht an den Stengel drückt. An der Außenseite der Blattbasis trennen sich zwei ähnliche Schuppen vom Gefäß, welches nun als Granne frei aufsteigt, an seinem oberen Teil noch Reste der

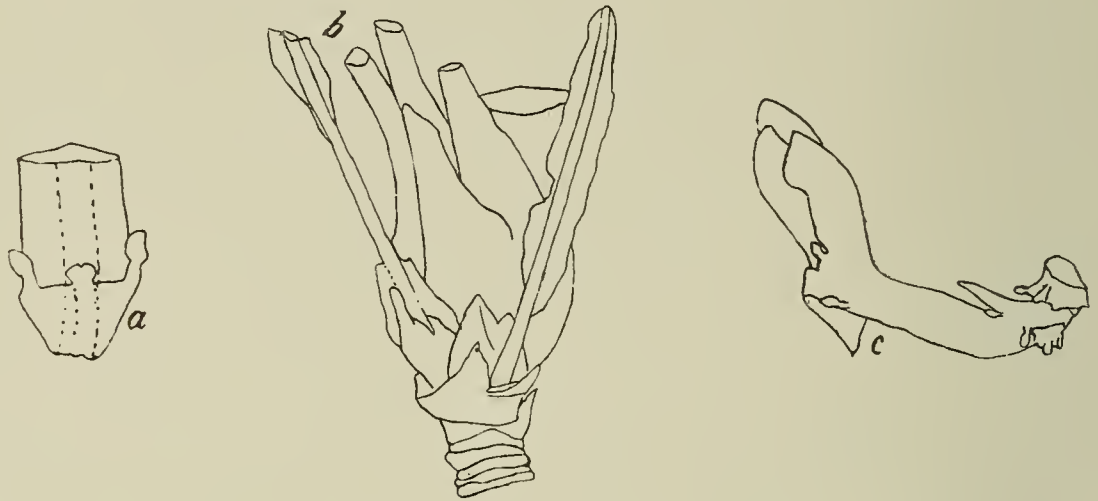


Fig. 29. *Arabis pumila*. Dolomit-Geröll. Piz Uertsch 2700 m.

a = Achselknospe eines Frühlingsblattes; seitlich je eine Drüse (20 : 1). *b* = Verwitterungsreste der Laubblätter (4 : 1). *c* = Im Schatten lebende Dauerknospe; junge Blättchen mit Drüsen (10 : 1).

Blattspreite tragend. So entsteht ein vierteiliges Gebilde, von dem die innere Schuppe wie eine Ligula, die äußeren wie Stipulae orientiert sind (Fig. 29 b). Natürlich geht die Zersetzung des Blattes nicht gleichmäßig weiter und von den vier genannten Teilen fehlen oft einige; am längsten bleibt die Schuppe erhalten, welche die Knospe bedeckt. Während aber so die alten Blätter sehr langsam verwittern, werden sie von den jüngeren vollständig überwachsen und bedeckt, so daß der gebildete Humus nicht mehr vom Winde aus dem Polster herausgeblasen werden kann, sondern nach und nach eine Speisekammer für die Pflanze bildet.

In den ersten Jahren nach ihrer Bildung sind die Knospen durch die mehrfach sich übereinanderbreitenden Reste der Laubblätter gut geschützt, sowohl gegen Verletzung wie gegen rasche Wechsel von Temperatur und Feuchtigkeit. Sobald aber die Blattstiele und -Basen verwittert sind, ist die Knospe jeden Schutzorganes beraubt; aber jetzt bedarf sie deren auch nicht mehr, denn seit ihrer Anlage ist das Wachstum der Pflanze so weit fortgeschritten, daß die Knospe nunmehr tief im Innern des Polsters

liegt, wo dank dem gebildeten Humuslager die physikalischen Einflüsse nichts mehr schaden können. Die Knospe wird zur Dauerknospe. Wohl vermag einmal ein besonders schöner Sommer sie für kurze Zeit zum Leben zu erwecken; dann wächst sie ein wenig in die Länge, legt ein oder zwei neue Blättchen an, ohne die älteren zu entwickeln, ohne auszutreiben; und bald verfällt sie wieder in die Totenstarre. Die Spitzen der ältesten Blättchen, die aber nie Knospenschuppen waren, verwelken; aber die in ihren Achseln stehenden Tochterknospen bleiben am Leben; falls endlich doch der Haupttrieb der Knospe ganz abstirbt, so ist in diesen Nebenknospen schon für Ersatz gesorgt. Aus der Knospe wird ein madenförmiges Stengelchen von einigen Millimetern Länge, das an seiner Spitze eine nackte Knospe noch tragen oder schon verloren haben kann; einige Höcker erweisen sich unter starker Lupe als Reste von Blättchen, in deren Achseln noch lebende Knospen sitzen. Die zwei Gefäßbündel besitzen in diesen 0,7 mm starken Stengelchen weder Verholzungen noch gar sekundäre Bildungen; die Rinde dagegen kann schon früh eine periphere Korkschicht von über sechs Zellreihen erzeugen (Fig. 29 c).

Die Wurzel, welche beim Keimling äußerst schwach erscheint, verdickt sich rasch und bildet bald mit dem Hypokotyl ein einheitliches Organ, oben scharf begrenzt durch die Reste der ersten Laubblätter mit den aus ihren Achseln entsprungenen Zweigen. Wo in mäßiger Tiefe die Erde erreichbar ist, wird sie von einem schlanken, wenig verzweigten Wurzelwerk durchsponnen. Im Innern jedoch sind ganze Reihen von Seitenwurzeln nicht nur angelegt, sondern schon bis zur Korkschicht vorgedrungen. In den älteren Teilen wird diese sogar nicht selten durch die Anfänge von Seitenwurzeln sackartig ausgestülpt. Vielleicht hängt dieser reiche Vorrat von Ersatzwurzeln damit zusammen, daß die Wurzeln dieser Art relativ spröde sind und daher durch Bewegung des Bodens leicht geknickt werden. Oft sind größere oder kleinere Sektoren der Wurzeln durch Vernarbungen leitungsunfähig geworden; auch abgeknickte Enden fand ich, die bereits vernarbt und mit einem Gekräusel feiner Würzelchen umsponnen waren. Die Wurzel von *Arabis pumila* scheint also ursprünglich nicht für beweglichen Boden organisiert zu sein; wenn die Art dennoch auf Schutthalden nicht selten ist, so verdankt sie das ihren vorzüglichen Anpassungen an das Hochgebirgsklima; denn so kann sie wenigstens diesem besser widerstehen als manche ihrer an Schutt besser angepaßten Konkurrenten. Aber nicht nur Seiten-, sondern auch Adventivwurzeln kann die Pflanze reichlich hervorbringen. Sie entstehen an den älteren Stengeln des Polsters, an der Basis von Knospen, sind ziemlich dick, kurz und nicht stark verzweigt; da sie also nicht aus dem Polster ins Gestein vordringen, können sie keine andere Funktion haben, als den darin angesammelten Humus als Wasser- und Salzvorrat auszunützen. Zuweilen wird ihnen darin von „epiphytischen“ Moosen einige Konkurrenz gemacht; außerdem schöpfen auch echte Wurzelzweige, die aufwärts in das Polster wachsen (vgl. S. 35) aus seinen Vorräten.

Da diese Art also deutlich angepaßte Ernährungswurzeln besitzt, ließe sich erwarten, daß der Rest des Hauptwurzelsystems speziell der Befestigung diene. Es wurde aber oben gezeigt, daß die Hauptwurzeln und ihre Zweige brüchig sind und sich nur durch Anlage zahlreicher Ersatzwurzeln vor den damit verbundenen Nachteilen schützen.

Arabis alpina L.

S. u. K. 985.

Arabis alpina bildet nicht, wie die anderen schuttbewohnenden Arten dieser Gattung, in Verlängerung der hypokotylen Achse einen gestreckten, aus vielen Jahrestrieben sympodial zusammengesetzten Stamm. Zwar ist die Art und Weise des Wachstums dieselbe: der Sommer erzeugt junge Triebe, welche überwintern und im folgenden Jahre blühen. In den Achseln der letzten Laubblätter, unterhalb der Infloreszenz, entstehen gleichzeitig schon wieder die Zweige, welche den nächsten Winter zu überdauern haben, während die Achselknospen der älteren Blätter nicht austreiben. Die Wuchsform ist aber nicht konstant. Oft sind die Internodien fast verschwunden; dann gleicht die Pflanze habituell der *Arabis pumila*. Sie kann dann in direkter Verlängerung des Hypokotyls einen sympodialen Erdstamm bilden, der jedoch nie so groß wird, daß er mit dem raschen Wachstum einer tätigen Schutthalde Schritt halten kann. Gewöhnlich sind aber die unteren Internodien eines Zweiges gestreckt und nehmen eine von ihrer Mutterachse abweichende Richtung an, so daß im Laufe der Jahre ein wirres, gestrüppartiges Geflecht an der Spitze abgestorbener Zweige entsteht, welche immer wieder in irgend einer Richtung in einem Seitentrieb weiterleben. Wenn diese Seitentriebe stark divergieren und sich strecken, wird die Form schopf- oder kronenartig. Ursprünglich als Lichtorgane erzeugt, sammelt dieses kleine Gestrüpp allmählich mineralische und wohl auch ein wenig humose Stoffe auf, bettet sich also mehr oder weniger ein. Dann können Adventivwurzeln darin auftreten, und Moose und Keimlinge von Phanerogamen finden sich nicht selten ein.

Diese ausdauernden Stengelbasen verholzen aber nicht recht; außerdem sind sie durch die oft langen Internodien und die rasche Zersetzung der Blätter bald ganz nackt und daher mechanischen Schädigungen ausgesetzt. Wenn auch die Pflanze in manchen beweglichen Schutthalden häufig vorkommt, wird sie doch nicht alt. Viel besser genügen ihren Ansprüchen Lücken zwischen ruhenden Blöcken; dort kann sie ungefährdet ihre großen Schöpfe entwickeln.

Dem entspricht auch die meist schwächliche Ausbildung des Wurzelsystems. Die wenigen starken Stränge, welche bei anderen Arten den Wurzelraum mit dem Assimilationsraume verbinden, fehlen; ein biegsames, reichverzweigtes System immerhin langer Wurzeln ist der Pflanze an solchen Standorten eigen. Diejenigen jungen Exemplare dagegen, die man auch auf wirklichen Schutthalden antrifft, gleichen in ihren Wurzeln der *Arabis pumila*

und *coerulea*. Die Wurzel würde sich also anscheinend auch an bewegliche Halden anpassen können, und es wäre wirklich nur die Gebrechlichkeit des Stengels, welche der Pflanze hier zum Nachteil gereicht.

Arabis alpina ist viel plastischer, als ihre beiden schuttstetern Verwandten; sie paßt ihre Form individuell in weitgehendem Maße an den Standort an. An Standorten, die ihr zusagen, ist ihre Jahresproduktion an organischer Substanz viel größer als bei jenen; ebenso dann freilich auch der winterliche Verlust, um so mehr, als die abgestorbenen Teile rasch verwittern und daher eher verweht werden, als daß sie im Nährbezirk der Pflanze selbst in den Boden gelangten.

Sicherlich ist die geringe Produktion (der geringere Nährstoffbedarf) und das starke Überwiegen der Rosettenform bei *Arabis coerulea* und *pumila* eine Angepaßtheit an ihre jetzigen Standorte. Äußerlich ähnliche Formen liegen aber auch im Variationsbereich der plastischeren *A. alpina*.

In ähnlicher Weise ist die Behaarung bei *A. alpina* von ungleicher Länge; einfache und Sternhaare kommen vor. Bei *A. pumila* sind die einfachen Haare verschwunden, und auf gleich langen „Stielen“ begrenzen die „Stern“-Haare eine gleichmäßige Luftschicht rings um die ganze Pflanze herum. Der Transpirationsschutz durch Haare hat dort das Extrem einer Entwicklungsrichtung erreicht.

Saxifraga oppositifolia L.

S. u. K. 1047.

Saxifraga oppositifolia kann in allen Formen auftreten, welche zwischen einem dichten, kugeligen Polster und einem ganz verarmten, auf wenige kriechende Zweige beschränkten Rasen liegen. Im Falle extremer Konzentration (Kugelpolster) bildet sie lauter orthotrope, kurzgliedrige bis imbrikatlaubige Stengel, im Falle extremer Ausbreitung nur langgliedrige plagiotrope Triebe mit größeren, minder sukkulenten Blättern.

Im groben Schiefergeröll bildet sich gewöhnlich zuerst ein regelmäßiges Polster; dieses scheint aber nicht unbegrenzt wachsen zu können, sei es, daß äußere Schädigungen nie ausbleiben, sei es, daß innere Verhältnisse die Entstehung großer Kugelpolster überhaupt verhindern (Schwäche der Äste, der Wasseraspiration usw.). Während die Polsteräste nacheinander absterben, kriechen gestrecktere Zweige — meist in die Gefällsrichtung gezogen — über den feinen Schutt, welcher die Zwischenräume größerer Brocken ausfüllt, bewurzeln sich dort und bilden durch sehr regelmäßige monopodiale Verzweigung im Laufe mehrerer Jahre ansehnliche Decken in der Ebene des Bodens. Auf diesen Decken können wieder orthotrope Äste durch ihre Verzweigung sekundäre Kugelpolsterchen erzeugen. Vereinigungen von aufrechten und von kriechenden Zweigen sind also örtlich einigermaßen voneinander getrennt. Nicht selten kann man an den älteren Teilen

rasenförmiger Pflanzen noch ein gut erhaltenes Kugelpolster abgestorbener, aber noch beblätterter Äste wahrnehmen, aus dessen Zentrum alle Rasenäste entspringen.

In den feuchten Hohlräumen des Granitgerölls bleiben dagegen die aufrechten Triebe nie zu kugeligen Polstern vereinigt; auch kommen so starke Verkürzungen der Stengelglieder und Verkleinerungen der Blätter nicht vor, wie auf Kalkschiefer. Jeder Ast verzweigt sich und wächst unabhängig von allen anderen bald plagiotrop, bald orthotrop. Natürlich versammeln sich stets viele Zweige in den Gesteinslücken, wo sie nebeneinander wie aus einem einheitlichen Horst emporwachsen und ihre Blüten an die Sonne tragen. Während aber die echten Polster der *Schieferhalden* Produkte vieljährigen bescheidenen Wachstums sind, dringen zwischen den Granitstücken die verlängerten Äste in einem einzigen Jahre aus den dunkeln Lufträumen bis an die Oberfläche herauf und gehen zu einem großen Teil im nächsten Winter wieder zugrunde. Ähnliche Formen kommen auch in humushaltigem Kalkgeröll vor; nur werden sie dort nicht so üppig (Fig. 30 a).

Am ungünstigsten sind die Lebensbedingungen für *Saxifraga oppositifolia* nicht auf Geröll, sondern dort, wo der Boden sich rasch zersetzt und umlagert, auf Zellendolomit und auf Gips. In beiden Fällen liegen alle Stengelgebilde der Pflanze nackt auf dem Boden; die Äste bleiben kurz, die Blätter dicht gestellt und klein (Trockenheitsform). Aber ein regelmäßiges Polster kann nicht entstehen, weil durch die Abwitterung der Unterlage die Orientierung der Pflanze immer wieder geändert wird; rieselnde Trümmer ziehen die längeren Triebe in die Richtung des stärksten Gefälles und zerstören stets einen großen Teil der Zweige; die ganze Pflanze besteht oft nur aus einigen schnurförmig hängenden Ausbreitungstrieben mit wenigen imbrikatlaubigen Assimilations- und Blütenästchen. Die primäre Wurzel wird oft auf größere Strecken hin (10 cm) entblößt, stirbt auch zuweilen ab. Dann sind manchmal einige Adventivwurzeln imstande, den Dienst derselben auf sich zu nehmen. Trotz allen diesen Schwierigkeiten ist *Saxifraga oppositifolia* wenigstens auf den Gipshalden, die der alpinen Zone angehören, stets in vielen Individuen vertreten, vielleicht zahlreicher als irgendwelche der sie begleitenden Arten (vgl. S. 23).

Während des ganzen Lebens eines Stengelstückes wird sein Wachstum nie ganz unterbrochen; die Pflanze ist immergrün. Aber diejenigen Internodien, welche im Sommer entstehen, sind länger und meist auch zahlreicher als jene der ungünstigen Jahreshälfte. Das Längenverhältnis der gestauchten Internodien zu denen des Sommers ist 1:2—1:4. Im Sommer sind die neuen Blätter, sowie die oberen der letzten gestauchten Region grün, die unteren der verkürzten Zone und diejenigen des verflossenen Sommers gleichmäßig braun; die aus früheren Jahren noch erhaltenen bräunlich oder meist grau. Eine scharfe Grenze des Verwitterungszustandes der Laubblätter liegt regelmäßig mitten

in einer Region kurzer Internodien. Wenn man nun freilich eine Winterruhe nicht scharf feststellen kann, so verhalten sich doch die überwinternden Blätter physiologisch entweder als Herbst- oder als Frühlingsblätter. Somit muß die Pflanze im Frühling am wenigsten, im Herbst am meisten lebende Blätter besitzen.

Fast jede Blattachsel trägt eine Knospe. An den gestreckten Internodien wird sie klein angelegt, an den verkürzten wächst sie rasch zu einem Blattbüschelchen aus, welches oft die Länge des Tragblattes erreicht; Niederblätter gibt es dabei nicht. Hier werden also nicht, wie sonst bei den meisten Samenpflanzen, die letzten Knospen einer Vegetationsperiode am kräftigsten, sondern die e r s t e n und die l e t z t e n , also die vom Frühling und Herbst. Die rasche Entwicklung der Erstlingsknospen gewährt der Pflanze den Vorteil, den ganzen Sommer hindurch in größerem Maße assimilieren zu können, als dies mit den Stammblättern allein möglich wäre.

An den liegenden (Ausbreitungs-) Trieben werden trotz der langen Internodien die Knospen von Anfang an größer, als an den orthotropen und wachsen dann mehr oder weniger rasch zu gleichfalls liegenden Zweigen aus. Da auch sie durch Geröll und Wasser rasch in die Gefällsrichtung gespannt werden, scheinen sie einen äußerst kleinen Ablaufswinkel zu haben. Auf beiden Seiten der Hauptachse liegen die jungen Zweige am Boden, so dicht nebeneinander, daß das Ganze eine rautenförmige Fläche bedeckt. Aus diesen Teppichen erheben sich später die kurzen aufrechten Blütenstengelchen aus fast allen Blattachseln, selbst aus solchen, die direkt dem Boden zugewendet sind. Freilich sind die Zweige öfter so orientiert, daß ihre Dekussationsebene schief zur Oberfläche des Bodens liegt, und daß gar keine Blätter genau unter dem Stengel liegen.

Die aufrechten Kurztriebe endigen gewöhnlich mit der Blüte, aber oft erst nach einigen Jahren; an ungünstigen Standorten (Kalk, Gips) sterben auch viele ab. Ihr Verzweigungstypus ist daher unregelmäßig sympodial. Für die Erneuerungstriebe kommen zunächst die großen „Knospen“ oder schon die kurzen Zweige der jüngsten gestauchten Stengelregion in Betracht, besonders jene in den Achseln der (jetzt braunen) Herbstblätter des vergangenen Jahres. Die Knospen der gestreckten und überhaupt der älteren Stengelteile gehen meist zugrunde, so daß ein dichtes Krönchen der Erneuerungssprosse von einem astlosen Stämmchen getragen wird.

Wenn eine Pflanze aus der Polster- in die Rasenform übergeht, so sind die Ausbreitungstriebe meist von der Knospe an plagiotrop. Es können aber auch echte, imbricate Polsterzweige infolge von Veränderungen der äußeren Verhältnisse (Verschüttung, Versandung, Beschattung, Bewässerung) mit langen Internodien weiterwachsen (Fig. 30 c); nahe am Boden würden sie vermutlich auch plagiotrop werden. In den beobachteten Fällen erreichten sie ihn nicht.

Dauerknospen können in Polstern, besonders aber in den lockeren, hohen Rasen, wie sie den Granit kennzeichnen, vorkommen. Abschluß von der Luft oder allzu dichter Humus scheint sie zu töten. Sie bestehen aus wenigen Paaren fleischiger, nicht zusammenschließender Schuppen, den einzigen Niederblattbildungen (Fig. 30 b). Die unteren welken oft früh. Wenn diese Knospen ausschlagen, entstehen langgliedrige, aufstrebende, ziemlich starke Zweige mit kleinen, aber oft schon grünen Blättchen (Fig. 30 a). Oft endigen diese Geiltriebe (Schopftriebe) mit Blüten; trotzdem scheinen sie unter ungünstigen Verhältnissen (Winter) mehr zu leiden, als langsamer gewachsene Zweige; sie sterben oft sehr schnell ab, ohne Ersatztriebe erzeugt zu haben. Zwischen diesen Geiltrieben und jenen lang aufstrebenden Zweigen, die im Granitgeröll herrschend, im humosen Kalkschutt nicht selten sind, gibt es keine scharfe Grenze.



Fig. 30. *a* = *Saxifraga biflora*. Kalkgeröll. Sertigtal (Davos) 2000 m.
Vergeilter Trieb mit Knospenschuppen (1 : 1).

b, c = *S. oppositifolia*. Albula 2400—2800 m.

b = Dauerknospen (5 : 1). *c* = Übergang eines verkürzten Sprosses in einen gestreckten
Bei \times wird er durch eine Seitenachse fortgesetzt (1 : 1).

Saxifraga oppositifolia hat eine lange, nicht sehr starke Pfahlwurzel. So groß ein Kugelpolster überhaupt werden kann, ist diese Wurzel immerhin imstande, es zu tragen (Hängewurzel), selbst wenn sie ein Stück weit entblößt ist. Der Eigenhumus des Polsters wird dann von kleinen Adventivwurzeln durchzogen. Oft treten aber diese Würzelchen aus dem Polster heraus und wachsen in seine Unterlage; eines oder mehrere entwickeln sich im Boden rutenförmig und ersetzen die Hauptwurzel, falls diese zerstört wird. An plagiotropen Zweigen erscheinen die Adventivwurzeln als mäßig starke Fasern, welche, wie es scheint, nur bei Beanspruchung auf Zug sich zu Befestigungswurzeln weiter entwickeln.

An Zweigen aller Art können Adventivwurzeln schon im zweiten Jahre entstehen; mehr als vierjährige Zweige ohne Wurzeln sind nicht häufig. Einem Knoten entspringt gewöhnlich nur eine Wurzel, und zwar zwischen den beiden Blattbasen.

Bei all ihrer Wandelbarkeit ist *S. oppositifolia* keine Geröllpflanze. Daß sie trotzdem häufig auf allen Arten von Geröll wächst, kommt daher, daß es überall darin vereinzelt Stellen gibt, wo von den Eigenschaften des Standortes „Geröll“ die eine oder andere fehlt. Die meisten alpinen Steinbreche stellen keine bestimmten Anforderungen an ihren (weiteren) Standort, sondern hängen nur von den Verhältnissen des (engeren) Wuchsortes ab.

Saxifraga aizoides L.

S. u. K. 1060.

Die Stengel sind pleiozyklisch-monokarp. Die Blätter sind meist ein-, zuweilen auch zweijährig. Der plötzliche Übergang zwischen verwelkten und grünen Blättern ist das einzige Mittel, um die Vegetationsperioden des Stengels zu unterscheiden. Nur unter schlechten Verhältnissen werden die ersten Blätter eines Jahres etwas kleiner, als die übrigen. Zuweilen (nach Engler¹⁾ nur an feuchten Standorten) entstehen in zahlreichen Blattachsen proleptische Triebe, anfänglich nur als Blattbüschelchen, später aber zu normalen Zweigen weiterwachsend. Diese Verzweigung ist an kein bestimmtes Niveau gebunden; ihre Produkte sind immer Laubtriebe ohne Niederblätter. Aber die unteren Blätter jeder Achse sind kleiner als die Blätter der Assimilationsregion.

Die jungen Stengel können bei ihrem weiteren Wachstum gerade aufsteigen, oder (wenn sie von dichtem Geäst überragt sind) vorher ein Stück weit liegend wachsen, bis sie etwa in einer Lichtung oder am Rande des Stockes Gelegenheit finden, sich aufzurichten. Bei großen Stöcken gelingt ihnen dies nicht immer im ersten Jahre. Je nach der Dichte und Mächtigkeit des Rasens, an dessen Grunde sie hinkriechen, sind diese Zweige mehr oder weniger stark vergeilt. Die Blätter sind zwar grün, aber klein (2—4 mm anstatt 8—11 mm), die Stengelglieder lang (bis 7 mm), und anfangs schwächer als an Lichttrieben. Unvermerkt gehen sie in gewöhnliche Laubblattstengel über und endigen zum Teil in Blüten.

In jeder Blattachsel sitzt eine sehr kleine (0,08 mm), kugelige Knospe, woran zwei halbkugelige Blättchen nur undeutlich ausgegliedert sind. Wenn sie sich nicht proleptisch entwickeln, verharren sie längere oder kürzere Zeit im Knospenzustand, oder gehen (an trockenen Orten) verloren. Wenn sie als Dauerknospen (Fig. 31 a) nach $\frac{1}{2}$ —5 Jahren ausschlagen, bilden sie zuerst einige fleischige Schuppen, die nach und nach in immer größere Laubblätter übergehen. Zwischen den eigentlichen Schuppen sind die Internodien immer kurz. Der Übergang zu den normalen Laubblättern kann aber je nach den Licht- und Wasserverhältnissen schnell stattfinden oder sich über eine größere Strecke ausdehnen (Vergeilung). Diese aus der Tiefe heraufsteigenden Sprosse dienen mehr der Bereicherung und dem Ersatz als der weiteren Ausbreitung des Stockes.

¹⁾ A. Engler, Monographie der Gattung *Saxifraga* L. Breslau 1872.

Wo die Pflanze nicht stark geschädigt wird, behält sie eine starke Pfahlwurzel mit reicher Verzweigung. Vom Wurzelhals strahlen zahlreiche niedergelegte Äste nach allen Seiten aus, verzweigen sich und richten zuletzt ihre Laubsträuße wieder aufwärts. Sie können aufrecht oder liegend, aus schlafenden Knospen oder proleptisch entstanden sein. Die älteren Teile bilden einen lockeren Unterbau für die Laubblattstengel; an ihnen entstehen zahlreiche Adventivwurzeln, welche den ganzen, vielfach verschlungenen Rasen nur lose an den Boden heften. Obschon diese Wurzeln schon an zweijährigen Zweigen entstehen können, treten sie in größerer Zahl doch erst viel später auf. Die vollkommenste Wuchsform von *Saxifraga aizoides* ist hoher Rasen, aber mit



Fig. 31. *Saxifraga aizoides*. Albula.

a = Stengelkomplex mit Dauerknospen und wenigen Adventivwurzeln. Quelliger Schieferschutt 2450 m (2 : 1). \times = Lebende Organe. \circ = Abgestorbene Organe. *b* = Gewöhnliche Achselknospe vom Exemplar *a* (6 : 1). *c* = Kümmerform mit Achsenstück statt der Hauptwurzel. Gips-Abwitterung 2300 m (3 : 2).!

später Bewurzelung der Laubtriebe. Zunächst entstehen kreisrunde oder in der Gefällsrichtung etwas gestreckte Schöpfe. Unregelmäßigkeiten des Bodens oder konkurrierende Pflanzen zerstören diese Regelmäßigkeit. In so üppiger Form wächst aber *S. aizoides* nur auf gut durchwässertem, tonigem Geröll (Quellfluren).

In kümmerlichen, aber doch zahlreichen Exemplaren bewohnt sie, ähnlich wie *Saxifraga oppositifolia*, die Abwitterungshalden aus Gips und aus Zellendolomit (Fig. 31 c). Die Pfahlwurzel wird dort zur ziemlich kurzen Aufhängewurzel und geht oft samt dem Wurzelkopf früh zugrunde. Adventivwurzeln verankern dann die Pflanze im Boden; zwischen diese und die assimilierenden Teile sind oft alte Stengelstücke wie „Rhizome“ eingeschaltet. Die wenigen grünen Zweige sind einander so stark genähert, daß ihre

Insertionen zusammen wieder ein kopfiges Gebilde ausmachen. Oft hängt dieser Kopf lose durch das „Rhizom“ an den Wurzeln; meist gehen aber von seinen eigenen Ästen wieder Wurzeln aus. Man kann jedoch hier nicht von vegetativer Vermehrung oder auch nur Ausbreitung sprechen; denn die Bewurzelungsfähigkeit der Stengel wird gerade vollständig in Anspruch genommen von der Aufgabe, das kärgliche Leben des Individuums zu erhalten, wenn seine älteren Teile durch Verlust des Bodens oder durch Schutt zerstört werden. An diesen Kampfstationen ist nicht nur die Zahl, sondern auch die Größe der einzelnen Pflanzenteile vermindert. Die Laubblattinternodien sind 0,2 anstatt 1—3 mm lang, die Blätter 4—8 statt 10—12 mm. Ganze Jahrestriebe werden 0,5—1 cm lang gegenüber 1,5—6 cm auf Quellfluren. Die Möglichkeit, so schlechte Böden zu besiedeln, verdankt *Saxifraga aizoides* wohl in erster Linie ihrer starken Bewurzelungsfähigkeit, wodurch sie überall Halt und Nahrung finden kann. Ob die Sukkulenz der Blätter dabei eine Rolle spielt, ist zweifelhaft, da die Art trotz dieser Sukkulenz nun einmal Hygrophyt ist.

Sieversia reptans (L.) Spreng.

S. u. K. 1197.

Sieversia reptans ist eine der wenigen Geröllpflanzen mit unbegrenztem Stengelwachstum. Die Blüten stehen in den Blattachseln des Stammes. Dieser trägt auf seinen kurzen Internodien (0,5 mm) nur Laubblätter, deren verschiedene Größe freilich die Folge der Jahreszeiten andeutet. Sie sind stets einjährig. Alle tragen in ihrer Achsel eine Knospe; bei den ersten Blättern des Frühlings (und dem letzten des Herbstes?) entstehen daraus sofort die bekannten Läufer, bei dem (oder den) folgenden die Blütenstengel. Alle späteren Blätter (etwa 6), welche einen dichten Strauß bilden, bergen an ihrem Grunde nur die winzigen Knospen, die neue Laubblattmonopodien erzeugen können, aber sich nur selten entwickeln.

Ein größerer Stock besteht also aus einer Anzahl echter Monopodien.

Die dicht beblätterten Stengel stehen gewöhnlich senkrecht (Caudex); nur im „Notfall“ umwachsen sie die Steine. Zwischen den Steinen, bei beschränktem Lichtgenuß, werden die Stengelglieder länger (8—9 mm), aber nicht schwächer; auch die Laubblätter, besonders deren Stiele, können sich stark dem Lichte entgegenstrecken. Das grobe Geröll, das fast allein von *Sieversia reptans* besiedelt wird, besitzt Wurzelräume meist nur in solcher Tiefe (ca. 10 cm), daß die jungen Pflanzen — ob sie nun durch Samen oder Ausläufer entstanden sind — gewöhnlich in der ersten Lebenszeit mit langen Gliedern sich dem vollen Lichte nähern müssen, bevor Blüten gebildet werden. Die Pflanze gedeiht aber auch am besten, wenn ihr Sproß-Ende sich nicht über die Ober-

fläche des Gerölls erhebt und erst die Blattstiele zwischen den Steinen hervorkommen. Sie ist also oft „Schuttstrecker“.

Die Basis der Blätter ist scheidenartig verbreitert, aber nie zu einer Scheide geschlossen (Fig. 32 g); an den Stengelspitzen sind nur ihre bewimperten Ränder übereinander geschlagen; immerhin bildet sie auch auf diese Weise einen festen Schutzzyylinder für die eingeschlossenen jüngeren Knospenteile. Ausnahmsweise ist ein Teil der Scheide nebenblattartig vom Stiel gelöst (Fig. 32 a). An den untersten Blättchen der Blütenstiele und Läufer tritt die nämliche Verbreiterung auf; aber sie verschmälert sich nicht nach oben, sondern läuft in zwei selbständige Anhängsel, Nebenblätter aus (Fig. 32 c). Bei den folgenden Blättchen der Langtriebe wird der scheidenförmige Grund immer



Fig. 32. *Sieversia reptans*. Grobes Schiefergeröll. Albula 2400—2600 m.
 a, b = Laubblätter (1 : 2). c = Erstes Blatt eines Läufers (1 : 1). d = Drittes Blatt eines Läufers (1 : 1). e = Ende eines Läufers (6 : 1). f = Überwinterte Pflanze, aus einem Läufer entstanden. x = Lebende. o = abgestorbene Organe (1 : 1). g = Spitze eines Laubtriebes; das letzte der entfaltenen Blätter nach vorn herabgelegt; seine winzige Achselknospe sichtbar (1 : 1).

kleiner und die Nebenblätter im Verhältnis zur Blattgröße wichtiger (Fig. 32 d). Die Langtriebe sind aber auch nie zu Knospen zusammengeschlossen, wie die Assimilationsmonopodien, und die Verbreiterung der Stielbasis hätte darum keinen Sinn. Mit den Langtrieben gehen ihre Blätter früh zugrunde. Die Blätter der Kurzstämme dagegen verlieren, nachdem der Winter sie getötet hat, nur die Fiedern; die Rhachis zerbricht langsamer und der breite Blattgrund bleibt überhaupt dauernd stehen. Er schützt die in seiner Achsel schlafende Knospe, besonders, wenn sie auszuschlagen beginnt. Aber die Gesamtheit der Blattbasen umgibt als Kissen die inneren lebenden Pflanzenteile und macht sie gerade an der Oberfläche der Gerölle, wo die Gefahr, durch Stein Schlag zerquetscht zu werden, am größten ist, fast unverletzlich.

Die Bildung der Läufer hängt nicht von äußeren Umständen ab, sondern wiederholt sich regelmäßig jedes Jahr an der be-

stimmten Stelle (siehe oben). Ihre Länge und Stärke richtet sich nach dem Gedeihen des Mutterstockes. Das zweite Internodium ist meistens am längsten (8—10 cm); die folgenden werden gegen die Spitze hin immer kürzer und schwächer. Gewöhnlich ist es beim zehnten bis elften Blatt, wo die Streckung der Internodien aufhört und der bisher wagerechte Stengel — nicht durch eine Biegung, sondern in scharfem, rechtem Winkel — sich plötzlich senkrecht stellt (Fig. 32 e). An der Außenseite dieses Winkels entstehen die Adventivwurzeln. Der Läufer, der anfänglich stark genug ist, um frei in die Luft hinauszuwachsen, wird in seinen jüngeren Teilen schlaffer und legt sich dem Boden an. Auf steilen Felsen schlägt er zwar nicht immer die Richtung des größten Gefälles ein; aber im Geröll wächst er in seiner letzten Periode eher durch die feuchten und schattigen Fugen zwischen den Steinen hin als — wie am Anfange — über diese. Sein Ende kommt so wenigstens an einen Ort zu liegen, wo wurzelbarer Grund am ehesten in der Nähe sich findet, obgleich die Länge des Ausläufers von äußeren Umständen nicht direkt beeinflußt wird. Seine Richtung dagegen scheint von den Raumverhältnissen des Mutterstockes abzuhängen; als junger Sproß wächst er dorthin, wo Blätter, Blattreste und Steine ihm den Weg frei lassen, und die einmal eingeschlagene Richtung behält er bei. Die Läufer von *Sieversia reptans* sind also nicht, wie diejenigen von *Trisetum distichophyllum*, von den Verhältnissen Zoll für Zoll direkt veranlaßte Abänderungen des normalen Stengels, und daher auch nicht unbedingt zweckmäßig wie jene. Sie wachsen oft in Verhältnisse hinein, in die sie nicht passen, und wo sie zugrunde gehen, wie es ja bei allen Organen vorkommt, welche regelmäßig auftreten. Von den jungen Pflanzen, welche ich im Geröll finden konnte, waren aber weit mehr durch Ausläufer gebildet worden, als aus Samen hervorgegangen. Die allgemeine Fähigkeit, Läufer von der beschriebenen Art zu erzeugen, erweist sich somit als vorteilhaft, obgleich der einzelne Läufer nicht als Reaktion auf äußere Verhältnisse auftritt.

Es wurde oben erwähnt, daß der Ausläufer aus einem einzigen Punkte (Knoten) zahlreiche Wurzeln entspringen läßt. Diese Wurzeln wachsen zu langen, starken, halbverholzten Haftorganen aus, woran spärlich die kleineren Saugwurzeln sitzen. Ist die Pflanze selbständig geworden, dann entspringen aus dem unteren Ende des senkrechten Stammes meist noch einige Adventivwurzeln, die zuerst als Saugwurzel dienen, dann aber rasch erstarken und sich verlängern. Durch das Ausschlagen schlafender Knospen vergrößert sich der Caudex mit den Jahren, aber weitere Adventivwurzeln entstehen nicht mehr.

Durch die Verwitterung der Laubblätter sammelt sich im „Wurzelstock“ einiger Rohhumus an; darin keimen wohl zuweilen Samen anderer Pflanzen; aber eine weitere Entwicklung derselben konnte ich nirgends feststellen. *Sieversia reptans* bietet wohl manchen Samen ein Keimbett, aber doch keinen günstigen Standort zu weiterem Wachstum; sie ist keine Pionierpflanze.

Dryas octopetala L.

S. u. K. 1199.

Die Zweige von *Dryas* entstehen gewöhnlich in den obersten Blattachsen des vergangenen Jahres. Das unterste Blatt (zuweilen auch das zweite) ist lanzettlich, ganzrandig und sehr schwach bewimpert. Als Niederblatt dürfte es der scheidenförmigen Basis der folgenden entsprechen; Stiel und Nebenblätter sind nicht wahrnehmbar; dagegen ist die Spreite angedeutet. Von den folgenden Blättern sind die untersten noch klein und welken rasch, aber sie sind gegliedert wie die normalen, in Scheide, Nebenblätter, Stiel und Spreite. Ein Zweig bildet in einem Sommer kaum sechs Laubblätter. Die breite Basis des zuletzt geöffneten Blattes umhüllt stets die noch nicht entwickelten jüngeren. Die Nebenblätter schließen sich darüber zusammen (Fig. 33 a). So überwintert die Pflanze auch; die Frühlingsblätter sind dann etwas kleiner als die des Sommers, aber Niederblätter gibt es nicht mehr. Die überwinterten Laubblätter sterben im Laufe des Sommers langsam ab; gleichzeitig wachsen aus den Achseln der oberen wieder neue Zweige hervor. Die anderen Achselknospen bleiben noch einige Jahre (4—7) erhalten (Fig. 33 c); durch die Borkenbildung scheinen sie eingeschlossen und zum Absterben gebracht zu werden.



Fig. 33. *Dryas octopetala*. Schiefer-Schwemmkegel. Albula 2350 m.

a = Zweig mit Bereicherungstrieben aus den Achseln letztjähriger Blätter. *x* = Lebende, *o* = abgestorbene Blätter (5 : 4). *b* = „Hochblätter“ am Grund des Blütenstengels (2 : 1). *c* = Dauerknospe (8 : 1).

Die Sprosse von *Dryas* werden durch die Blüten abgeschlossen. Am Grunde des Blütenstengels stehen zwei lanzettliche, braune Phyllome von der Gestalt der Niederblätter, aber stärker gewimpert. Obgleich sie 4—10 cm unter der Blüte stehen, muß man sie doch wohl als Hochblätter betrachten (Fig. 33 b). Unter diesen steht oft noch ein verkümmertes, schmales Blättchen, darunter die ganze Rosette wohlentwickelter Laubblätter. Das oberste normale Laubblatt besitzt keine wahrnehmbare Achselknospe; dagegen tragen die zwei bis drei darunter folgenden schon proleptisch entwickelte Zweiglein, welche den durch die Blüte abgeschlossenen Stamm fortsetzen.

An nicht besonders begünstigten Lokalitäten bleiben alle Internodien gleich kurz (0,3 mm). Die einzelnen Blattrosetten

sind aneinandergedrängt, wie in einem dichten Rasen. Daher werden manche Zweige gezwungen, den Rand des „Spaliers“ aufzusuchen durch ein kurzes Stücklein horizontalen Wachstums. Sobald als irgend möglich richten sie sich wieder auf, und überlassen es ihren Sprößlingen, nun wieder ihrerseits an den freien Rand hinauszukriechen. Wo die Pflanze üppiger gedeiht, wie etwa auf Schwemmkegeln, ist ihr „Rasen“ lockerer und die Internodien, besonders der wagrechten Stengelteile, werden länger (bis 7 mm). Läufer aber sind das nicht. Auch wenn an älteren Stengelteilen schlafende Knospen ausschlagen, entstehen keine anderen Triebe, als bei der gewöhnlichen Verzweigung aus den oberen Blattachsen der Jahrestriebe.

Obgleich ja das primäre Wurzelwerk recht stark wird und ausdauert, bilden alle Zweige Adventivwurzeln, von denen die Mehrzahl nur als wenig tiefgehende Ernährungsorgane auftreten. Die Wurzeln entstehen aber meist nur an solchen Ästen, deren schlafende Knospen abgestorben sind, also an mindestens drei- bis vierjährigen.

Die Wuchsform von *Dryas* möchte ich am ehesten als verholzten Rasen bezeichnen und den Ausdruck Spalier für ähnliche Formen ohne Adventivwurzeln zurückbehalten (z. B. für *Rhamnus pumila*).

Mit dem dichten, verholzten Geflecht ihrer Zweige ist *Dryas* zur Befestigung des Bodens so vorzüglich geeignet, als irgend möglich. Der Ingenieur kennt ja auch kein besseres Mittel zur Befestigung beweglichen Geländes als Flechtwerk. Freilich stellt er dieses senkrecht auf die Bewegungsrichtung, während die Rasen von *Dryas* fast parallel dazu liegen. Aber auch durch die Überdeckung allein verhindern sie schon, daß einzelne Geröllstücke entfernt werden; sie verhindern aber überhaupt jede Bewegung des Gerölls, weil einzelne Adventivwurzeln und Zweige jeden einzelnen Stein in seiner Lage festhalten. Ein Stock von *Dryas* bildet mit dem darin enthaltenen Schutt einen starren Komplex. Wenn das lose Geröll der Umgebung allmählich abrutscht, schält sich dieser Komplex aus der Schutthülle heraus wie ein Steinblock aus abrieselndem Sand. So entsteht ein Hügelchen, dessen Gehänge sich immer tiefer hinab entblößt und rasch von neuen Blattrosetten der *Dryas* überzogen wird. Nur auf der Oberseite des terrassenartigen Vorsprungs lagert sich immer neuer Schutt ab und in jener Richtung dehnt sich der Rasen nicht aus. Auch wenn *Dryas* auf Felsvorsprüngen oder an Weidehügelchen wächst, übergrünt sie stets die steilen Hänge und läßt die minder geneigten Flächen leer.

An Schutzmitteln gegen Verdunstung, Verletzung, Entwurzelung usw. fehlt es der Pflanze keineswegs. Dennoch geht sie am Albula nicht als Pionier auf die Geröllhalden; wo sie diese bewohnt (nur auf Kalk, Schiefer und Dolomit), grenzt das Geröll entweder an Rasen, oder es ist flach abgelagert und mit so viel Sand vermischt, daß überhaupt zahlreiche krautige Bewohner der Weide sich darauf ansiedeln konnten. Wahrscheinlich ent-

halten die Geröllhalden nicht genug oder nicht genügend feinen Boden für die Entwicklung der jungen Pflanze. O e t t l i beobachtet, daß *Dryas* Orte mit langer Schneebedeckung fliehe. Auf den Geröllhalden sammeln sich nun oft durch Lawinen große Schneemassen an, welche erst spät schmelzen. Aber diese sind es nicht, die *Dryas* vertreiben, denn sie lagern ja meist in noch größerer Mächtigkeit auf den flacheren Schwemmkegeln, wo *Dryas* nicht selten wirklich als Pionier mit den ersten Schuttbewohnern auftritt.

Als wichtigen Schuttbefestiger findet man die Pflanze an den Abwitterungshalden des Zellendolomites mit *Carex firma* und *Saxifraga caesia*. Sie keimt hier zwar im Sande zwischen losen Steinen, aber ihre Hauptwurzel erreicht meist den Fels. Hier wird nun die Pflanze wichtig durch Stützung der losen Steine und durch Bildung von Vegetationsterrassen, worin die zahlreichen mechanisch empfindlicheren Arten dieser Standorte (siehe S. 24) sich ansiedeln können. Ein Teil der Fälle, wo *Dryas* als Schuttbewohner angeführt wird, dürfte sich wohl auf derartige Abwitterungshalden beziehen, wo ja das Festhalten der Verwitterungsprodukte wirklich eine auffallende Erscheinung ist.

Oxytropis montana (L.) DC.

S. u. K. 1336.

Auf beweglichem Geröll wächst *Oxytropis montana* selten. Sie wird sogar als Weidepflanze betrachtet (S c h r ö t e r 1908, S. 372). Am Albula wächst sie am unteren Teil der großen Lawinenzüge gemeinsam mit anderen Arten des geschlossenen Rasens auf ruhendem groben Kalkschutt. Viel häufiger lebt sie auf Tonschiefer, wo ihre Wurzeln durch das Verwitterungskleid hindurch das Anstehende erreichen. Freilich ist ja dieses „Gestein“ tief hinein weich und bröckelig, also nicht mehr „festgewachsen“. Aber es gibt doch immer eine deutliche Grenze zwischen aufgelagerten Erd- oder Schuttmassen und der Unterlage in ihrer ursprünglichen Lagerung. Und eben in diese unbewegte Unterlage hinein dringen die Wurzeln dieser *Oxytropis*. Mag der Verwitterungsmantel aus einer dünnen Erdschicht mit geschlossener Vegetation bestehen oder aus 1—2 dm tiefem, grobem Schutt, stets ist *Oxytropis montana* reichlich vorhanden.

Die Samen keimen an freien, erdigen Stellen, so daß kein langes Hypokotyl das Würzelchen in besseren Boden zu senken oder die Keimblätter ans Licht empor zu heben braucht. In geringer Tiefe entstehen somit die knöllchentragenden, einfachen oder verzweigten Seitenwurzeln. Oft teilt sich die Hauptwurzel nur 4—5 cm unter den Keimblättern in zwei Äste, wovon meist der schwächere und kürzere senkrecht absteigt, während der stärkere in rechtem Winkel dazu, parallel mit der Oberfläche, wächst. Beide lösen sich bald in starke Zweige auf. In anderen Fällen können noch mehrere Seitenwurzeln an der Stelle, wo die Wurzel sich gabelt, entspringen und sich so kräftig entwickeln, daß von

einer in zahlreiche Äste sich auflösenden Hauptwurzel gesprochen werden muß. Einzelne dieser Äste können sich wieder ähnlich teilen. So erhält die Wurzel von *Oxytropis montana* oft jenen knorrigten Bau, welcher an die Baumkronen unserer Eichen erinnert.

In größerer Tiefe (5—15 cm) nehmen die Wurzeln zweiter oder dritter Ordnung die Form schlanker, biegsamer Pfahlwurzeln an; sie tragen viele einfache oder verzweigte Pilzwurzeln von kürzerer Lebensdauer (Ernährungswurzeln) und ausdauernde, langgestreckte Befestigungswurzeln. Während die Ernährungsorgane beim Wachstum wie überall von der Oberfläche in die Tiefe dringen, sind in mechanischer Beziehung zwei Stockwerke zu unterscheiden: oben ein starres, verholztes, sperriges Astwerk, darunter lange, elastische Wurzeln zweiter und dritter Ordnung von der Gestalt von Pfahlwurzeln. Dieser Dimorphismus entspricht vielleicht der Folge von Schuttdecke und Anstehendem. Der starre Teil scheint der Grundachse von *Oxyria digyna*, von *Asplenium viride* oder *Myosotis pyrenaica* analog zu sein, während die langgestreckten Wurzeln von *Oxytropis* den Haftwurzeln von *Luzula spadicea*, den dicken, langen Adventivwurzeln von *Oxyria* oder von *Campanula cochleariifolia* entsprechen. Aber bei *Oxytropis* entsteht das starre System sogleich im Boden und ist ein Wurzelorgan, während es bei den angeführten Erdstämmen ein Stengelorgan ist, das oft erst nachträglich verschüttet wird. Es dient oder ist wenigstens vorzüglich dazu geeignet, den Schuttboden festzuhalten.

Die Stengel wachsen monopodial; ihre Glieder sind kurz (2—5 mm), und werden nur in dichter Zusammendrängung oder bei Verschüttung 20 mm lang. Jedes Jahr erzeugt deren ca. fünf; in einigen Blattachsen entstehen im gleichen Jahre die Blütenstände, in den anderen Knospen, welche im Schutze der fast unverwitterbaren Nebenblätter lange unverändert erhalten bleiben können.

An alten und jungen Stengelteilen schlagen sie häufig aus, so daß ein dichter, halbkugeliger Strauß von lebenden, an der Spitze beblätterten Ästen entsteht. Wie bei echten Polsterpflanzen bilden alle Sproß-Enden eine einheitlich gewölbte Fläche, welche durch äußere Eingriffe nur wenig verändert werden kann. Dieses „Polster“ liegt immer an der Erde oder ist darin eingebettet („Krone“). Es kann nicht losgespült werden und wird durch Verschüttung eher getötet, als zu einer Änderung seiner Wuchsart veranlaßt. Bei ihrer geringen Höhe (5—8 cm) ist *Oxytropis montana* nicht ein Schuttstauer, wohl aber ein zuverlässiger Befestiger desselben auf Abwitterungshalden (S. 43).

Viola calcarata L.

S. u. K. 1523.

Die Stengel von *Viola calcarata* bilden an der Oberfläche des Gerölls kleine Blattbüschel, deren Internodien 2—12 mm lang werden, je nach der Beschattung usw., also nicht Rosetten.

Die Blätter sind breit inseriert und von grünen, fast gestielten Nebenblättern begleitet. In allen Achseln sitzen Knospen. Eine davon entwickelt sich im Jahre ihrer Entstehung zum unbeblättern Blütenstiel (nur zwei Vorblattschuppen stehen auf halber Höhe). Die anderen bleiben als Reserve erhalten und werden nach dem Tode der Blätter von den dreizipfeligen ausdauernden Blattbasen teilweise eingeschlossen (Fig. 34 a). Der Laubblattstengel wächst unbegrenzt und wird dann und wann durch das Ausschlagen einer Reserveknospe bereichert. Die Triebe beginnen erst im zweiten Jahre zu blühen und scheinen selten mehr als fünf Jahre alt zu werden. Dann sterben sie samt den Bereicherungstrieben und -Knospen ab. Verfolgt man einen Zweig nach unten, so zeigt er sich als das Ende eines Wandertriebes.

Alle die grünen Blattbüschelchen, die oft meterweit aus allen Lücken des grauen Gesteins hervorschauen, sind aus solchen weißen, zarten Fäden entstanden.

Diese zeigen alle Eigenschaften vergeilter Stengel; sie werden bis 40 cm lang, einzelne Internodien bis 3 cm. Die wachsende Spitze ist meist vom breiten Grund des jüngsten Blattes umhüllt. Die von beiden Seiten gegen den Mittelnerv eingerollte Spreite bildet oft seine gerade Verlängerung; bisweilen aber ist sie nach innen umgebogen oder sogar hakenförmig vorn übergelegt, so daß diejenige Stelle der Blattunterseite, wo der Stiel in die Spreite übergeht, zum weitest vorgeschobenen Punkt des wachsenden Sprosses wird. Eine besondere Winterform scheint für diese Endknospe nicht vorzukommen; überhaupt läßt hier die morphologische Betrachtung keinen Schluß auf das winterliche Wachstum ziehen. Der Stengel selbst ist turgeszent, aber ohne starkes Gewebe und zerbricht daher bei Biegung und Quetschung leicht. Dennoch erhält er sich oft sehr lange und verholzt dann mit den Jahren bei langsamem Dickenwachstum. Schon im ersten Jahre sind die Gefäßbündel zu einem Zylinder verschmolzen, welcher eine dünne Marksäule umgibt. Die mächtige primäre Rinde (Fig. 35 e; diese Verhältnisse sind gleich bei *Viola cenisia* und *calcarata*) enthält kein Hartgewebe; daher zerbricht der Stengel leicht durch Biegung oder Quetschung. Er behält diese Struktur viele Jahre lang, während deren ein wenig mächtiger Holzkörper entsteht (Fig. 34 e). Ein Ring aus einer einzigen Zellreihe wird durch seine radiale Teilungstätigkeit immer deutlicher; aber nirgends fand ich ein Korkperiderm. In der Laubblattregion sind die inneren Tangentialwände der Epidermis etwas verdickt und geben dem Organ einigen Halt. Im Blütenstiel von *Viola calcarata*, dessen Markzellen schon einen großen Hohlraum umgeben, stehen die Gefäßbündel zwar einzeln, werden aber durch eine doppelte Reihe stark verdickter Zellen zu einem festen Hohlzylinder verbunden. Auch die äußeren Zellwände der Epidermis sind hier verstärkt.

Die Blätter der Wandertriebe (Fig. 34 b) sind um so kleiner und hinfälliger, je mehr sie von der Oberfläche entfernt sind. In den noch beleuchteten Fugen werden die Stiele der Laubblätter

gestreckter und breiter, die Spreiten verkleinert, die Nebenblätter verschwinden. In größerer Tiefe entwickelt sich kein Chlorophyll mehr, die Spreiten sind nur noch wenige Millimeter groß und Hartgewebe fehlen fast ganz. An den untersten Phyllomen läßt sich die Spreite überhaupt nicht mehr vom Unterblatt getrennt erkennen. Die Niederblätter zerfallen gewöhnlich schnell und es bleiben nur am Grunde 1—3 schuppenförmige Reste erhalten, die zum Knospenschutz dienen, wie bei den Laubblättern.

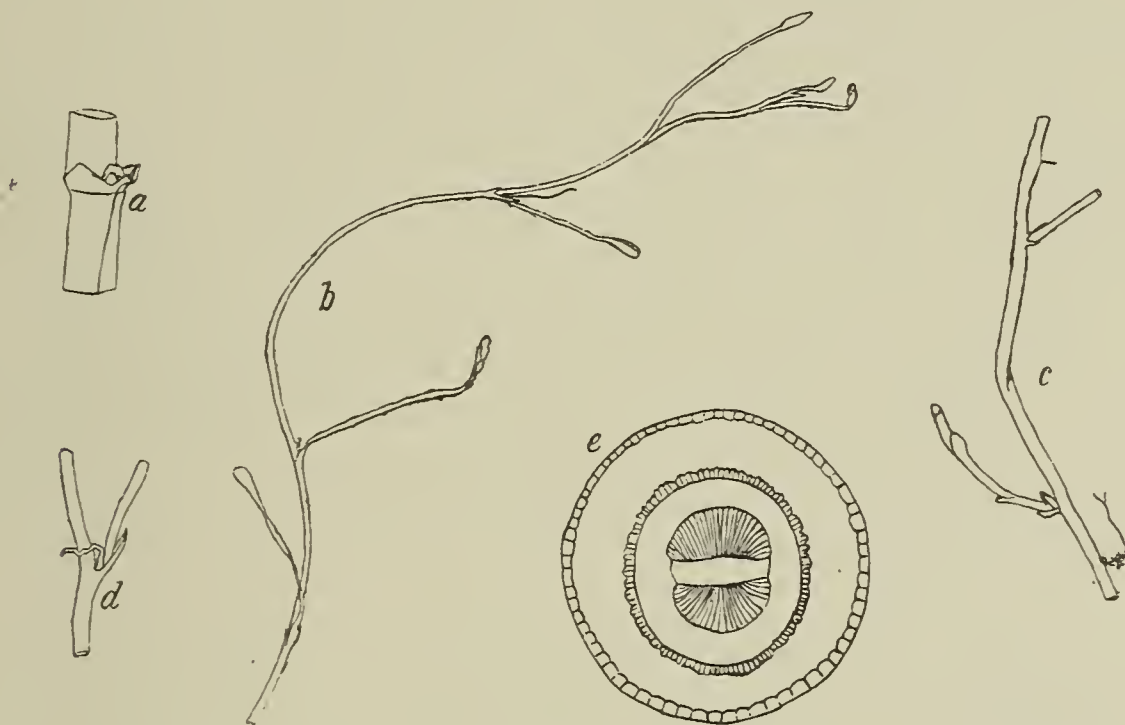


Fig. 34. *Viola calcarata*. Kalk- und Schiefergeröll. Albula 2300—2600 m.
 a = Dreizipfelige Blattbasis als Knospenschutz (5 : 1). b = Wandertrieb (1 : 1). c = Wandertrieb mit austreibender Knospe (2 : 1). d = Wandertrieb mit proleptischem Zweig und Adventivwurzel (2 : 1). e = Querschnitt durch einen alten Wandertrieb. Epidermis noch erhalten. Deutliche Endodermis (25 : 1).

Gleichzeitig mit jedem Blatt entsteht in dessen Achsel auch schon eine Knospe, die sofort oder auch erst nach Jahren ausläßt. Auf alle Fälle geht wieder ein „Ausläufer“ daraus hervor. Bei Prolepsis streckt sich schon das erste Glied des jungen Zweiges; bei späterer Entwicklung bleibt es kurz (Fig. 34 c) und das erste Blatt nimmt dann die Stellung eines Vorblattes an. Es vervollständigt jenen Teil der Knospenumhüllung, zu welchem der ausdauernde Rest des Tragblattes nicht mehr genügt. Gleichzeitig mit der Anlegung der Knospe oder doch unmittelbar darnach kann zwischen ihr und der Hauptachse ein Adventivwürzelchen hervorwachsen (Fig. 34 d). Oft bleiben aber die Sprosse viele Jahre unbewurzelt und zuweilen brechen Würzelchen mitten aus den Internodien heraus. Gewöhnlich treten sie aber an allen Blattinsertionen auf; sie werden meist 4—8 cm lang und ihre Gestalt ist der allgemeine Adventivwurzeltypus der Mesophyten. Vereinzelt entwickeln sich aber auch rasch weiter, in die Länge und Dicke nach dem Hauptwurzeltypus. Diese stehen gewöhnlich an solchen Punkten des Stammes, welchen gleichzeitig ein starker Zweig entspringt.

Die hier beschriebenen Wandertriebe entspringen selbst wieder an älteren, aber morphologisch gleichwertigen Organen. Die Sproßfolge ist daher:

1. N L L L L . . .
 2. aus L: B
- und 2. „ N: N L L . . .

Das vielfach verzweigte, biegsame und dünne Geflecht der Wanderer bleibt immer in festem Zusammenhang und bildet den regelmäßigen Ausgangspunkt der vegetativen Vermehrung, sowohl zur Bereicherung als zur Ausbreitung des Stockes. Die tieferen Teile dieser Grundachsen (15—20 cm tief) werden am ältesten; die oberflächlichen Teile und damit auch die belaubten Stengelteile samt den Übergangsgliedern sind allen Schädigungen mehr ausgesetzt und unterliegen ihnen gewöhnlich nach wenigen Jahren. Aber es wäre denkbar, daß aus ihren Knospen auch in diesen wenigen Jahren zahlreiche Zweige, oben Laubtriebe, tiefer unten „Wanderer“ hervorgingen, da ja die Knospen nun einmal da sind. Tatsächlich scheint aber ein Antrieb hierfür zu fehlen, sei es nun, daß sie irgend welche Eigenschaft der tieferen Schichten nicht entbehren können, sei es, daß eine erbliche Disposition dazu vorliegt, in erster Linie die Knospen der u n t e r e n Stengelteile zu entwickeln.

Die so überaus reiche Erzeugung von „Wanderern“ und die lange Lebensdauer derselben, ferner das starke vegetative Leben unterhalb der beweglichen Oberflächenschicht, und die Kürze ihrer Vegetationsperiode befähigen die Pflanze, so grobes und steil angehäuftes Geröll zu besiedeln, daß sie nur noch von e i n e r Art bis an die Grenzen ihrer Vegetationsmöglichkeit begleitet wird, von *Trisetum distichophyllum*. Diese Vorherrschaft erlangt sie auf kalkigen Tonschiefern, besonders dort, wo die Lawinen lange liegen bleiben. Weniger auffällig wegen der Anwesenheit höherer Gewächse, aber nicht weniger ausgebildet, bewohnt sie auch alle anderen Geröllhalden, Schuttfelder und zum Teil auch Weiden des Sedimentzuges am Albula. Nur dem Granit weicht sie aus.

Ob *Viola calcarata* nun ursprünglich der Weide oder dem Schutte angehöre, läßt sich aus ihrer Gestalt nicht erkennen. Sie ist geeignet zur Besiedelung des Gerölls; das zeigt nicht nur der Erfolg, sondern auch die Betrachtung des eng verschlungenen, reich bewurzelten und vegetativ äußerst produktiven Netzes von Wandertrieben. Aber alle diese Eigenschaften kommen ihr auch im geschlossenen Rasen zugute, und wenn ausgebreitete Triebe unter den Geröllpflanzen häufiger sein mögen, als unter denen geschlossener Bestände, so kann dies in einem Einzelfalle eine Folge sowohl von Auslese wie von Züchtung sein. Vielleicht geht aber diese Frage nach dem Heimatsstandort von *Viola calcarata* überhaupt neben dem Ziel vorbei; denn es ist ja möglich, daß gerade dieser Standortsunterschied bei der Entstehung der Art gar nicht in Frage kam.

Viola cenisia L.

S. u. K. 1522.

Im Aufbau stimmt *Viola cenisia* mit *V. calcarata* überein. Eine tiefliegende, einst als Geiltrieb entstandene, verzweigte Grundachse sendet aus schlafenden Knospen Wandertriebe mit zurückgekrümmter Spitze (Fig. 35 a) an die Oberfläche. Die Internodien sind viel länger (bis 8 cm), ihre Zahl dagegen geringer, als bei *V. calcarata*. Die Ausläufer letzter Ordnung, also die an der Spitze assimilierenden, bewurzeln sich selten; auch an den älteren Wanderern ist die Zahl der Adventivwurzeln geringer als bei *V. calcarata*; dafür sind alle als Hauptwurzeln oder gegen den Daticatypus hin entwickelt. Die Verzweigung ist weniger ausschließlich auf die unteren, älteren Stengelteile beschränkt: auch aus Laubblattachsen können Ersatz- und Bereicherungsprossen hervorgehen (Fig. 35 b, c), die zu unterst einige schuppenförmige Niederblätter tragen, und dann, mit langen Internodien beginnend, rasch zur Bildung von Laubblättern übergehen. Rein kurzgliedrige Bereicherungen des Blattbüschels scheinen ganz zu fehlen.

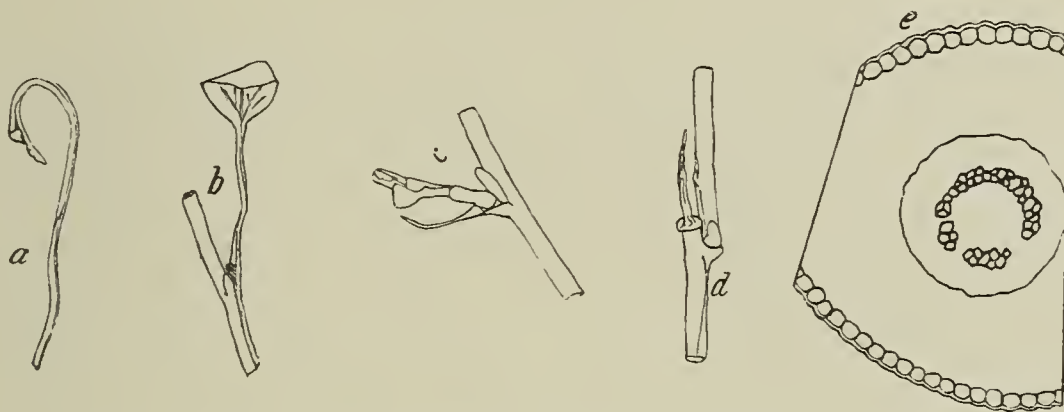


Fig. 35. *Viola cenisia*. Kalkgeröll. Spannegg-See (Kt. Glarus) 1500 m.

a = Spitze eines Wandertriebes (2 : 1). *b* = Nebenblatt zum Schutz der Achselknospe (2 : 1). *c* = Ausschlagende Dauerknospe; ein Nebenblatt noch erhalten (2 : 1). *d* = Erneuerung eines verunglückten Zweiges (2 : 1). *e* = Querschnitt durch einen jungen Wandertrieb; die Endodermis noch undeutlich (50 : 1).

Neben dem bei *Viola calcarata* herrschenden Verzweigungstypus kommt hier also noch vor:

1. $N_1 N_2 L_1 L_2 L_2 \dots$
2. aus $L_1: N_{(1, 2)} L_{(1, 2)} L \dots$

Die Laubblätter L_2 sind steif und etwas sukkulent. Anscheinend überwintern sie grün. Auch die Blütenknospen in ihren Achseln sind im Herbst schon vorhanden (Oktober). Die entfernter stehenden Blätter in den schwächer beleuchteten Fugen (L_1) sterben früh ab; dagegen dauert zuweilen ein schon ergrüntes Blättchen der sonst etiolierten Region (N_2) mehr als ein Jahr aus, während höher inserierte und echte Laubblätter schon verwelkt sind. Die untersten Phyllome (N_1) eines Stengels sind fleischige, rötliche Schuppen, die mehrere Jahre frisch bleiben. Oft sind sie frühzeitig als „Knospenschuppen“ entwickelt; sie können fast auf gleicher Höhe stehen bleiben oder beim Ausschlagen auseinanderrücken.

Die Nebenblätter sind in der verkürzten Laubblattregion ziemlich groß und grün; an den unteren, weiter voneinander entfernten Laubblättern bleiben sie kürzer und lehnen sich gleichzeitig an den Sproß und den Blattstiel an. So wird die Achselknospe von den Seiten her geschützt. Diese kleinen Nebenblätter (Fig. 35 b) sind stets dunkelviolett, auch wenn sie fast oder ganz im Dunkeln entstehen. Freilich sind sie an den Niederblättern nur selten ausgebildet.

Die Wandertriebe durchziehen das Geröll mit viel größeren Zwischenräumen als beim gespornten Veilchen. Absorptions- und Assimilationsorgane sind horizontal und zum Teil vertikal weiter auseinander gerückt. Die Produktion organischer Masse ist beschränkt; die Art erscheint deutlicher xerophytisch als *Viola calcarata*.

Viola cenisia wurde nicht am Albula, sondern am Spannegg-See untersucht.

Primula viscosa All.

S. u. K. 1678.

Primula viscosa ist keine häufige Geröllpflanze, aber sie wächst in einer eigenen Form, welche nicht übergangen werden soll. Am Fuße der großen Granithalden, wo die Schuttrutschung weniger intensiv ist, lebt sie neben *Oxyria* und *Luzula spadicea*. Die Blattrosetten werden bis zur Blüte mehrere Jahre alt. Der Blütenstand beendet ihr Wachstum, das ohne Richtungsänderung von einer jungen Achselknospe erneuert wird. Die Blätter sind grundständig und an 2—5 mm langen Internodien so breit inseriert, daß sie den Stengel oft mehr als halb umfassen. Der Durchmesser der jungen Stengel kann aber zwischen 2—5 mm schwanken. Die scheidenartige Blattbasis verschmälert sich langsam in den Stiel, der immerhin oft noch 3 mm breit ist und, allmählich ergrünend, sich wieder zur Spreite verbreitert. Der häutige Blattgrund bleibt 2—3 Jahre lang erhalten; dann beginnt er zu zerfallen, verschwindet aber selten ganz. Die darunter geborgene Knospe entwickelt sich gewöhnlich erst nach Jahren; nur die normalen Erneuerungsknospen sind es, die von Anfang an dicke Äste mit kurzen Internodien bilden, wohl weil sie sich am Lichte entwickeln. Die schlafenden Knospen dagegen sind, wenn sie nach Jahren ausschlagen, schon in Geröll gehüllt und entwickeln etwas längere und dünnere Internodien und Blattbasen. Eine stärkere Differenzierung der vegetativen Sproßformen kommt nicht vor.

Die Adventivwurzeln entstehen erst an 5—8 jährigen Stengelteilen, d. h., da der jährliche Zuwachs etwa 2 cm beträgt: ein 10—15 cm langes Stammstück verbindet die untersten Blätter mit den nächsten Wurzeln. Dies setzt natürlich eine lange Lebensdauer der einzelnen Sympodialglieder voraus. Bei 25 cm langen Rosettenstämmen müßte sie zwölf Jahre betragen.

Außer *Primula viscosa* ist mir keine Pflanze bekannt mit so später normaler Bewurzelung. Durch sie erhält der obere Teil des Rosettenstammes dieselbe Funktion, wie sonst ein durch Streckung der Internodien Absorptions- und Assimilationsraum verbindender Sproßteil. (Streckregion von *Achillea*, S. 160, Schopftriebe, S. 42).

Androsace alpina (L.) Lam.

S. u. K. 1693.

Die Zweig-Enden von *Androsace alpina* sind im Herbst dicht rosettig beblättert. Die äußeren Blätter sind 6—8 mm lang, die inneren so viel kürzer, daß sie trotz ihrer höheren Insertion die äußeren nicht überragen. Im Schutze dieser Blätter liegt die Endknospe. Aber auch alle Blattachsen tragen Knospen. Die unteren davon sind alle gleichmäßig klein; sie bleiben später, wenn ihr Tragblatt verwelkt und verwittert ist, im Schutze des Blattgrundes als schlafende Knospen stehen, schlagen aber nie in großer Zahl aus. Die oberen sind gewöhnlich größer und selbst wieder von zweierlei Art. Eine oder zwei sind dazu bestimmt, im nächsten Jahre neue Laubtriebe zu bilden; aus den letzten, obersten, werden dann die (1—8) Blütenstengel hervorgehen. So vereinigt die überwinternde Rosette die Anlagen zur Fortsetzung des unbegrenzten Laubsprosses, zu den Blüten und zu Bereicherungstrieben. Im folgenden Sommer wächst die relative Hauptachse meist mit einigen (5—8) gestreckten (bis 5 mm) Internodien über die Höhe der Blüten hinaus, bevor sie eine neue Überwinterungsrosette bildet; nur an besonders exponierten Stellen bleiben auch die Sommerinternodien kurz, und die Blattrosette für den nächsten Winter wird dann von den Blüten überragt. Im Laufe eines Jahres erzeugt somit die Laubblattachse folgende Glieder:

- | | | |
|--|-----|-----|
| 1. gestreckte Internodien mit verkümmerten Blütenknospen | ca. | 5 |
| 2. kurze Internodien mit Reserveknospen | „ | 10 |
| 3. „ „ „ Bereicherungsknospen | „ | 1—2 |
| 4. „ „ „ Blütenknospen | „ | 1—8 |

Die Sommerblätter der gestreckten Region sterben gewöhnlich im Herbst ab. Die Rosettenblätter dagegen (Herbstblätter) bleiben ein volles Jahr hindurch grün. Nach ihrem Tode verwittern die Blätter meist rasch; ein schmal schuppenförmiges Stück bleibt oft über der Achselknospe erhalten. Später verholzen aber die Stengel (ohne starkes Dickenwachstum) und Blattreste sowie Reserveknospen verschwinden.

Die Bildung der Stengel hängt einigermaßen von der nächsten Umgebung ab; im Schatten von Steinen oder älteren Zweigen entwickeln sie bis 8 mm lange Internodien und kaum 2 mm lange Blätter. Oft sind sie farblos und schwach, daher niederliegend (vergeilte Stengel), oft auch stärker, aufrecht und grüne Blätter

tragend. Gewöhnlich erreichen aber auch diese Triebe nur wenige Zentimeter Länge. Nur wenn — wegen häufiger Zerstörung der Triebspitzen — zahlreiche Reserveknospen ausschlagen, können durch Zusammensetzung bis 15 cm lange gewundene Zweige entstehen. In diesem Falle kann man die Pflanze als Schopfpflanze betrachten.

Die Hauptwurzel ist immer ausdauernd; sie kann sich als typische Pfahlwurzel entwickeln oder schon früh in mehrere Äste aufgelöst werden. Sie ist etwas fleischig, biegsam, wird aber kaum 1 mm dick. Sie geht nicht tief, wird daher im Grus leicht ausgewaschen und trägt dann als Hängewurzel das ganze Stengelsystem, wobei die entblößten Teile sich dunkel-gelbrot färben. Von den Seitenwurzeln sind die meisten kurzlebige, reichverzweigte Ernährungswurzeln; wenige wachsen als Befestigungswurzeln weiter, bilden aber an ihrer Spitze immer zahlreiche feinverzweigte Saugwurzeln. An den untersten, ältesten Stengelteilen entstehen hin und wieder adventive Ernährungswürzelchen in großer Zahl (siehe unten).

Während nun der Bauplan der Pflanze sehr einfach ist, kann ihr Aussehen doch stark wechseln. Am häufigsten ist ein kleiner, sehr regelmäßig runder Schopf, mit vielen, von einem „Kopf“ ausstrahlenden Zweigen. Bald ist er ziemlich locker, bald polsterartig gedrängt. Diese letztere Form ist es, die, besonders auf tonreichem Boden, sich mit adventiven Nährwurzeln ausrüstet. Wenn ein Schopf sich stark vergrößert, so wird er unregelmäßig. Die Äste werden in die Gefällsrichtung gelenkt; aber die langgestreckten Hängestengel schlagen nie Wurzel. Nicht nur aus älteren radialen Schöpfen, sondern auch aus jungen Pflanzen können indessen ausgebreitete Formen hervorgehen.

Beide Formen von *Androsace alpina* kommen im Granitgeröll häufig vor, sowohl an rieselnden Grushalden, als an geschützten Stufen über Blöcken, oder in den Nischen unterhalb derselben. Die Schopfform ist ja zur Besiedelung von Geröllhalden besonders geeignet; aber *Androsace alpina* kann keine langen Jahrestriebe erzeugen, und ihre schlafenden Knospen schlagen nicht leicht aus, so daß sie von Brockenböden ausgeschlossen ist. Auch die Wurzel, die mehr schwache Saugorgane als Befestigungswurzeln bildet, paßt besser in Grus und Sandböden als zwischen Brockenschutt. Massenhaft tritt die Pflanze auf den flachen Schuttmassen höherer Lagen (2700—3000 m) auf, welche wegen der sehr kurzen Aperienszeit keine Feinerde bilden und keine geschlossene Vegetation tragen können. Dort, wo das Schmelzwasser nie mangelt bis zum erneuten Einschneien, bildet sie die größten Polsterschöpfe, begleitet von wenigen Saxifragen (*S. androsacea*, *S. Seguieri*, *S. aspera*, var. *bryoides*) und einigen Moosen. Die Hauptwurzel ist hier fleischiger als auf Geröll. Gewöhnlich kommen viele Adventivwurzeln hinzu, von welchen einige „Hauptwurzelform“ erlangen. Dennoch behält der Hauptwurzelkopf seine Bedeutung als Ausgangspunkt aller Äste bei. Dieser Standort ist mit den „Schneetälchen“ verwandt. Die Ein-

senkungen solcher Gebiete sind auch wirkliche Schneetälchen. In den Erhöhungen tritt aber der nackte Schutt zutage oder er wird von den Polsterschöpfen bedeckt. Solche Standorte gibt es freilich am Albula nicht; die Granitstöcke sind viel zu steil dafür, und in der Sedimentkette, die mehrere flache Schuttälchen enthält, verschluckt der Kalkschutt alles Schmelzwasser. Dagegen wächst der Alpen-Mannsschild am Piz Blaisun bei 2800 m auf abwitterndem Tonschiefer, welcher am 22. August 1907 mittags in 3 cm Tiefe noch gefroren war. Die feinen Zweige der Hauptwurzel können hier wohl nur selten für die Ernährung wirksam werden. Viele kurze Adventivwürzelchen haben diesen Dienst übernommen.

Als echte Polsterpflanze mit aufrechten starren Ästen und langsam verwitterndem Laub wächst die Pflanze zwischen großen Blöcken amphibolitischen Gesteins bei 3200 m am Piz Kesch; hier gibt es keine Adventivwurzeln.

Androsace Chamaejasme Host.

S. u. K. 1698.

Androsace Chamaejasme ist eine häufige Weidepflanze; die Art ihrer Bestockung erklärt es aber, daß sie auch auf ruhenden oder wenigstens lokal gefestigten Schuttböden eine wichtigere Rolle spielt, als es auf den ersten Blick erscheinen mag. Ihre Blätter sind immer zu 12—20 in Rosetten vereinigt. Nur wenn irgendwo ein junger Zweig entspringt, stehen an seinem Grunde wenige derbe Schuppen ohne entwickelte Spreite, also Niederblätter. Auf diese folgt immer ein langes (15—40 mm), gelbrotes, steifes Stengelglied, das an seiner Spitze die erste Laubblattrosette trägt. Etwa die Hälfte dieser Laubblätter tragen in ihrer Achsel eine Knospe, welche trotz ihrer sehr geringen Größe zwischen den dicht gedrängten Blättern nicht Platz hat und daher in die Basis ihres Tragblattes eingesenkt ist. Um dies aber zu ermöglichen, muß der Blattner nach der Unterseite ausweichen und dort einen höckerigen Vorsprung bilden. Die untersten Blätter einer Rosette tragen keine Knospen; ihnen fehlt auch die rückwärtige Ausbiegung des Hauptnervs. In den Achseln der jüngsten Blätter sind die Knospen schon grün und 0,5—3 mm lang, die obersten am größten. Von hier aus kann sich der Zweig nun auf drei Arten weiter entwickeln.

1. Er überwintert als Rosette; dabei sterben viele Blätter ab. Im nächsten Frühling wächst die Rosette zunächst als solche weiter; später verhält sie sich nach 2 oder 3.

2. Nachdem eine — meist nicht sehr reichblättrige — Rosette gebildet ist, kann ihre Achse wieder als ein langes, starkes gelbes Stengelglied weiterwachsen, worauf eine neue Rosette folgt. Zwischen vielen kleinen Internodien von 0,1 mm Länge entsteht also ein einzelnes von 15—40 mm. Es wächst in der Richtung der Rosettenachse weiter, also meist aufwärts, wird aber früher oder später durch das Gewicht der zweiten Rosette zu Boden

gezogen, wenn die umgebende Vegetation oder die Oberfläche des Bodens sich unterdessen nicht in entsprechendem Maße gehoben haben.

3. Im dritten Falle wird das gestreckte Internodium, 4—8 cm lang, aufrecht und grün und endigt mit einer letzten Rosette etwas kleinerer Blätter, in deren Achseln je eine kurzgestielte Blüte entsteht; oder mit anderen Worten: das verlängerte Internodium ist der Stiel des doldenförmigen Blütenstandes.

In den Fällen 2 und 3, d. h. immer wenn ein gestrecktes Internodium entsteht (gleichviel, ob vegetativer oder reproduktiver Art), entwickeln sich gleichzeitig die Knospen in den ein bis vier zunächst darunterliegenden Blattachseln. Dabei werden keine Niederblätter gebildet, sondern die jungen Zweige beginnen mit dem bekannten gelben Internodium, an dessen Spitze die ersten Blätter rosettig zusammengedrängt sind. Diese ersten Laubblätter (auch manche der späteren) werden nicht größer als die Tragblätter der Blüten, woraus denn eine auffallende Ähnlichkeit der jungen Blütenstände mit diesen proleptisch erzeugten „gestielten Rosetten“ folgt. Indessen sind die Blütenstände bei *Androsace Chamaejasme* immer endständig. *A. obtusifolia* dagegen, deren sämtliche Laubblätter an gleichmäßig sehr kurzen Internodien stehen, erzeugt an Stelle von gestielten Rosetten seitliche Blütenstände, während die Laubblattachse unbegrenzt ist.

Die Blätter verwitern nach ihrem Tode in ein bis zwei Jahren; ihre Grundteile bleiben aber stehen. Die Knospen bleiben meist unverändert lebensfähig; doch können sie auch unter Bildung von einigen Niederblättern bis auf 2 mm heranwachsen. Trotzdem — vielleicht auch gerade weil — sie so zahlreich sind, schlagen nie viele von ihnen zu gleicher Zeit aus. Nur im Laufe vieler Jahre kann eine Rosette zum Zentrum einer reichen, strahlenförmigen Verzweigung werden.

Wenn die Äste verschüttet oder stark überwachsen sind, schlagen sie aus den Blattinsertionen Wurzel. Die langen, oft 0,5 mm starken Adventivwurzeln sind äußerst zerbrechlich. Sie behalten die Krümmungen, in denen sie wachsen, bei. Ihre Seitenwurzeln sind unregelmäßig verteilt; sie werden entweder in größerer Zahl gebildet oder bleiben länger erhalten, wo sie ein günstiges Medium finden. Meist sind sie scharf von ihrem Stamme abgesetzt, oft in längere (20 mm) gekräuselte Zweige aufgelöst; doch gibt es auch stärkere Seitenwurzeln, die sich allmählich verjüngen (Befestigungs-Seitenwurzeln). Diejenigen Stengelstücke, welche sich bewurzelt haben, lassen meist keine Knospen mehr ausschlagen. Wenn von einem Punkte viele Zweige ausgehen, entstehen dort auch zahlreiche Wurzeln. Gewöhnlich sind aber beide Bildungen an dem oft im Zickzack gebogenen Grundachsensystem unregelmäßig zerstreut.

Die Fähigkeit, nach allen Seiten zu wachsen und überall zu wurzeln, wäre für die Besiedelung aller Schuttböden ein großer Vorteil. Die Pflanze wird aber auf einzelne Standorte beschränkt, weil sie keine langen Triebe besitzt, die auf Assimilation ver-

zichten können. Wohl bildet sie lange Internodien, aber jedem langen muß ein Dutzend kurzer mit grünen Blättern folgen. Die Stengel können also fast nur am Lichte wachsen und überhaupt nur sehr langsam; eine Verschüttung der ganzen Pflanze wäre ihr Tod. Ferner sind die Zweige brüchig und daher auch bei allmählicher Verschüttung nicht geeignet, entfernte Absorptions- und Assimilationsregionen miteinander zu verbinden, wie etwa bei *Dryas*. Die Pflanze braucht daher Feinerde, wenn auch nur in geringer Menge, in der Nähe der Oberfläche, damit jeder Teil des ausgebreiteten Stockes zur Wurzelbildung gereizt werde.

Als Standorte für *Androsace Chamaejasme* bleiben also nur noch die Schwemmböden übrig, wo die Lücken der groben Gesteinsbrocken meist mit feineren ausgefüllt sind, und geschützte Stellen der Geröllhalden, über oder unter Blöcken oder Erdmassen, die durch stärkere Pflanzen zusammengehalten werden. Die Einwirkung des unscheinbaren Pflänzchens auf die Geröllhalden ist zwar nicht bedeutend; aber die stabileren Geröllhalden, besonders die aus tonreichem Kalkstein bestehenden, bieten ihm doch manchen Zufluchtsort.

Myosotis pyrenaica Pourret, var. **alpestris** (Schmidt).

S. u. K. 1794.

Das Vergißmeinnicht ist weit davon entfernt, schuttstet zu sein; ist es ja doch ein bekannter Schmuck sowohl der Weiden als der Mähwiesen, besonders auf kalkarmem Boden. Im Granitgeröll, sowie auf Silikatfels allgemein geht es aber bis an die Möglichkeitsgrenze der Phanerogamenvegetation. Als Geröllpflanze begleitet es *Oxyria digyna* und *Androsace alpina*. Die Blütenstände begrenzen die Triebe, die meist im Herbst des Vorjahres entstanden sind; oft blüht aber auch ein Zweig erst nach zwei oder mehr Jahren. Die Blätter sterben im Winter ab. Wenn der Zweig blüht, schimmert aber aus all den braunen Resten abgestorbener Blätter wieder junges Grün hervor; die Erneuerungs- und Bereicherungstriebe, die vor dem nächsten Winter noch einige Blättchen bilden wollen. Der Sproß wird also sympodial aus meist einjährigen Gliedern aufgebaut und ist reich verzweigt. Seine einzelnen verholzenden Teile bleiben lange im Zusammenhang, so daß ein Geäst von 4—10 cm Länge entstehen kann. Auch ältere, von Sand und Humus bedeckte Knospen schlagen nicht selten aus. Die jungen Triebe strecken sich aber dann nicht mit langen Internodien ans Licht empor, sondern sie verlängern ihre Blattstiele bis zu 8 cm, und jeder von diesen sucht sich seinen eigenen Weg durchs Geröll, um die Spreite ins Freie hinaufzutragen.

Adventivwurzeln bilden am untersten, ältesten Teil des Stengelwerks ein dichtes Büschel. Die meisten sind nach dem Silphium-, wenige nach dem Hauptwurzeltypus gebaut. Vereinzelte, meist silphiumartige Wurzeln stehen aber oft am ganzen Stengel zerstreut bis herauf zu den erst zwei Jahre alten Gliedern.

Die Pflanze gleicht daher einem reich verzweigten und bewurzelten Caudex. Nur sind ihre Achsen nicht ganz zu Rosettenstämmen verkürzt und wachsen nicht genau an der Oberfläche der Erde, sondern meist darüber. Der Caudex neigt also zur Horstform.

Wenn *Myosotis pyrenaica* auf Fels wächst, dann geht ein einziger Stamm aus dem Boden hervor, der sich sofort sehr stark verzweigt; aber diese Zweige streben nicht auf, sondern sie gehen radial auseinander, ein halbkugeliges Polster bildend. Auch hier sind die Sympodien ziemlich regelmäßig. Aber die abgestorbenen Enden der einzelnen Glieder sind von 5—6 Jahren her samt allen Blättern noch erhalten. Die welken Blätter sind braun, an der Spitze oft etwas gebleicht wie diejenigen von *Saxifraga muscoides*. Aus den Achseln dieser Blätter wachsen aber feine Saugwurzeln heraus, die den Rohhumus der eigenen Pflanze ausbeuten. Auch Moose suchen zuweilen diesen kleinen Garten auf.

Linaria alpina (L.) Miller.

S. u. K. 1917.

Die Sandmassen, welche zuweilen einzelne Lücken zwischen grobem Geröll ausfüllen, sind das Keimbeet von *Linaria alpina*. Die Wurzel gleicht zunächst derjenigen einjähriger Pflanzen (Zentraltypus), d. h. sie bleibt kurz und bildet zahlreiche feine Zweige. Das Hypokotyl dagegen streckt sich rasch und rekelt sich an den kantigen Steinen empor, ähnlich wie beim jungen *Thlaspi* (vgl. S. 104); so kann es 3—8 cm lang werden. Die Keimblätter sind grün, ca. 4 mm lang, rhombisch, aber unterhalb der Mitte am breitesten. Selten folgt noch ein Paar gleich gebauter Primärblätter; in der Regel trägt schon der zweite Knoten vier gewöhnliche Laubblätter, welche schmaler als die Primärblätter und oberhalb der Mitte am breitesten sind. Am Ende des Sprosses sitzen die jungen Quirle mit noch unentwickelten Internodien dicht übereinander; aber nie sind die Blätter knospenartig zusammengezogen.

Während nun die ersten Blattquirle auswachsen, treten am Hypokotyl zweierlei Adventivbildungen auf. Ganz an seinem Grunde, selten 10—15 mm über dem Wurzelhals, entstehen 1—3 Adventivwurzeln, welche rasch die Länge und Stärke der Hauptwurzel erlangen und dann in gleichem Schritt mit ihr weiterwachsen. Ihre Seitenwurzeln sind meist scharf abgesetzt und mäßig verzweigt. Wurzelknospen, welche bei *Linaria vulgaris* nicht selten sind und bei *L. repens* regelmäßig auftreten¹⁾, kommen bei *L. alpina* nicht vor. Aus dem nicht bewurzelten Teile des Hypokotyls brechen, teils gleichzeitig, teils nacheinander, mehrere (bis 5) Seitensprosse als dünne Stengelchen hervor (Fig. 36). Ihr erstes Stengelglied wächst rasch und kann mehrere Zentimeter lang werden; auch die Blättchen, welche von Anfang an grün

¹⁾ Vgl. M. D u b a r d , Sur le polymorphisme des tiges chez une même espèce. Compt. rend. 131. S. 913.

waren, vergrößern sich derart, daß der neue Zweig bald der Hauptachse gleicht. Diese „Stockausschläge“ sind deshalb wichtig, weil normale Verzweigung so tief unten gar nicht möglich wäre; denn der unterste Knoten kann mehr als 5 cm von der obersten Adventivwurzel entfernt sein. Wenn dieses Verbindungsstück aber beschädigt wird (was oft geschieht), so können nur seine endogenen Zweige das junge Pflänzchen am Leben erhalten. Sie erzeugen aber auch schon Assimilationsorgane zu einer Zeit, wo der Hauptsproß aus Blattachsen noch keine Bereicherungstriebe hervorbringen könnte. Eine ähnliche Zweigbildung am Grunde des Hypokotyls kommt auch bei *Linaria arvensis* und *L. Pelisseriana* vor.

Später, sobald einige Blattquirle ausgebildet sind, entstehen auch zahlreiche normale Zweige, welche sich von den endogenen nicht wesentlich unterscheiden. Alle tragen nur grüne Blätter in vierzähligen Quirlen. Die Stengel sind schlaff und legen sich oft auf den Grund der Fugen nieder, bevor sie erstarken und sich aufrichten. An der freien Luft sind die Internodien 2,5—7 mm, die Blätter 5—15 mm lang. Am Grunde der Spalten erreichen die Blätter oft nur 2 mm, sind aber dennoch grün; die Internodien dagegen werden bis 40 mm lang. Adventivwurzeln entstehen keine mehr.

Der Wechsel der Jahreszeiten veranlaßt keine Periodizität in der Gestalt. Da am gleichen Stock im August frische Blüten und absterbende Zweige mit reifen Früchten vorkommen, scheint sich sogar die Samenreife auf zwei Jahre verteilen zu können.

Das Wachstum der Laubtriebe wird durch die Blütenstände abgeschlossen. Nach der Fruchtreife sterben die Stengel oft bis tief hinunter ab. Da auch durch Verletzung viele Zweig-Enden vernichtet werden, erweisen sich alle längeren Äste als mehrfach zusammengesetzt. Jeder Quirl enthält vier Zweiganlagen, welche sich aber selten zu gleicher Zeit entwickeln; oft schlagen sie in

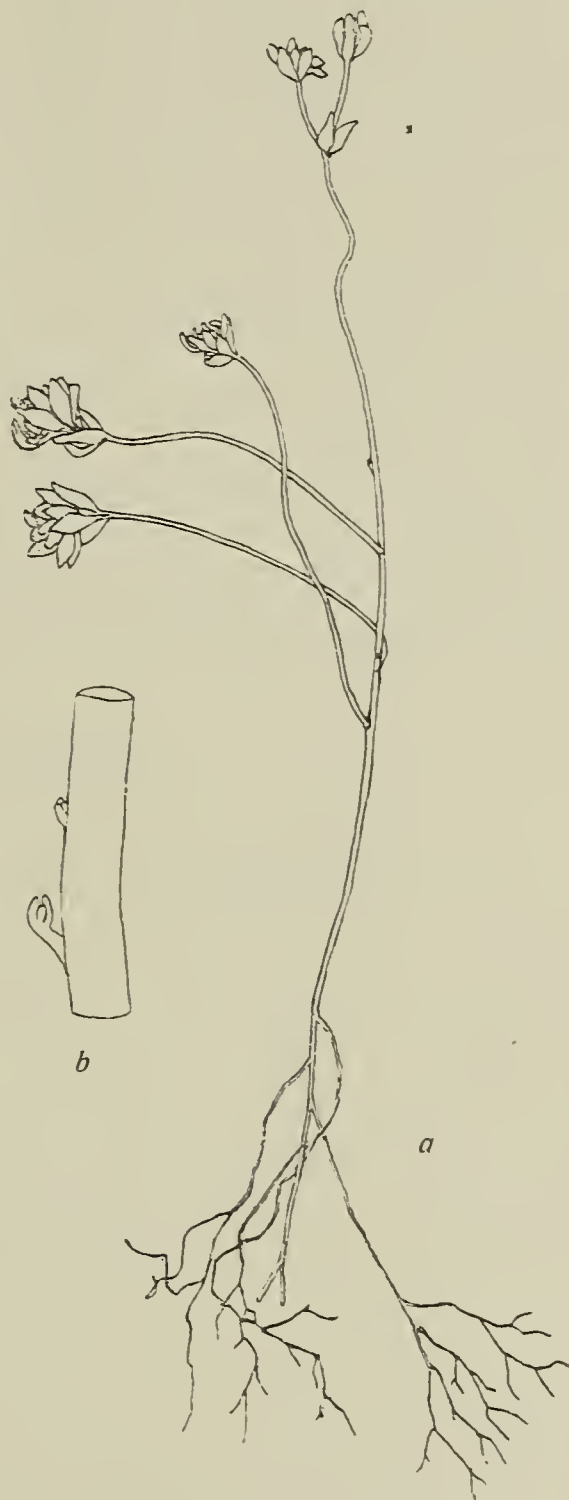


Fig. 36. *Linaria alpina*. Grobes Schiefergeröll. Albula 2600 m.

a = Keimpflanze mit endogenen Zweigen und drei Adventivwurzeln. Kotyledonen bei \times (1 : 1). *b* = Endogene Verzweigung (15 : 1).

verschiedenen Jahren aus; andererseits können aber doch auch alle vier proleptisch ausgebildet werden. Trotzdem erscheinen die Äste nicht reich verzweigt; wegen der leichten Verletzbarkeit erfahren sie wohl viele Verluste. Die einmal angelegten Achselknospen haben kein anderes Schutzmittel als die kleine, aber stark gewölbte Blattbasis. Da sich auch tiefliegende Zweige nicht bewurzeln, hängt alles vom Wurzelkopfe ab oder vom Hypokotyl, welches allein einige Adventivwurzeln tragen kann. An ihm entspringen beständig neue Äste, und so wird es zum Zentrum eines radialen Schopfes vieler (bis über 60) Zweige, welche bis 20 cm Länge erreichen. Auf dem Verwitterungssand von Gips verlegt die Pflanze bei zunehmender Verschüttung die Regenerationszone für Stengel und Wurzeln (Wurzelkopf) immer wieder nach außen; sie erhält dadurch ein l a n g e s , bewurzelttes Zentralorgan, dessen Zweige aber, wie immer, bloße Schopftriebe sind.

In erster Linie ist *Linaria alpina* eine passive Bewohnerin groben Kalktonschuttetes. Mit ihren büscheligen Wurzeln kann sie sich aber auch auf sandigem Boden ohne Blöcke festhalten, also in Rinnsalen und auf Granitgrus. Auf ziemlich stark bewachsenen Böden besiedelt sie noch die kahlen Stellen, etwa den oft verschütteten Hintergrund treppenartiger Stufen.

Veronica aphylla L.

S. u. K. 1937.

Von den alpinen Veroniken scheint einzig *Veronica bellidoides* L. allen Rohböden auszuweichen. Die anderen wachsen auch im Geröll, und zwar die stärker verholzende *V. fruticans* zwischen ziemlich großen Kalk- und Schieferstücken, die zarteren *V. alpina* L. und *V. aphylla* L. nur auf feinem Sand.

V. aphylla L. unterscheidet sich von den anderen alpinen Arten durch das unbegrenzte Wachstum ihrer Blattrosetten. Die Länge der Internodien beträgt an diesen „Rosetten“ 1—1,5 mm. Der jährliche Zuwachs kann sich dabei auf drei Blattpaare beschränken. Die Blätter können aber ein bis zweimal überwintern, bevor sie absterben, so daß oft gleichzeitig zwei (bis drei) Blattgenerationen assimilieren. In einer Blattachsel (selten in mehreren) entstehen die unbeblätterten Blütenschäfte, die nach der Fruchtreife zwar absterben, aber noch zwei Jahre später aufrecht stehen können. Andere Zweige werden an der „Rosette“ nicht gebildet; unbedeutende Knospenanlagen sind aber in allen Blattachsen verborgen. Die Laubblattachsen wachsen nicht aufrecht, wie die Blütenstengel, sondern schief bis fast liegend. Sie können durch Bedeckung zur Bildung etwas längerer Internodien mit kleineren Blättern veranlaßt werden. Stärkerer Abänderung ist die einmal gestauchte Achse nicht mehr fähig; ihre Spitze stirbt ab, wenn sich die äußeren Verhältnisse zu schroff ändern.

Aus den alten Knospen, welche im sicheren Schutz der alten Blattbasen ruhten, gehen Bereicherungs- und Ersatztriebe hervor,

die mit langen Internodien (nicht selten 12 mm) und ganz kleinen Laubblättern einige Zentimeter weit dem Boden entlang oder halb versteckt wachsen, um zuletzt in Rosetten überzugehen. Diese Stengelchen sind sehr dünn (0,2 mm), aber von Anfang an holzig. Sie können sich später bis auf nahezu 1 mm verdicken.

Adventivwurzeln entstehen an diesen Wandertrieben so spät, daß sie immer mehrere Zentimeter von den unteren Laubblättern entfernt sind. Ihre Seitenwurzeln tragen meist nur einfache, aber lange Zweige. (Mesophytenantypus, nach Länge und Feinheit zur Xerophilie neigend.) Feine, kurze Zweiglein scheinen die Wurzelhaare zu ersetzen. Die Wurzeln entstehen meist paarweise interpetiolär an den Knoten; nicht selten tritt aber noch eine dritte wenige Millimeter tiefer aus dem Internodium heraus. Die Pflanze breitet sich mit ihren Kriechtrieben ziemlich unregelmäßig aus; ihre einzelnen Teile können sich selbständig ernähren; aber der mechanische Zusammenhang wird erst sehr spät unterbrochen.

Als Geröllbewohnerin fand ich *Veronica aphylla* auf stark durchfeuchtetem Kalkschutt und auf Granitgrus, hier meist zwischen größeren Steinen, in Vertiefungen, wo die Pflanzenstoffe sehr langsam vermodern. Die langen Triebe durchwandern von dem so entstehenden Gemisch von Grus und Humus nur die obersten Teile; aber es scheint immerhin richtig, sie als „unterirdisch“ zu bezeichnen (Wandertriebe). Nur sind sie starr und viel kürzer als z. B. bei *Viola*. Und ihrer geringen Größe entsprechend beherrscht *Veronica* nur kleine Gebiete feinen Materials, wie die schmiegsame *Viola calcarata* die groben Kalkgeröllhalden.

Veronica alpina L.

S. u. K. 1950

ist eine typische Stengelbasisperenne. Da die Zweige mit dem Blütenstand endigen und nachher mehr oder weniger weit hinunter absterben, entsteht ein unregelmäßig sympodiales Grundachsen-system; von seinen vielen schlafenden Knospen gehen die tiefer verschütteten zugrunde; nur die wenig über oder unter der Erdoberfläche gelegenen schlagen aus, diese freilich oft in großer Zahl. Dabei entstehen stets aufrechte oder allmählich aufsteigende Äste, deren unterste Blätter sich nur zu Schuppen entwickeln und nicht assimilieren. Die späteren Blätter werden größer und grün; die Stärke und Länge der Internodien und die Wuchsrichtung des Stengels ändern sich aber dabei nicht wesentlich; der ganze Stengel erscheint darum als einheitliches Gebilde und nicht aus Nieder- und Laubblattregion zusammengesetzt.

Die Adventivwurzeln brechen gewöhnlich aus den Knoten zweijähriger Stengelteile hervor; da auch die Knospen oft um diese Zeit ausschlagen, grenzen häufig bewurzelte Stengel unmittelbar an belaubte. Die Mehrzahl der Wurzeln sind lang, 0,3 mm stark, zylindrisch und tragen erst gegen ihre Spitze feine, oft wiederholt verzweigte Seitenwurzeln. Sie gehören somit zu den Haftwurzeln vom Silphiumtypus. In geringerer Zahl kommen

auch Saugwurzeln vor, die sich dem allgemeinen Adventivwurzeltypus der Mesophyten nähern. Das Wurzelsystem ist also deutlich dimorph; doch scheint in der Anordnung der beiden Wurzelarten keine Regel zu gelten. Auch Zwischenformen kommen vor. Da die Wurzeln ziemlich langlebig sind, kann ihre Zahl diejenige der lebenden Stengel bedeutend übertreffen. Wenn eine Stelle des Stengels durch besonders reichliche Sproßbildung ein kleines Köpfchen bildet, so nehmen auch zahlreiche Wurzeln hier ihren Ursprung.

Den Winter scheint *Veronica alpina* nur mit den Seitenknospen ihrer unteren Stengelteile zu überleben. Die kleineren Blätter des Stengelgrundes vermodern langsamer als die normalen Laubblätter und bilden daher auch einen etwas dauerhafteren Knospenschutz. In Granitsand, d. h. dem luftreichsten Boden der Pflanze, können verlängerte Dauerknospen entstehen; in der Regel schlagen die Knospen aber schon nach einmaliger Überwinterung aus.

V. alpina bewohnt in erster Linie aufgerissene Bodenstellen des Rasens; mit ihrem stark wurzelnden Erdachsensystem erträgt sie Ausschwemmung und Zerreißen des Bodens leicht. Das dichte Büschel ihrer Wurzeln, von denen jede sich fest einwachsen soll, verlangt eine gewisse Feinkörnigkeit und Gleichförmigkeit des Bodens, wie sie weder auf Geröll, noch auf Abwitterungshalden häufig sind. Einzig die tiefen Massen des schon erwähnten Granitsandes, die sich zwischen Blöcken oder in Rinnsalen sammeln, vermag sie hier zu besiedeln. Rein mechanisch würde der Verwitterungssand von Gips einen ähnlichen Boden bilden; ihm scheint aber *V. alpina* zu fehlen.

Sie ist also als Bewohnerin der festen und besonders der bewegten Erdböden charakterisiert, geht aber auch auf Grus über.

***Veronica fruticans* Jacq.**

S. u. K. 1952.

Der Aufbau von *Veronica fruticans* gleicht jenem von *V. alpina*. Aber die Stengel sind bekanntlich stärker verholzt und dauern darum bis ans Lebensende des Stockes aus. Die Stöcke erreichen daher eine bedeutendere Größe und stärkere mechanische Widerstandskraft, so daß sie echtes Schiefer- und Kalkgeröll besiedeln können. Dem Granit weicht die Art aus. Die Laub- und Blüentriebe sind regelmäßig zweijährig; sie streben stark aufwärts und geben nie Veranlassung zu rasenförmiger Ausbreitung. Das System holziger Stengelbasen erhebt sich oft höher über den wurzelbaren Boden als bei den anderen Veroniken; bisweilen trägt aber doch auch ein altes Stengelstück zu gleicher Zeit Wurzeln und Blütenzweige.

***Galium asperum* Schreber.**

S. u. K. 2091.

Die Laubblattstengel werden, meist in ihrem zweiten Lebensjahr, von den Blütenständen begrenzt und sterben nach der Frucht- reife ab. Aus Achselknospen entwickeln sich aber unterdessen

Erneuerungstriebe, sowohl am Grunde der blühenden, als auch an älteren Stengeln. Im letzteren Falle sind die schlafenden Knospen nur selten von Resten ihres Tragblattes bedeckt. Oft sitzen die Knospen ziemlich frei in dem Winkel, den die ringförmigen Blattpolster mit den dünneren nächsten Internodien bilden. Sie sind zunächst unförmliche Knötchen, aus denen sich erst beim Ausschlagen ein oder mehrere vierzählige Scheinquirle kleiner, ziemlich breiter Blättchen absondern. Zuweilen schon mit dem zweiten, selten erst mit dem fünften Knoten beginnen die mehrzähligen „Quirle“ mit schmäleren Blattflächen. Man kann aber nach diesen Verschiedenheiten nicht zwei Stengelregionen voneinander trennen; denn die Blätter sind alle grün. Auch ihre Größe wird nicht durch die Organisation der Pflanze, sondern direkt durch die Umgebung bedingt.

Solange der Sproß im Geröll wächst, oft sich wagrecht hindurchwindend, werden die Blätter nur 1—5 mm lang, die Internodien 1—25 mm, aber sehr dünn. Die Spitze dieses gestreckten Triebes ist, wie bei *Linaria alpina*, ein Kölbchen, bestehend aus einem entwickelten und den darin sitzenden jüngeren Scheinquirlen. Die ganze „Endknospe“ mag etwas geschlossener sein als bei *Linaria*. Wenn sie vernichtet wird, wächst aus einer Blattachsel ein Ersatzzweig hervor. Mehrfach zusammengesetzt, können solche Sprosse 30 cm lang werden. Die älteren Teile verholzen und ihre Dicke kann zuletzt $\frac{1}{2}$ mm betragen.

In freier Luft können die Wandersprosse allmählich oder rasch in die aufrechten Assimilationstriebe übergehen. Die untersten Internodien der Assimilationszone sind meist verkürzt (5—8 mm); die Länge der oberen übertrifft dagegen diejenige der unterirdischen, indem sie 30 mm erreichen kann. Auch die Blätter werden im oberen Teil des aufrechten Stengels am längsten (bis 15 mm). Sehr oft treten die Sprosse aber erst gegen das Ende des Sommers aus der Schuttmasse hervor und können deshalb keinen langgliedrigen Stengel mehr bilden. Vielleicht ist es eine direkte Folge der Wärmeabnahme, daß dann, an der Oberfläche liegend oder schwach aufgerichtet, ganz kurze, aber dicke Internodien mit breiten Blättern entstehen. Solche „Überwinterungstriebe“ gibt es auch dann, wenn Knospen in freier Luft erst im Spätsommer ausschlagen. Im Laufe des Winters sterben zwar die Blättchen nach und nach ab; der Sproß aber wächst im nächsten Jahre weiter, nun als aufrechter Assimilations- und Blütenstengel. Wenn er dann auch später, nach der Fruchtreife, zum größten Teil abstirbt, so bleibt doch gewöhnlich seine Basis, die schon einen Winter überstanden hat, verschont und bildet mit ihren schlafenden Knospen einen Herd früherer oder späterer Erneuerung.

Die Hauptwurzel ist ausdauernd, mehr holzig als biegsam, bald eine typische Pfahlwurzel, öfter schon früh in einige starke Äste aufgelöst. Nirgends wurde sie dicker als 1,5 mm gefunden. Mit ihren Hauptästen wird sie aber über 1,5 m lang. Da sie jedoch allen kleinen und großen Steinen sich fest anschmiegt, als wollte sie dieselben mit ihren Schlingen festhalten, so ist die Strecke,

welche sie wirklich durchwächst, kaum halb so groß als ihr Weg. Nebenwurzeln können auf 20—30 cm lange Strecken fehlen; nach unten werden sie etwas reichlicher, und in den letzten 10 bis 40 cm bilden sie mit ihren vielen feinen Verzweigungen einen ordentlichen Absorptionsapparat.

Auch die wenigen aber starken Seitenwurzeln, die hoch oben entspringen, tragen fast nur an ihrem unteren Ende ein feinverzweigtes Saugwurzelbüschelchen. Mit anderen Worten: die meisten Seitenwurzeln sterben früh ab; wenige werden lang und stark und dienen mit ihrer Spitze zur Absorption, mit den alten Teilen zur Befestigung und Saftleitung, in geringem Maße vielleicht auch zur Speicherung.

An den Stengeln können Adventivwurzeln vom Typus jener der Wiesengräser auftreten. Die meisten davon funktionieren nur als kurzlebige Saugorgane, manche entwickeln sich aber auch weiter nach der Art adventiver Hauptwurzeln. Sie sind ganz unregelmäßig an den langen Wanderstengeln verteilt, oft in Büscheln beisammen; oft fehlen sie ganz. Wahrscheinlich werden sie durch günstigen Boden (feuchte Erdmassen) direkt hervorgerufen. Wo sie auftreten, nehmen die Schopftriebe den Charakter von Wandertrieben an. Wo sich Schopftriebe endgültig ans Licht aufrichten, findet oft eine reichere Verzweigung statt und es entstehen sekundäre Schöpfe, deren Lichtsprosse durch reiche Wurzelbildung zu Rasentrieben werden können. Oft aber bewurzeln sich nur die Wandertriebe, von denen aus bloße Schopftriebe ans Licht heraufwachsen. In beiden Fällen kann der „Ableger“ durch Verletzung vom alten Stock getrennt werden; durch Absterben allein gehen die Verbindungsstücke nicht zugrunde.

Die starke Entwicklung der Hauptwurzel und die weite Ausbreitung des Stengelschopfes ermöglichen der Pflanze das Bewohnen ganz groben Schuttes. Die Fähigkeit der Wurzel, sich rasch in ein Büschel starker Fibern aufzulösen, kommt ihr auf feinerem Boden, besonders auf beweglichem, zugute. Die Bewurzelung der Stengel dient wohl in erster Linie der Ernährung. Sodann macht sie die einzelnen Zweige unabhängig von der Hauptwurzel und läßt sie deren vollständigen Verlust ertragen. In geringem Maße nur kann sie dazu beitragen, die Schuttbewegungen zu vermindern, denn die dünnen Zweige reißen leicht. Daher wird *Galium asperum* am üppigsten auf den Halden groben Kalkschuttes, dessen Lücken zuweilen von Feinerde ausgefüllt sind, und wo keine starken Bewegungen mehr vorkommen: das sind vorzüglich Lawinenhalden, sodann auch Schwemmschutt. Ihre starke Anpassungsfähigkeit erschließt ihr aber fast alle mesophytischen Standorte der alpinen Zone.

Campanula cochleariifolia Lam.

S. u. K. 2169.

Im einfachsten Falle besteht *Campanula cochleariifolia* aus einer starken, einfachen oder geteilten Pfahlwurzel und einem

fast rosettig verkürzten Sproß. Der letztere wächst jährlich 2 bis 3 mm und erzeugt dabei etwa 6—10 Blätter in $\frac{2}{5}$ Stellung. Diese Blätter sind alle mit breiter Basis inseriert, welche fast den halben Stengel umfaßt; allmählich verschmälern sie sich in einen breiten Stiel, der die eiförmige Spreite trägt (Fig. 37 b). Die ersten Frühlingsblättchen werden im ganzen kaum 5 mm lang, die des Sommers meist etwa 2 cm. Die ersten gliedern in ihrer Achsel keine Knospe aus und verwelken auch sehr bald; die größeren haben eine 0,1 bis 0,5 mm große Achselknospe. Eine der obersten wird im nächsten



Fig. 37. *Campanula cochleariifolia*. Kalk- und Schiefergeröll.
Albula 2300—2600 m.

a = Alter Rosettenstamm mit Adventivwurzeln; Blätter verwittert (2 : 1). *b* = Laubblatt (*L*) mit Achselknospe (2 : 1). *c* = Wandertrieb, bei *x* aus einer Seitenknospe fortgesetzt (2 : 1). *d* = Spitze eines Wandertriebes (4 : 1). *e* = Achsenstück mit drei Dauerknospen (7 : 1). *f* = Dauerknospe (10 : 1). *g* = Ausschlagende Dauerknospe. Fast alle Knospenschuppen schon abgestorben (3 : 1). *h* = Junger Wandertrieb (70 : 1). *i* = Alter Wandertrieb (70 : 1).
X = Holz. *P* = Periderm.

Jahre, wenn ihr Tragblatt am Vermodern ist, sich zum Blütenstand entwickeln und nach der Fruchtreife bis zum Grunde absterben. Die große Mehrzahl der Knospen bleibt als Reserve für den Fall, daß die wachsende Spitze der Rosettenachse zerstört würde. Diese Knospen können sich freilich ähnlich verhalten wie die Dauerknospen (siehe unten S. 153). Ihr bestes Schutzmittel gegen mechanische Zerstörung bilden die fast unverwitterbaren, erhärtenden Basen der Blätter, in deren Achseln sie stehen (Fig. 37a).

Die Blätter der einjährigen Blüten sprosse sind bekanntlich reduziert, mit schmalerer Basis, verkürztem Stiel und stark verschmälerter Spreite; sie tragen keine Achselknospen. Wenn man diese Blätter, obgleich sie ja noch laubig sind, als Hochblätter (H) bezeichnet, so ist der einfache Aufbau dieser Pflanze

1. L L L
2. H B.

In der Mehrzahl der untersuchten Fälle ist nun aber das, was wie eine Pfahlwurzel aussieht, überhaupt keine Wurzel, sondern ein Caudex. Er dient wirklich ganz als Hauptwurzel, geht ziemlich gerade tief in den Boden und verjüngt sich ganz gleichmäßig nach unten; oder besser: er wird nach oben immer dicker, denn als Sproß ist er ja von unten nach oben gewachsen und durch Ungleichmäßigkeit der sekundären Verdickung oben stärker geworden als in den tieferen und älteren Teilen. Das Organ wird verdickt: auf 9 cm Länge von 0,9 auf 1,5 mm, in einem extremen Falle auf 8 cm Länge von 1 auf 2 mm. Der Erdstamm (Caudex), welcher ursprünglich gewiß nur Leitungsorgan war, hat eine Form angenommen, die für die Funktionen der Befestigung und der Speicherung von Nahrungsreserven charakteristisch ist. Daß er, besonders auf beweglichem Boden, stark auf Zug beansprucht wurde, ist klar; daß die Verdickung nicht gleichmäßig war, sondern zu oberst am stärksten, kann auch einleuchten, wenn man überlegt, daß zahlreiche Adventivwurzeln aus ihm entspringen; denn jede einzelne davon hilft die Pflanze zu befestigen und entlastet dadurch die hinter ihr liegenden Teile des Zentralorgans. Dieses muß darum dort nicht mehr so stark sein, wie in der Nähe der Oberfläche, wo es allein das ganze Gewicht der von Geröll belasteten Rosette zu tragen hat. Inwiefern der Caudex auch zur Speicherung benützt wird, kann ich nicht bestimmen, da ich über keine im Winter gesammelte Exemplare verfüge. Aber schon der Umstand, daß jedes Jahr der ganze Assimilationsapparat neu gebildet werden muß, scheint eine gewisse Speicherung von Reserven zu erfordern.

Ältere Stöcke von *Campanula cochleariifolia* bestehen aus den oberirdischen Organen und einem langen, steil aus dem Gerölle aufsteigenden Erdstamm mit vielen Adventivwurzeln. Diese letzteren entstehen selten im ersten, sondern meist im zweiten bis vierten Lebensjahre des Erdstammes. Fast an jeder Blattachsel entspringen deren 1—4. Der größte Teil davon löst sich in wenige, gleichartige Zweige einer „adventiven Saugwurzel“ auf; einige, in verschiedenen Tiefen, erreichen in der Form „adventiver Hauptwurzeln“ bei mäßiger Dicke eine Länge von mehreren Dezimetern. Eine Regel konnte ich in der Verteilung dieser ohne Zweifel der Befestigung dienenden Wurzeln nicht erkennen. Die größere Zahl der Saugwurzeln stirbt nach einigen Jahren zugleich mit der primären Rinde des Sprosses langsam ab. Wahrscheinlich gehen zu dieser Zeit auch die letzten schlafenden Knospen an den Blattinsertionen zugrunde.

Die Achsen können sich stark verdicken und entwickeln dabei einen soliden Holzring (Fig. 37 h, i). Als äußeres Schutzgewebe an Stelle der früh aufgesprengten Epidermis entsteht ein tief liegendes Korkperiderm.

Manche der schlafenden Knospen werden kaum sichtbar; an anderen entstehen und verwelken zahlreiche schuppenförmige Blättchen, ohne daß dazwischen sich Internodien bilden. So gleichen diese Knospen zuletzt den Winterknospen unserer Laubhölzer. Nur sind die meisten „Knospenschuppen“ abgestorben (Fig. 37 e), während das Innere noch lebt. Aber auch gestreckte Dauerknospen kommen vor; ihre Länge beträgt etwa 1—5 mm (Fig. 37 f, g).

Wenn sie ausschlagen, werden die ersten Internodien 1—2 mm, die späteren nach und nach bis zu 1—2 cm lang und 0,5—0,7 mm stark, weiß, saftig und zerbrechlich. Die Geschwindigkeit ihres Wachstums scheint nicht in allen Fällen gleich zu sein. 5 cm lange Triebe, die noch im Wachstum begriffen sind, können in ihren unteren Gliedern schon verholzt sein. Wenn die Spitze eines solchen Sprosses vernichtet wird, wächst aus der Achsel des jüngsten unversehrten *Niederblattes* ein Ersatztrieb, so daß ein Geiltrieb oft erst in der 2. oder 3. Generation das Tageslicht erreicht (Fig. 37 c). Die Blätter sind linealisch, 3—5 mm lang, verdickt, ungestielt und an der Spitze abgerundet. Je beim jüngsten Blatt neigt sich diese Spitze über das Sproß-Ende und bildet so eine gerade „Bohrspitze“ (Fig. 37 d). Die Niederblätter sterben frühzeitig ab und verwittern schnell und vollständig; kein starker Blattgrund bleibt zum Knospenschutz erhalten. Die Achselknospen entwickeln sich überhaupt erst spät, sie schlagen nie proleptisch und nie in sehr großer Zahl aus. Die Grundachsen bilden daher meist ein *lockeres* Gewebe im Boden, ähnlich wie bei *Viola cenisia*, im Gegensatz zu der dicht verzweigten *V. calcarata*. Adventivwurzeln können in den Blattachsen schon im ersten Jahre angelegt werden (Wandertriebe), entwickeln sich aber gewöhnlich erst später.

Die Wuchsrichtung der unterirdischen Sprosse enthält eine starke vertikale Komponente; die Kriechtriebe erreichen deshalb die Oberfläche bisweilen in nächster Nähe ihres Mutterstockes und erscheinen dann als bloße Bereicherungstriebe desselben. Gewöhnlich geraten sie aber durch die Umgehung von Blöcken und die Haldenbewegung in beträchtliche Entfernung davon und sind daher in der Hauptsache Ausbreitungstriebe. In den oberflächlichen Hohlräumen bleibt ihre Spitze nicht mehr geschlossen; die Blätter werden differenziert in einen längeren Stiel mit rundlicher, gelblich-grüner Spreite; sie sind aber immer noch hinfällig, die Internodien gestreckt; wenn aber die Oberfläche erreicht ist, werden in raschem Übergang immer kürzere, aber dickere Internodien und größere dunkler grüne Blätter mit fester Basis gebildet. So entsteht zuletzt die schon beschriebene Grundblattrosette am Ende der langen Grundachse.

An steilen Halden werden die Wandertriebe schon während des Wachstums von der Schuttbewegung gegen die Gefällsrichtung gelenkt. An der entwickelten Rosette staut sich feineres Geröll und droht, sie zu überschütten. Wenn dies einmal vorkommt, durchwächst sie die Deckschicht mit einigen längeren Internodien; bei tieferer Verschüttung stirbt sie aber ab, denn ihre Vegetationsspitze kann sich nicht mehr in einen Wandertrieb zurückverwandeln. Dann werden wohl die schlafenden Knospen zahlreicher ausschlagen, als gewöhnlich. Wenn ganze Stöcke, nicht nur einzelne Rosetten, auf Schwemmhalden plötzlich verschüttet werden, so sterben die Spitzen der Rosetten gleichfalls ab. Aber aus den Achseln dieser Rosettenblätter wachsen zahlreiche starke Ersatzzweige an die Oberfläche herauf, dort je eine neue Rosette bildend. Diese Ersatztriebe bewurzeln sich erst nach Jahren, und überhaupt nur spärlich; das Absorptions- und Leitungssystem war durch die Katastrophe ja nicht verändert worden. In diesem Falle entsteht durch Zufall eine Form, die mit der typischen Krone von *Hitchcock* übereinstimmt. Ein Stock von *Campanula cochleariifolia* kann also in alpinem Schutt als Einzelrosette mit Pfahlwurzel (Caudex), als Rosettenkolonie mit diffusen Grundachsen (Wandertrieben) und als Krone auftreten.

Campanula excisa Schleicher.¹⁾

S. u. K. 2171.

Das System der unterirdischen Stengel von *Campanula excisa* stimmt mit demjenigen von *C. cochleariifolia* im Schema genau überein. Nur verdicken sich die Grundachsen nicht merklich und erlangen daher keine Zugfestigkeit. Auch ist ihr Geflecht dichter und die Zweige liegen flacher als bei *C. cochleariifolia*. Die Niederblätter trennen oft durch eine seitliche Einbuchtung das Unterblatt von der Spreite, deren Spitze wiederum jeweilen das Sproß-Ende bedeckt. Die ganzen Niederblätter, oder, falls sie länger werden, ihre unteren Teile, bleiben dauernd erhalten zum Schutze ihrer Achselknospen.

Wenn ein Kriechtrieb die Oberfläche erreicht, kann er eine kleine Rosette gestielter, rundlicher Blätter bilden, welche später selbst zum Blütenstand weiterwachsen wird. Gewöhnlich fehlt aber die Grundblattrosette. Wenn die Sprosse sich dem Lichte nähern, erzeugen sie größere, ergrünende, rautenförmige Blätter, an längeren oder auch stark verkürzten Internodien (L). Die Stengel werden am Lichte nicht dicker als im Geröll. Das Wachstum kann vom Winter unterbrochen werden. Zweige, die früh genug das Licht erreicht haben, wachsen mit immer schmäleren Blättern empor und tragen noch im gleichen Jahre Blüte und Frucht; die Fruchtstände sterben mit der ganzen Laubblattregion oder dem oberen Teil derselben ab; die Assimilationsstengel sind also im Gegensatz zu *C. cochleariifolia* begrenzt. Erneuerungstriebe gehen aus den Blattachsen der Assimilations- oder der

¹⁾ Gesammelt bei Vergeletto (Kt. Tessin), 1850 m, Gneis-Geschiebe.

Niederblattregion hervor und tragen nur Laubblätter oder am Grunde auch Niederblätter. In der Laubblattregion können sie proleptisch entstehen, an den Niederblättern nur im zweiten Jahre oder später. Wenn irgend welche Knospen längere Zeit ruhen, nehmen sie die Gestalt der Dauerknospen an, wie bei *C. cochleariifolia*.

Die Adventivwurzeln, vom Saugwurzeltypus, entstehen einzeln oder zu mehreren an allen Blattinsertionen; die Zeit ihres Auftretens scheint von der lokalen Feuchtigkeit abzuhängen.

Die Sproßfolge der Pflanze ist:

1. N (G)*) L B
2. aus N, G oder L: (N) (G) L B.

Campanula Scheuchzeri Vill.

S. u. K. 2172.

Campanula Scheuchzeri ist eigentlich eine Wiesenpflanze; aber sie siedelt sich oft auch auf dem Geröll von Schiefer und Dolomit an. Das Wachstum ihrer Laubblattstengel wird meist im zweiten Jahre durch die Blüte abgeschlossen. Gleichzeitig entstehen die Ersatztriebe, meist in den Achseln letztjähriger Laubblätter. Oft sind es Rosetten langgestielter Grundblätter, oft gestreckte Stengel mit lanzettlichen, sitzenden Blättern. Im nächsten Jahre werden sie selbst Blüten tragen. Die Pflanze haftet mittelst eines Caudex oder direkt mit einer dicken Pfahlwurzel im Boden. Die Zweige wachsen rascher als bei den oben beschriebenen Arten und ducken sich entschiedener in Fugen und Löcher, bevor sie sich aufrichten. Wenn an Stelle ihrer abgestorbenen Spitzen wiederholt ähnliche Erneuerungstriebe wachsen, so entstehen lange, aus Gliedern mehrerer Generationen zusammengesetzte „Ausläufer“, welche sich später bewurzeln können. Dies sind noch oberirdische Organe (Scheinrasentriebe). Leicht wird aber solch ein liegender Zweig überschüttet; dann entwickeln sich seine Knospen zu Niederblatttrieben, wie bei *Campanula cochleariifolia* und *C. excisa*. Freilich treten diese stets nur vereinzelt auf und wachsen stark aufwärts, so daß sie schon nach wenigen Internodien Laubblätter bilden. Ihre länglichen Niederblätter können entweder allmählich in die lanzettlichen Stengelblätter übergehen oder es kann sich eine gestreckte Region halb vergeilter kleiner Rundblätter mit langen Stielen, oder eine normale Grundblattrosette (G) dazwischen einschieben. Die Grundachsen können sich stark verdicken; Dauerknospen und Adventivwurzeln mögen entstehen. Aber dies alles ist nicht die Regel. Die Pflanze kann sich mit diesen Mitteln an die Verhältnisse der Geröll- und Abwitterungshalden anpassen; wenn sie aber ein Plätzchen gefunden hat, wo die eine oder andere Anpassung nicht nötig ist, unterläßt sie es. Die verschiedenen Möglichkeiten der Verzweigung, ohne Katastrophenwirkungen sind:

1. (N) (G) L (L) B
2. aus L: (N) (G) L (L) B.

*) G = grundständige (Rosetten-) Blätter.

Campanula cenisia L.

S. u. K. 2176.

In ihrer Jugend besteht *Campanula cenisia* aus einer Blattrosette und einer Pfahlwurzel (einfacher Caudex). Die Wurzel bleibt meist dauernd erhalten. Sie teilt sich oft schon in geringer Tiefe oder gibt starke, reich verzweigte Äste ab; bisweilen trägt sie jedoch auf ihrer ganzen Länge nur vereinzelte, schwach verzweigte Seitenwurzeln. Das Wachstum des Rosettenstammes ist unbegrenzt. Aus den Achseln verwelkter Blätter gehen Bereicherungstriebe hervor, welche zuerst mit einigen gestreckten Internodien (bis 2 cm) und gestielten Blättern am Boden liegen (L_1), dann aber, sich aufrichtend, auch in Rosetten übergehen (L_2). Die Rosettenstämme erzeugen jedes Jahr ca. 10—15 Blätter, wovon die ersten und besonders die letzten kleiner sind als die mittleren. Das gleichzeitige Längenwachstum beträgt 7—10 mm; bei Beschattung oder Verschüttung kann diese Länge aber von einem einzigen Internodium erreicht werden. In einigen (bis 8) der oberen Blattachsen, aber nicht den allerletzten des Jahres, entstehen sofort kleine Zweiglein, welche zwar die Länge ihrer Tragblätter bei weitem nicht erreichen, aber doch schon an gestreckten Internodien einige Blättchen tragen. Im nächsten Jahre werden sie je mit einer Blüte endigen. Nach der Frucht reife sterben sie ab und verwittern dann meist im Verlaufe eines Jahres. Die Rosettenachse ist ein Monopodium, welches jeweilen in den Achseln der letztjährigen, verwelkten Spätsommerblätter seine Blüten trägt. Wenn es in einer Vertiefung steht oder wenn die Geröllhalde rasch wächst, so kann es viele Jahre leben und 4 cm lang werden. Sonst setzt es sich durch das Wachstum allen Gefährdungen aus und erliegt ihnen zuletzt.

Von den Laubblättern sind diejenigen, welche an gestreckten Internodien stehen, kaum halb so breit wie lang, gleichviel, ob es sich um gestreckte Glieder der Rosettenachse handle oder um die bis 2 cm langen Glieder der Blütenstengel. Die Rosettenblätter sind rundlich oder rhombisch, selten dreilappig, und stets mit einem sehr breiten Stiel inseriert. Die Spreiten bleiben kaum ein Jahr nach ihrem Tode erhalten; ihre Basen können dagegen als unregelmäßige Fetzen noch lange stehen bleiben.

☞ Während nun stets die Blätter des vergangenen Jahres schon abgestorben sind und aus einigen ihrer Achseln sich die Blütenstengel hervorstrecken, wachsen auch aus den übrigen Achseln die Knospen zu einer wahrnehmbaren Größe heran (1 mm). Aus diesen Knospen entstehen aber nicht ephemere Blütenstengel, sondern langlebige Laubblattmonopodien. Zunächst können sie einige Jahre im Knospenzustand verharren; selten wachsen sie dabei um einige ganz kurze Internodien; im Maximum werden sie kaum 2 mm lang. Ihre Tragblätter können gänzlich verschwinden. In dieser Ruhezeit werden die Knospen manchmal tief von frischen Geröllmassen überschüttet.

Beim Ausschlagen bilden die Knospen je nach ihrer unmittelbaren Umgebung verschiedene Sproßformen. Frei am Licht und der Luft entstehen Rosetten. In einer Steinluftmasse wachsen langgliedrige, aber immerhin grüne und ziemlich starke liegende Stengel mit schlanken Laubblättern. Zuletzt gehen sie auch in eine breitblättrige, am Boden sitzende Rosette über. Diese grünen „Schopftriebe“ können, wenn sie nach Jahren von Erde umlagert werden, darin Wurzel schlagen, wodurch die Bestockung einen rasenförmigen Charakter erhält. Wenn aber die Knospen selber tief verschüttet waren, so werden sie beim Austreiben zu vergeilten Schopftrieben oder, indem sie sich bewurzeln, zu Wandertrieben. Ihre Internodien werden dabei 5 bis 10 mm lang; die Blätter endigen mit einer stärkeren „Bohrspitze“ als bei den anderen Glockenblumen. Die Knospen in den Niederblattachsen können zu kurzen Dauerknospen werden; aber sie schlagen nicht oft aus. Die Schopf- und Wandertriebe verzweigen sich daher nicht stark. Wenn eine Sproßspitze zerstört wird, geht aber die Fortsetzung des Wachstums von einer solchen Dauerknospe aus. Solche zusammengesetzte Langtriebe können 2—3 dm lang werden, ehe sie ans Licht gelangen. An der Oberfläche bilden sie dann, unmittelbar oder mit einem gestreckten Laubblatt-Zwischenstengel, eine Rosette. Nun erst beginnen die fadenförmigen Ausbreitungstriebe sich zu verdicken und zu verfestigen. Adventivwurzeln entstehen oder sind schon vorhanden, und viele schlafende Knospen sterben jetzt ab. Der Wandertrieb wird zu einer zähen Grundachse, welche mit der Mutterachse stets verbunden bleibt, obgleich unter den vielen Adventivwurzeln dann und wann eine Hauptwurzelform auftritt.

Die ersten Zweige der jungen Pflanze gehen aus der Rosette der Keimpflanze hervor. Naturgemäß wird diese früher und tiefer von Geröll bedeckt als irgend ein anderer Sproßteil; deshalb nehmen auch die ersten unterirdischen Triebe hier ihren Ursprung. Und von nun an bleibt die Basis dieser ersten Rosette ein stark bevorzugter Punkt der Sproßbildung. In einigen Jahren wird sie zum Ausgangspunkt vieler Dutzende strahlenförmig auseinandergehender Zweige und hört nicht auf, jährlich zahlreiche neue Strahlen hervorzubringen; freilich dringen zuletzt nur noch sehr wenige davon ans Licht herauf. Wenn sich gar zu viel Schutt über einem solchen Verzweigungszentrum anhäuft, hört es zuletzt auf, neue Zweige zu bilden und verarmt in dem Maße, wie die alten absterben. Unterdessen kann eine jüngere Rosette zu einem sekundären Mittelpunkt geworden sein.

Diese Zentralisation wird durch die geringe Verzweigung der Erdsprosse erklärlich. Sie unterscheidet *Campanula cenisia* scharf von den weniger geröllsteten Arten der gleichen Gattung. Dagegen findet sich ähnliche Kopfbildung oft bei *Cerastium latifolium* und regelmäßig bei *Silene vulgaris* ssp. *alpina*. Und gerade diese beiden Arten (mit *Linaria alpina*) sind die einzigen Begleiter von *Campanula cenisia* auf Brockengeröll. Obgleich diese nun damit

in den Kreis der zähesten Geröllbewohner tritt, zieht sie doch auf den großen Halden die Wasserzüge den Blockmassen vor.

Ebenso besiedelt sie in Gemeinschaft mit *Oxytropis montana* Abwitterungshalden von weichem Tonschiefer. Dabei werden die Zweige in die Gefällsrichtung gezogen und ungleichmäßig lang, und die Regelmäßigkeit des radialen Aufbaues geht verloren. Am Anstehenden verfolgen die wurzelnden Zweige die Spalten, während andere als dichter Schopf über die kompakten Felsmassen herunterhängen.

Mit dicht gedrängten Zweigen, wie an Felsen, wächst die Pflanze auch zwischen den großen Blöcken, welche auf den Schwemmkegeln der Wildbäche liegen.

Achillea nana L.

S. u. K. 2244.

Wie allgemein, so wächst auch am Albula *Achillea nana* hauptsächlich auf Granitgrund, kommt aber auch auf abwitterndem Schieferschutt und (selten) auf Dolomit vor. Aus im Geröll versteckten Dauerknospen entstehen zahlreiche 0,5—0,7 mm starke Wandertriebe. Am Grunde derselben stehen dicht gedrängt einige vertrocknete Knospenschuppen (N_K), die wohl nie eine Blattspreite besitzen. Darüber entsteht eine größere Anzahl 7—10, seltener bis 15 mm langer Internodien, mit welchen Achsen von 3—30 cm Länge gebildet werden. Manchmal treten darin Zonen mit kürzeren Internodien auf, und es ist möglich, daß diese zu ungünstiger Jahreszeit gebildet wurden. In diesem Falle könnten die Ausläufer zwei Jahre lang unterirdisch wachsen. Wenn sie die Oberfläche erreicht haben, und selbst wenn ihre Spitzen schon längst abgestorben sind, bleiben die Grundachsen noch viele Jahre am Leben.

Ihre Blätter (N) sind farblos. Sie bestehen aus einer 3—5 mm langen und etwa 1 mm breiten Basis, welche sich in ein kürzeres stielartiges Zwischenstück verschmälert und zu oberst noch die Anfänge einer stark behaarten Spreite trägt. Beim Wachstum im feineren Geröll ist gewöhnlich diese „Spreite“ des jüngsten Blattes als Mütze über die Sproßspitze gebogen. Die anfänglich kaum wahrnehmbaren Knospen in den Niederblattachsen vergrößern sich langsam, und wenn sie im zweiten oder dritten Jahre den Schutz ihrer Tragblätter ganz verloren haben, sind sie 1 bis 1,5 mm lang geworden und von vertrockneten Knospenschuppen umhüllt. In diesem Zustande können sie jahrelang verweilen. Wenn sie ausschlagen, entstehen nur Wandertriebe daraus. Ob die Spitze zuletzt nur durch „Zufall“ ans Licht gelangt, ob die Aufbiegung dazu, welche häufig stattfindet, autonom oder induziert ist, kann ich nicht entscheiden. Die ersten Blätter mit deutlicher Spreite (L_0) sind gewöhnlich vergeilt und klein (1—2 cm lang), ihre Internodien nur wenig verkürzt. Allmählich oder unvermittelt gehen sie dann in die rosettige Laubblattregion (L_1)

über, die je nach der Nähe des Winters noch reicher oder ärmer ausgebildet wird. Der Stengel kann nun im folgenden Jahre mit dem Blütenstand endigen oder noch mehrere Jahre lang nur als Laubblattrosette weiter wachsen. Wenn diese inzwischen neu verschüttet wird, können die Internodien wieder länger werden und 3—4 cm tiefe Schuttmassen durchdringen. Die Blätter vergeilen aber nicht, sondern nur die Basis und ihre stielförmige Verschmälerung strecken sich (bis 3 cm) und heben die freilich kleinere Spreite empor. Bei den ersten Blättern einer Rosette und dann wieder bei allen Frühlingsblättern ist die ganze Blattbasis bis hinauf zur Spindel der Fiedern intensiv rotviolett gefärbt, aber dafür schwächer behaart als bei den inneren Rosettenblättern, bei welchen freilich auch noch zuweilen ein roter Schimmer durch das Haarkleid dringt. Sehr selten nur entwickeln sich die Zweige in den Achseln der Rosettenblätter; die nach der Frucht reife absterbenden Rosetten werden vielmehr durch Wandertriebe ersetzt, die oft wenig unter ihnen, oft aber an viel älteren Teilen entstehen. Der Aufbau der Sprosse ist daher:

1. $N_k N (L_0) L_1 (L_1 L_1) L_2^*) B$
2. aus $N: N_k N \dots$

Sehr selten: 2. aus $L_1: (L_1 \dots)$.

Vom dritten, seltener schon vom zweiten Jahre an bilden die Wandertriebe im Winkel, den sie mit ihren Knospen (Zweigen) bilden, je eine bis zwei Adventivwurzeln. Diese werden sehr langzylindrisch (über 15 cm), und tragen wenige lange, kaum verzweigte und nicht verschmälerte Seitenwurzeln (Silphiumtypus?).

Achillea nana gehört also zu den Schröterschen Schuttwanderern. Aber im Gegensatz zu *Trisetum distichophyllum*, *Viola calcarata* und *Campanula*, entstehen die Wandertriebe nicht dünn und haltlos, aber in Überzahl, sondern sie sind von Anfang an stark wie die Ausläufer von *Carex ferruginea* und *C. frigida*. Von allen diesen Arten unterscheidet sich aber *Achillea nana* dadurch, daß ihre Wurzeln sehr spät (frühestens im zweiten Jahr) entstehen und einem ganz anderen Typus angehören. Bei der langwurzeli gen *Achillea* sind die Zweige nicht veranlaßt, in großer Tiefe zu wachsen, wie bei jenen Arten, wo die kurzen Wurzeln nur in nächster Nähe liegende Erdhäufchen ausnützen können. Eine Zwischenstellung nehmen die *Campanula*-Arten ein, welche neben den kurzen Ernährungswürzelchen auch hauptwurzelförmige bilden können. Auf Geröllhalden wäre das Grundachsensystem von *Achillea nana* wegen seiner oberflächlichen Lage der Zerquetschung durch Steinschlag und der Zerrei ßung durch Schuttbewegung besonders ausgesetzt. Freilich ist es stärker als bei anderen Schuttwanderern. Aber nichtsdestoweniger vermeidet die Pflanze die breiten Flächen groben Gerölls und zieht sich auf Schiefer und Sand, auf geschützte Stufen und Abwitterungshalden, und endlich auf Schwemmschutt zurück.

*) $L_2 =$ Blätter des Blütenchaftes.

Achillea atrata L.

S. u. K. 2247.

Achillea atrata läßt denselben Bauplan erkennen wie *A. nana*. Sie bewohnt aber durchweg feuchte Standorte und macht deshalb auch den Eindruck größerer Üppigkeit. Besonders die Stengel sind dick. Freilich vermodern sie auch schneller, als bei *A. nana*, so daß größere Komplexe zerfallen. Die Wandertriebe sind weniger zahlreich und kürzer und entstehen nur an jüngeren Stengelteilen. Die meisten Erneuerungssprosse entspringen sogar unmittelbar unter, zuweilen selbst in der kurzgliedrigen Laubblattregion; ihre Internodien sind mäßig lang (ca. 5 mm), aber die Blattstiele gestreckt. Der doppelten Erneuerung entsprechend ist die Sproßfolge:

1. $N_k (N) L_0 L (L) B$
 2. aus L_0 oder L : $N_k L_0 L (L) B$
- und 2. „ (N): $N_k N L_0 L (L) B$.

Wenn die Erneuerung hauptsächlich von L_0 und L ausgeht, besitzt die Pflanze einen vielköpfigen Caudex, dessen wachsende Blattbüschel aber nicht durch kontraktile Wurzeln, sondern eher durch Erhöhung des Bodens im richtigen Niveau erhalten werden. Übrigens sterben die „Rosetten“ ja nach der Frucht-reife (im zweiten bis dritten Jahre) ab, so daß sie nie dazu gelangen, hoch zu wachsen. Daher kann *Achillea atrata* sogar auf Abwitterungshalden (von Dolomit) vegetieren, freilich nur ärmlich. Bei *A. nana* wird die Wuchsform allein von den Wandertrieben bestimmt; bei *A. atrata* an trockenem Standort gibt es gar keine Wandertriebe mehr; die Pflanze wird im äußersten Falle Stengelbasisperenne (A r e s c h o u g), wobei die ausdauernden Stengelbasen zwar unterirdisch erzeugt werden, aber nicht mit Niederblättern, sondern mit langgestielten Laubblättern (Streckblättern L_0).

Wenn eine Pflanze, etwa durch eine Mur, rasch und tief (2—5 cm) verschüttet wird, so sendet sie nicht mehr Wandertriebe an die Oberfläche hinauf, sondern diejenigen von den älteren Zweigen, deren Gipfel durch die Katastrophe nicht zerstört wurde, bilden eine Streckregion durch die Schuttschicht hindurch, wie sie sonst oft unterhalb der Blattrosetten vorkommt (L_0).

Die Adventivwurzeln entstehen an 2—3 jährigen Stengelteilen; sie stehen dichter als bei *Achillea nana*, sind etwas kürzer und stärker verzweigt; dagegen ist ihre Lebensdauer naturgemäß, wie die der Sprosse, geringer.

Doronicum scorpioides (L.) Willk.

S. u. K. 2280.

Doronicum scorpioides ist eine sympodiale Rosettenperenne, deren Glieder im vegetativen Zustand mehrjährig werden können. Die Blätter sterben aber im Winter ab, und die ersten Frühlingsblätter bestehen nur aus den ca. 6 mm breiten, kugelig gewölbten Scheidenteilen, die die Knospe umschlossen. Die Stiele der (späteren) Assimilationsblätter werden selbst an ihrem Grunde

nicht mehr so breit. Ein mehrjähriges Sympodialglied trägt also wechselweise Nieder- und Laubblätter. Beide verwittern sehr rasch nach ihrem Tode bis auf einen fleischigen Wulst, der an ihrer Insertion am Stengel leben bleibt und wie ein fleischiges Schuppenblatt aussieht. Der Stamm gleicht dann dem Rhizom einer *Dentaria*; in seiner Jugend scheint er fast nur aus diesen Blatträgern zusammengesetzt zu sein; erst später verdickt sich ein wirklich axialer Teil desselben. Die Blatträger sind, wie bei den Farnen, der Ausgangspunkt der Adventivwurzeln. Ihre ganze breite „Achselhöhle“ (wenn man das Bild gebrauchen darf), ist von drüsenlosen Haaren erfüllt, welche die kleine Knospe zwei- bis dreimal überragen. In den Achseln der Niederblätter ist, unter Zurücksetzung der Knospe, diese Haarpolsterung besonders dicht; diese Niederblätter bilden ja die Winter-Endknospe der Rosette.

Abgesehen von der regelmäßigen sympodialen Erneuerung schlagen die Achselknospen sehr selten aus. Der Erdstamm bleibt daher meist unverzweigt (Caudex ohne Hauptwurzel). Sein jährlicher Zuwachs von ca. acht Internodien mag kaum 5 mm überschreiten. Die Stengelteile bewurzeln sich sehr früh, oft schon im ersten Jahr, aus den Trägern noch grüner Blätter; doch scheint jedes Jahr gewöhnlich nur zwei Wurzeln zu bilden. Diese leben aber so lange, daß an alten Stöcken deren 15—20 zugleich funktionieren. Sie sterben erst mit den dazu gehörigen Stengelteilen ab, in einem Alter von 10—20 Jahren (nach den Stammlängen von 5—10 cm zu schließen).

Die Wurzeln entstehen unmittelbar als starke Taue (Silphiumtypus), d. h. sie wachsen mit gleichbleibendem Durchmesser und fast unverzweigt 5—25 cm lang. Dadurch gelangen sie — trotzdem sie fast an der Oberfläche des Gerölls entstehen — rasch in jene Tiefe, wo viel Wurzelgrund zwischen den Steinen liegt. Da der Stamm nicht als „Strecker“ dient, tun es die Wurzeln und verbinden Licht- und Wasserraum. Nur vereinzelt läuft neben diesen „Befestigungswurzeln“ eine schwächere, nach unten verjüngte Ernährungswurzel mit zahlreichen Seitenwurzeln hin. Eine Spezialisierung von Zugwurzeln konnte ich nicht mit Sicherheit erkennen.

Doronicum scorpioides ist einer der häufigsten Besiedler des groben Kalkgerölls auf nicht stark bewegten Halden. So stark es sich daher am Fuße von Lawinenhalden verbreitet, vermeidet es dennoch alle echten Geröll- und Steinschlaghalden.

Doronicum Clusii (All.) Tausch unterscheidet sich morphologisch nicht wesentlich von *D. scorpioides*. Es wächst an ruhenden Stellen des groben Granitschutttes oder im rieselnden Sand, kommt aber auch in feuchtem Feinschutt von Tonschiefer vor.

Senecio Doronicum L.

S. u. K. 2283.

Den *Doronicum*-Arten gleicht in der Wuchsform *Senecio Doronicum*. Die Wurzelfasern einerseits, die Blattstiele andererseits sind hier noch länger als bei jenen. Wurzeln vom Mesophyten-

typus (Ernährungswurzeln) und Übergänge dazu kommen etwas reichlicher vor.

Außerdem entstehen nachträglich am Stamme kurze Saugwürzelchen in großer Zahl, welche den Rohhumus ausnützen, der sich aus den Resten der eigenen Pflanze am Grunde der starken Faserwurzeln sammelt.

Der jährliche Stengelzuwachs ist etwas geringer; die Wurzeln stehen daher dichter als bei *Doronicum*. Sie scheinen oft fast von einem Punkte auszustrahlen, weil der Caudex nur 2—6 cm lang wird. Das Alter der jeweils absterbenden Stammglieder zu bestimmen ist schwer, denn die Blattbasen bleiben nicht deutlich erhalten, und die Periodizität spiegelt sich nicht im Stengelbau. Es scheint immerhin, daß fünf Jahre gewöhnlich überschritten werden.

Die Blätter sind trotz ihrer Derbheit nicht ausdauernd. Die ersten Frühlingsblätter sind klein und verwelken schon im Sommer; aber sie sind vollständig entwickelt und nicht auf die häutige Basis beschränkt.

Außer den sympodialen Erneuerungstrieben gehen aus den Blattachsen nicht selten Zweige hervor, die die Pflanze zu einer mehrköpfigen machen.

Im ganzen ist sie wegen der größeren Streckregion (Faserwurzeln, Blattstiele) noch besser als die *Doronicum*-Arten, zur Besiedelung nährbodenarmen Gerölls geeignet, und da sie in einem größeren Raume wurzelt und in den grünen Teilen stärker ist, erträgt sie auch seine Bewegungen besser. Am häufigsten bewohnt auch sie freilich die unteren Zonen der Lawinhalden, besonders im Sedimentgebirge; aber sie steigt höher in die beweglichen Massen hinauf als *Doronicum*.

Tabelle III.

Übersicht der häufigsten Geröllpflanzen.

Die Angaben dieser Tabelle beruhen auf zu geringer Erfahrung, als daß sie durchaus zuverlässig sein könnten.

| | Standort | Sproßformen | Biologische Grupp |
|--|---------------|--------------------------------------|-------------------|
| <i>Dryopteris spinulosa</i> | 5d. | Ähnlich Caudex | 22 |
| <i>Asplenium viride</i> | 6d. 6a. | Rhizom | 23 |
| <i>Cystopteris fragilis</i> | 6d. 6a. | Rhizom | 23 |
| <i>Botrychium Lunaria</i> | 4b,c. 6b. | Ähnlich einfachem Caudex | . |
| <i>Trisetum spicatum</i> | 1. 5a,b. 4c. | Horst, bewurzelt | 22 |
| „ <i>distichophyllum</i> | 4a,b,c. 6c. | Wandertriebe u. Horste | 21 |
| <i>Poa cenisia</i> | 4. | Lockerer Horst, Wandertriebe | 21 |
| „ <i>laxa</i> | 5a. | Horst | 21 |
| „ <i>minor</i> | 4. 1. 6b,c. | „ | 21 |
| <i>Festuca rupicaprina</i> | 4b. | „ | 21 |
| „ <i>pumila</i> | 4a,b,c. 6b,c. | „ | 21 |
| <i>Carex rupestris</i> | 3. | Wandertrieb, ähnl. Rhizom | 21, 2 |
| „ <i>ferruginea</i> | 4c,d. | Horst. Läufer unterirdisch | 22 |
| „ <i>firma</i> | 3. | Horst-Polster | 22 |
| „ <i>sempervirens</i> | 4b,c. | Lockerer Horst | 22 |
| <i>Luzula spadicæa</i> | 5a,c. | Horst. (Rasentriebe nicht a. Geröll) | 21—2 |
| „ <i>spicata</i> | 5b,a. | Horst | 21 |
| <i>Rumex scutatus</i> | 6b. 4. | Radien, Wandertriebe | 20 |
| „ <i>nivalis</i> | 4b. 5b. | Vielköpfiger Caudex | 22 |
| <i>Oxyria digyna</i> | 5a,b,c. | Vielköpfiger Caudex. Wandertrieb. | 22 |
| <i>Silene vulgaris</i> | 6. 4. | Schopf | 16—1 |
| <i>Gypsophila repens</i> | 1. 3. | Schopf, selten Rasentriebe | 16—1 |
| <i>Cerastium latifolium-uniflorum</i> | Überall | Schopf-, Wander- u. Rasentriebe | 17 |
| <i>Minuartia biflora</i> | 4a,c. | Rasen-, Schopf- u. Wandertriebe | 17 |
| „ <i>verna</i> | 4b,c. 6b. | Schein-Schopf. Polster | 16—17. |
| <i>Arenaria ciliata</i> | 4c,d. | Schopf. Radial-Polster | 16—1 |
| <i>Ranunculus parnassiiifolius</i> | 1. | Einjähriger, einf. Caudex | 21 |
| „ <i>glacialis</i> | 5a,b,c. 2. | Caudex | 21 |
| <i>Biscutella laevigata</i> | 4. 6a,b. | Lange Radien. Wurzelbrut | 22 |
| <i>Thlaspi rotundifolium</i> | 6a. | Schopf, oft kronenartig | 20 |
| <i>Hutchinsia alpina</i> | 4a,b,c. 6a,b. | Schopf. Hohlpolster | 20 (16 |
| <i>Arabis alpina</i> | 6. 4. 5. | Kronentriebe, oft ähnl. Schopf. | 20—2 |
| „ <i>coerulea</i> | 6a. 4.a | Verzweigter Caudex | 22 |
| „ <i>pumila</i> | 6a. 4a. 1. | Caudex. Polster | 21. (16 |
| <i>Saxifraga oppositifolia</i> | 1.2.4a.5a.6a. | Rasen. Polster (Schopf) | 18 (16 |
| „ <i>aizoides</i> | 1. 4b. 3. | Lockerer Horst. Schopf | 17 |
| <i>Sieversia reptans</i> | 4d. 5d. 6d. | Caudex. Läufer | 22 |

| Erhaltung des Lebens bei Verschüttung | Erhaltung des Lebens bei Entblößung | Knospenschutz | Wurzelformen |
|---|-------------------------------------|---------------------------------------|-------------------------------|
| Abdeckung der Blattstiele | . | Geschützter Wuchsort; Trichom | IId3. |
| Abdeckung der Blattstiele und Internodien | . | Trichom. Wuchsort: Spalten | IId3. |
| Streckung wie oben | . | Trichom. Wuchsort: Spalten | IId3 |
| . | . | Geschlossene Blattbasis | Ia |
| Internodien wenig gestreckt | . | Scheidenröhre | IId2 (IIc) |
| Schopf- und) Wandertriebe | Dauerknospen | Blattscheiden (Bohrspitze) | IId 1—2 |
| Abdeckung der Internodien | . | Blattscheiden | IId 1 |
| Internodien wenig gestreckt | . | Prolepsis der Laubtriebe | IId 2—3. |
| . | . | „ | IIc. IId 2. |
| . | . | Blattscheiden | IIc. IId 1. |
| . | . | „ | IIc. IId 1. |
| „Wandertriebe“ | Alte Knotenregion. | Starke Niederblätter Alte Scheiden | IId 3. |
| Internodien wenig gestreckt | Zweige der unterird. Läufer | Niederblätter. Blattscheiden | Dimorph: IId. IIe. |
| . | . | Prolepsis. Alte Blätter | Dimorph: IId. IIe. |
| . | . | Prolepsis. Alte Blätter | Dimorph: IId. IIe. |
| . | . | . | Dimorph: IId. IIe. |
| Internodien gestreckt | . | . | IId1. |
| Wandertriebe ähnl. Radialen | Dauerknospen | Ochreen und Scheiden | IIa. IId2. |
| Internodien wenig gestreckt | . | Ochreen. Blattbasen | IIa. IId. |
| Abdeckung d. Rosettenstämme | Dauerknospen. | Ochreen und Scheiden | IIa. IId. |
| Schopftriebe | Liegen. Dauerknospen | Blattbasen. Knospenschuppen | Ib. IIa. |
| Kurze Schopftriebe | Dauerknospen selt. | Blattbasen. Rotfärbung | Ib. IIa. |
| Schopf- und Wandertriebe | Alte Knospen | Blattbasen | Ib. IId2. |
| „ | Niederliegen | „ | Ib. IId. |
| Schopftriebe kurz | „ | „ | Ib. |
| . | . | „ | Ib. |
| . | Wurzelkontraktion | Blattscheiden | Dimorph: IIe3. Zugwurzeln. |
| Internodien gestreckt | „ | „ | IIe3. IId3. |
| Wurzel-Ausläufer | Wurzelknospen | Blattgrund | Ia. |
| Schopftriebe | Regenerationszone | . | Ib. |
| „ | Dauerknospen | Blattgrund | Ib. selten IIc. |
| Internodien wenig gestreckt | . | „ | Ia. |
| „ | (Wurzelknospen) | „ | Ib. Ia. |
| . | . | „ | Ib. IIc. |
| Kurze Schopftriebe | . | . | Ib. IId. IIa. |
| Schopfartige Triebe | Dauerknospen | (Knospen nur am Grund) | I. IId. |
| Abdeckung d. Internod. gering | Schlafende Knosp. | Blattgr. Blättertunika | IIe 1. |

| | Standort | Sproßformen | Biologische Gruppen |
|---|--------------------|---------------------------------|------------------------|
| <i>Dryas octopetala</i> | (3.) | „Verholzter Rasen“ | 22 |
| <i>Oxytropis montana</i> | 1. 4c. | Radien | 21 |
| <i>Viola calcarata</i> | 4. | Wandertriebe, oft ähnl. Caudex | 20 |
| „ <i>cenisia</i> | 6a. | Schopf- und Wandertriebe | 20 |
| <i>Primula viscosa</i> | 5a. | Langer, einfacher Caudex | 22 |
| <i>Androsace alpina</i> | 5. 1. | Schopf. Polster. | 17, 2 |
| „ <i>Chamaejasme</i> | 4. 6c. | Rasen. Blätter rosettig | 18 od. 2 |
| <i>Myosotis pyrenaica</i> | 5a,b,d. 2. | Caudex, verzweigt | 21 |
| <i>Linaria alpina</i> | 4. 5b. 6b,c. | Schopf | 17 |
| <i>Galium asperum</i> | 4a,b,c. 6b,c. | Schopf- und Wandertriebe | 17 |
| <i>Campanula cochlearifolia</i> | 4a,b,c. 6a,b. | Caudex. Wandertriebe | 21 (1 |
| „ <i>excisa</i> | (Gneis, Tessin) | Wandertriebe | 20 |
| „ <i>Scheuchzeri</i> | Wiesen. | Caudex. Wandertriebe | 21 |
| „ <i>cenisia</i> | 1. 4a,b. 6b. | Schopf ähnl. Krone. Wandertrieb | 21 |
| <i>Achillea nana</i> | 5b,c. 6b,c. | Wandertriebe ähnl. Radien | 21—2 |
| „ <i>atrata</i> | 4b,c. 6b,c. | Caudex. Wandertriebe | 21—2 |
| <i>Doronicum scorpioides</i> | 4c,d. 6c. | Caudex (einfach) | 21 |
| <i>Senecio Doronicum</i> | 4b,c,d. 6b,c. | Caudex | 21 |

Die Zahlen der Kolonne „Standort“ beziehen sich auf Tab. I, S. 20.

Die „biologischen Gruppen“ sind diejenigen Raunkiaers, nämlich:

16. Suffrutescente Chamaephyten.

17. Passive (aus Schwäche niederliegende) Chamaephyten.

18. Aktive (plagiotrope) Chamaephyten.

19. Polsterpflanzen.

20. Proto-Hemikryptophyten. Mittlere Stengelblätter am stärksten entwickelt, aber keine Rosette bildend.

21. Subrosetten (Rosette und beblätterter Stengel).

22. Rosettenpflanzen (alle Blätter in Rosetten vereinigt).

23. Rhizompflanzen.

Die Wurzelformen sind im Anschluß an Freidenfeldt nach der Übersicht S. 3 bezeichnet.

| Erhaltung des Lebens bei Verschüttung | Erhaltung des Lebens bei Entblößung | Knospenschutz | Wurzelformen |
|---------------------------------------|-------------------------------------|--------------------------|-----------------|
| Streckung gering | . | Blattgrund. Nebenblätter | Ia?. IIb. |
| . | Regenerationszone | Blattgrund | Ia. |
| Wandertriebe | Dauerknospen | Blattbasen | IIc. |
| Schopftriebe | Schlafende und Dauerknospen | Blattgrund. Nebenblätter | IIc. IIa. |
| . | . | . | IIe. |
| Schopftriebe | . | . | Ib. (IIc.) |
| ohne Internod. gestreckt | . | Ausbuchtung im Blattgrd. | IIc. |
| . | . | . | IIe3. IIc. |
| Schopftriebe | Regenerationszone | . | Ia. (IIa.) |
| „ | . | . | Ib. IIa. IIc. |
| Wandertriebe | Dauerknospen | Blattgrund | Ib. IIc. IIa. |
| „ | . | . | IIe. |
| Streckung der Internodien | . | . | IIa. Ia. IIc. |
| Schopf- und Wandertriebe | Regenerationszentrum | Geringe Prolepsis | Ib. IIc. (IIa.) |
| Internodien u. Blattst. gestr. | Dauerknospen | Blattbasen | IIId3—IIe3. |
| „ | „ | „ | IIe3. |
| . | Wurzelkontraktion | Blattbasen. Haare. | IIel. |
| . | „ | „ | IIel. IIId2. |

Register der Pflanzennamen.

- Achillea* L. 36, 37, 48, 50, 139.
 — *atrata* L. 48, 160.
 — *nana* L. 28, 36, 48, 158, 160.
Aconitum L. 49.
 — *Lycocotnum* L. 32.
 — *Napellus* L. 22, 30, 32.
Adenostyles Cass. 50.
 — *tomentosa* (Vill.) Schinz u. Thellung 28.
Agrostis rupestris All. 18.
Alchemilla glaberrima Schmidt 32.
Allium Victorialis L. 39, 50.
Allosorus crispus (L.) Bernh. 53.
Alsine L. = *Minuartia* Löfling.
Androsace L. 51, 52.
 — *alpina* (L.) Lam. 19, 23, 27, 28, 31, 34, 36, 43, 62, 139, 143.
 — *Chamaejasme* Host. 22, 45, 48, 102, 141.
 — *helvetica* (L.) All. 20.
 — *obtusifolia* All. 142.
Anemone nemorosa L. 88.
Anthyllis Vulneraria L. 22, 32, 36.
Arabis L. 43, 50.
 — *alpina* L. 17, 27, 28, 30, 31, 120.
 — *coerulea* All. 29, 31, 34, 37, 113, 118, 121.
 — *pumila* Wulfen 29, 34, 52, 103, 113, 117, 120, 121.
Arenaria ciliata L. 98.
Aronicum Neck. = *Doronicum* L.
Artemisia Genipi Weber 20, 23, 110.
Asplenium viride Hudson 16, 46, 53, 133.
Aster alpinus L. 22.
Athyrium alpestre (Hoppe) Nylander ex Milde 53.
Avena versicolor Vill. 18.
Bartsia alpina L. 31, 32, 37.
Bellidiastrum Michellii Cass. 31, 32.
Biscutella cichoriifolia Loisel. 103.
 — *laevigata* L. 30, 32, 36, 37, 103.
Botrychium Lunaria (L.) Sw. 22, 30, 37, 39, 52, 59, 100.
Campanula L. 13, 35, 36, 37, 51, 159.
 — *cenisia* L. 23, 29, 31, 36, 48, 156.
 — *cochleariifolia* Lam. 17, 22, 29, 30, 32, 48, 65, 133, 150, 154, 155.
Campanula excisa Schleicher 154, 155.
 — *Scheuchzeri* Vill. 28, 32, 155.
Cardamine resedifolia L. 39.
Carduus L. em. Scop. 22.
 — *defloratus* L. 30.
Carex L. 46.
 — *arenaria* L. 69.
 — *curvula* All. 18.
 — *ferruginea* Scop. 30, 31, 46, 48, 51, 67, 78, 159.
 — *firma* Host 24, 37, 39, 49, 65, 70, 132.
 — *frigida* All. 46, 48, 70, 159.
 — *rupestris* Bell. 24, 51, 65, 75.
 — *sempervirens* Vill. 22, 71, 72.
Cerastium L. 36.
 — *latifolium* L. 19, 22, 23, 29, 30, 31, 36, 89, 157.
 — *pedunculatum* Gaudin 19, 89.
 — *uniflorum* Clairv. 19, 28, 44, 89.
Chamorchis alpinus (L.) Richter 24, 37, 39.
Chrysanthemum alpinum L. 18, 28.
 — *atratum* Jacq. 23.
 — *Leucanthemum* L. 32.
Cirsium spinosissimum (L.) Scop. 22, 30.
Crepis Jacquini Tausch 24.
 — *tergloviensis* (Hacquet) Kerner 24.
Cystopteris fragilis (L.) Bernh. 16, 31, 46, 53.
Dentaria L. = *Cardamine* L. em. Crantz 161.
Deschampsia flexuosa (L.) Trin. 18.
Doronicum Clusii (All.) Tausch 18, 28, 161.
 — *scorpioides* (L.) Willk. u. Lange 23, 29, 30, 31, 32, 33, 36, 50, 51, 160.
Draba aizoides L. 22.
Dryas octopetala L. 24, 51, 65, 130, 143.
Dryopteris Adanson 37.
 — *spinulosa* (Müller) O. Kuntze 28, 53.
Empetrum nigrum L. 18.
Erigeron uniflorus L. 18.
Eritrichium nanum (All.) Schrader 20.
Euphorbia Cyparissias L. 32, 36, 37.
Festuca Halleri All. 64.

- Festuca pulchella* Schrader 30, 31, 32.
 — *pumila* Vill. 22, 24, 30, 31, 32, 64.
 — *rubra* L. 31, 32, 48.
 — *rupicaprina* (Hackel) Kerner 30
 63, 64.
Galium asperum Schreber 22, 29, 30,
 32, 36, 42, 51, 148.
Geranium Robertianum L. 29.
 — *silvaticum* L. 32.
Gypsophila repens L. 23, 36, 87.
Hedysarum obscurum L. 22, 30.
Helianthemum nummularium (L.) Mill.
 22.
Hieracium villosum L. 18.
Homogyne alpina (L.) Cass. 31, 50.
Hutchinsia alpina (L.) R. Br. 17, 22,
 23, 28, 29, 30, 31, 32, 34, 39, 42,
 43, 44, 50, 51, 103, 106, 117.
Juncus L. em. Lam. u. DC. 46.
 — *trifidus* L. 18.
Juniperus communis L. 18.
Leontodon L. 30.
 — *montanus* Lam. 22, 24, 65.
Leontopodium alpinum Cass. 24, 65.
Ligusticum Mutellina (L.) Crantz 22, 24,
 30, 31, 32.
 — *simplex* (L.) All. 23.
Linaria alpina (L.) Miller 13, 17, 22,
 27, 28, 30, 31, 32, 36, 37, 41, 42,
 51, 106, 144, 149, 157.
 — *arvensis* (L.) Desf. 145.
 — *Pelisseriana* DC. 145.
 — *repens* (L.) Miller 37, 144.
 — *vulgaris* Miller 144.
Lloydia serotina (L.) Rchb. 39.
Loiseleuria procumbens (L.) Desv. 17.
Lonicera coerulea L. 18.
Luzula lutea (All.) Lam. u. DC. 18.
 — *spadicea* (All.) Lam. u. DC. 27, 28,
 37, 62, 74, 133, 138.
 — *spicata* (L.) Lam. u. DC. 27, 28, 71,
 76.
Lycopodium Selago L. 18.
Minuartia Löfling 31, 51.
 — *biflora* (L.) Schinz u. Thellung 29,
 30, 42, 93, 98.
 — *recurva* (All.) Schinz u. Thellung 93.
 — *rupestris* (Scop.) Schinz u. Thellung
 93.
 — *verna* (L.) Hiern. 22, 29, 30, 32, 96, 98.
Myosotis pyrenaica Pourret 17, 27, 28,
 31, 34, 50, 62, 133, 143.
Oxyria digyna (L.) Hill. 17, 23, 27, 28,
 35, 36, 44, 50, 51, 81, 100, 102,
 133, 138, 143.
Oxytropis montana (L.) DC. 22, 23, 30,
 31, 32, 36, 43, 132, 158.
Paris quadrifolius L. 88.
Pedicularis rostrato-capitata Crantz 28.
 — *verticillata* L. 22, 37.
Petasites Hill. 50.
Peucedanum Ostruthium (L.) Koch 23.
Plantago major L. 88.
Poa alpina L. 22, 23, 28, 30, 31, 32.
 — *cenisia* All. 60.
 — *laxa* Hänke 18, 19, 27, 28, 61,
 62, 63.
 — *minor* Gaudin 29, 30, 31, 62, 71.
Polemonium coeruleum L. 33.
Polygonum viviparum L. 22, 24, 30, 31,
 37, 39, 65.
Primula L. 51, 101.
 — *elatior* (L.) Schreber 40.
 — *veris* L. 101.
 — *viscosa* All. (non Vill.) = *P. lati-*
folia Lapeyr. 18, 27, 28, 40, 50,
 62, 138.
Ranunculus L. 35.
 — *alpestris* L. 24.
 — *geraniifolius* Pourret 30, 31, 32, 40.
 — *glacialis* L. 18, 19, 20, 27, 28, 30,
 31, 40, 50, 51, 101.
 — *parnassifolius* L. 22, 36, 99, 102.
Rhamnus pumila Turra 131.
Rhododendron ferrugineum L. 17, 18.
Rumex L. 51.
 — *alpinus* L. 50.
 — *nivalis* Hegetschw. 80.
 — *scutatus* L. 44, 77, 82.
Salix glauca L. 28.
 — *herbacea* L. 28.
 — *Lapponum* L. ssp. *helvetica* (Vill.)
 Schinz u. Keller 18, 28.
 — *reticulata* L. 23, 24.
 — *retusa* L. 24, 31.
Saussurea alpina (L.) DC. 22, 23, 30, 31.
Saxifraga L. 36, 39, 51.
 — *aizoides* L. 22, 23, 24, 30, 110, 125.
 — *aizoon* Jacq. 22, 23.
 — *androsacea* L. 19, 28, 140.

- Saxifraga aspera* L. 18, 19, 23, 28, 49, 140.
 — *biflora* All. 124.
 — *caesia* L. 24, 65, 132.
 — *moschata* Wulfen 19, 28.
 — *muscoidea* All. 29, 31, 144.
 — *oppositifolia* L. 22, 23, 24, 28, 29, 30, 31, 34, 36, 37, 108, 110, 121, 126.
 — *Sequieri* Sprengel 18, 19, 28, 140.
 — *stellaris* L. 20.
Sempervivum montanum L. 18.
Senecio alpinus (L.) Scop. 50.
 — *carniolicus* Willd. 18, 36.
 — *Doronicum* L. 30, 31, 32, 40, 50, 161.
Sesleria coerulea (L.) Ard. 22, 23, 24, 30, 31, 32.
 — *disticha* (Wulfen) Pers. 18, 28.
Sieversia reptans (L.) Sprengel 17, 19, 27, 28, 30, 37, 48, 49, 50, 51, 78, 127.
Silene acaulis L. 19.
 — *vulgaris* (Mönch) Garcke, ssp. *alpina* (Lam.) Schinz u. Keller 13, 29, 30, 31, 32, 36, 41, 42, 51, 84, 88, 89, 157.
Solidago Virga-aurea L. 18.
Taraxacum officinale Weber, ssp. *alpinum* (Hoppe) Chenevard 22, 23, 29, 30.
Thalictrum minus L. 32.
Thlaspi rotundifolium (L.) Gaudin 29, 36, 41, 42, 43, 44, 48, 49, 51, 104, 144.
Thymus Serpyllum L. 22, 30, 32.
Trisetum distichophyllum (Vill.) Pal. 13, 22, 29, 30, 31, 32, 36, 37, 39, 48, 49, 51, 57, 61, 116, 129, 136, 159.
 — *spicatum* Richter 23, 28, 56, 65, 110.
Tussilago L. 50.
Vaccinium Myrtillus L. 18.
 — *uliginosum* L. 17, 18.
 — *Vitis idaea* L. 18.
Valeriana montana L. 22.
Veratrum album L. 50.
Veronica alpina L. 146, 147.
 — *aphylla* L. 146.
 — *bellidioides* L. 146.
 — *fruticans* Jacq. 22, 146, 148.
Viola L. 36, 51, 52.
 — *calcarata* L. 13, 22, 29, 30, 31, 32, 37, 48, 49, 133, 137, 138, 147, 153, 159.
 — *cenisia* L. 29, 41, 51, 134, 137, 153.

Berichtigung.

Durch einen Irrtum des Autors ist der Name *Minuartia biflora* (L.) Schinz u. Thellung stehen geblieben, an dessen Stelle es überall heißen sollte *Möhringia ciliata* (Scop.) Dalla Torre. [Schinz u. Keller Flora der Schweiz, No. 758.]