

# Vergleichende Wuchsformstudien an österreichischen Enzian-Arten

Von Gabriele BASSLER, Alois GRAF und Gerhard KARRER

## Einleitung

Die einheimischen Enzian-Arten wurden bisher unterschiedlich gut hinsichtlich ihrer Wuchsform und Populationsbiologie untersucht. Über *Gentiana verna* L., *G. pneumonanthe* L. und *Gentianella ciliata* (L.) BORKH. ist relativ viel bekannt. Eine vergleichende Darstellung der Wuchsmerkmale mehrerer Arten oder der ganzen Gattung fehlt allerdings. Die Wuchsformenanalyse folgt im wesentlichen dem von K. WERNER (Halle, unpubl.) entworfenen und von KARRER & KÄSTNER (unpubl.) adaptierten Konzept der „Wuchsform-Diagnose“ MEUSEL & KÄSTNER (1990) haben die weitreichenden Aussagemöglichkeiten detaillierter Wuchsformanalysen eines Verwandtschaftskreises gezeigt. Wir bemühten uns, mindestens 1 Art aus jeder Sektion der Gattung einer Wuchsformanalyse zu unterziehen. Die Ergebnisse sind nicht vollständig, bieten aber bereits einen interessanten Einblick in die Wuchsform-Differenzierung von *Gentiana*.

## Wuchsformanalyse einer Auswahl von Arten

*Gentiana asclepiadea* L. steht als Gebirgs-Hochstaupe der Waldstufe mit süd-mitteuropäischem Areal innerhalb der Sect. *Pneumonanthe* taxonomisch relativ isoliert. Es handelt sich um eine sommergrüne, geophytische Pleokorm-Hochstaupe. Die Keimung erfolgt epigäisch. Das Hypocotyl, das Epicotyl und die folgenden Internodien sind gestreckt. Auf die ovalen Kotyledonen folgen 2–3 kleine Primärblattpaare. Im Herbst stirbt die Primärachse fast immer bis zum Kotyledonarknoten ab. Die Primärwurzel bleibt mehrere Jahre erhalten und kontrahiert sich sehr bald, wodurch eine im Folgejahr austreibende Kotyledonarknospe in die obersten Bodenschichten gezogen wird. Spätestens im 2. Lebensjahr bildet sich eine achselbürtige Wurzel an den basalen Sproßabschnitten. Sie verdickt sich so wie die überdauernden Sproßbasen durch sekundäres Dickenwachstum und weist bereits ab dem nächsten Frühjahr starke Kontraktionen auf. Das erstarkende Dauerachsensystem wird immer so in die für die Überdauerung optimale Bodentiefe gezogen. Die sommergrünen Erneuerungstrieb entstehen anfangs einzelnen aus Knospen in der Achsel basaler Niederblätter. Das Erstarkungswachstum bis zum 1. Blühtrieb dauert mindestens 15 Jahre. Vegetative Erstarkungstrieb wie auch Blühtriebe unterscheiden sich lediglich darin, daß letztere in den Blattachsen des oberen Sproßteils Blüten tragen. Die Blattfolge ist sehr uniform; den wenigen schuppenförmigen Niederblättern folgen zahlreiche Paare sitzender, spitz-eilanzettlicher, parallelnerviger Blätter, die erst an den obersten 1–3 Nodien kleiner werden. Das Dauerachsensystem ist verdickt und sympodial verkettet, mit wenigen, feinen ach-

selbürtigen Nährwurzeln und 1–3 stark verdickten, tiefreichenden und nur im proximalen Teil verzweigten achselbürtigen Wurzeln. Der Fruchtsatz ist oft schlecht, besonders in nassen, kühlen Spätsommern. Keimpflanzen sind selten. Populationen bestehen vor allem aus verschiedenen alten vegetativen Individuen. Die Dauerachsen (Pleioforme) sind unregelmäßig verzweigt und schwach verholzt. Vegetative Vermehrung spielt keine Rolle. Obwohl kein klonales Wachstum vorliegt, ist ein hohes individuelles Alter (30 Jahre) anzunehmen.

*G. cruciata* L. aus der Sect. *Cruciata* ist ebenfalls recht isoliert, was auch die Wuchsformanalyse bestätigt. Es handelt sich um eine hemikryptophytische Monopodialrosettenstaude (KÄSTNER & KARRER 1995). Nach der epigäischen Keimung entfaltet sich eine horizontal ausgebreitete Primärblattrosette, die den Winter mit kleinen Niederblättern überdauert und im Folgejahr ohne Streckung und unter Ausbildung einer vergrößerten Grundblattrosette weiterwächst. Das Erstarkungswachstum der Primärachse dauert 3–4 Jahre, bis der 1. laterale Blühtrieb aus der Achsel eines vorjährigen Grundblattes entspringt. An ihren getreckten Internodien sitzen 2 Niederblattpaare und mehrere Laubblätter, wovon die oberen 2 (–4) in ihren Achseln einzelne oder cymös angeordnete Blüten tragen. Im Herbst sterben die Blühtriebe ganz ab. Sommerblätter der grundständigen Laubblattrosette haben gestielte, spitz-eiförmige Spreiten. Primärachse und Primärwurzel bleiben zeitlebens erhalten. Durch sekundäres Dickenwachstum entsteht eine Spaltrübe mit wenigen, vor allem distal entspringenden, zarten Seitenwurzeln. Ältere Pflanzen (ca. 10 Jahre alt) weisen  $\geq 10$  Blühtriebe auf. Natürliche Populationen von *G. cruciata* bestehen aus vielen Keimpflanzen mit hoher Sterblichkeitsrate und vegetativen Rosetten. *G. punctata* L. (Sect. *Gentiana*) gehört einem süd-mitteleuropäischen Verwandtschaftskreis an. Als Rübenstaude besitzt er eine langlebige Primärwurzel oder eine die erstere ersetzende achselbürtige Wurzel. Beide sind rübenartig verdickt und kontrahiert, so daß die Knospen unter der Erdoberfläche überdauern. Das Erstarkungswachstum erfolgt mit grundständigen Laubblattrosetten. Terminale, im Herbst bis zur Basis absterbende Blühtriebe besitzen Knospenschuppen und gestielte untere Stengelblätter. Die oberen, ungestielten Stengelblätter tragen jeweils 1–2 Blüten. Aus den Achseln vorjähriger oder älterer grundständiger Blätter entspringt 1 Erneuerungssproß, der erst nach mehrjährigem Erstarkungswachstum blüht. In den untersuchten Populationen waren nur Jungpflanzen, aber keine Keimpflanzen zu beobachten.

*G. acaulis* L. ist ein typischer Vertreter der Sect. *Megalantbe*. Charakteristisch sind das bodennahe Sproßsystem und kurz gestielte, 1blütige Infloreszenzen; damit zählt er zu den hemikryptophytischen (Halb)rosetten-Pleioformstauden. Die Keimpflanze besitzt ein kurzes Hypocotyl und wintergrüne Kotyledonen. FOSSATI (1980) erwähnt, daß sich das erste (wintergrüne) Primärblattpaar erst im 2. Lebensjahr entwickelt. Somit wäre mit sehr langsamem Erstarkungswachstum zu rechnen. An etwa 3jährigen Pflanzen konnten wir allerdings bereits 2 aufeinanderfolgende mehrblättrige Laubblattrosetten feststellen. Die ersten terminalen Blüten erscheinen nicht vor dem 5. Lebensjahr. Die Primärachsenrosette beendet

damit ihr Wachstum. Der Erneuerungstrieb entsteht jeweils lateral in der Achsel des obersten Rosettenblattpaares. 1–2 Niederblättern folgen rosettig gehäufte Laubblätter an der Spitze; erst nach 2 Jahren vegetativer Erstarbung treten wieder Blüten auf. Weiter zurückliegende Achselknospen der Primär- und später auch der erstarkten Seitenachsen wachsen zu  $\geq 1$  cm langen unterirdischen Ausläufern aus, die sich an der Spitze aufrichten und eine wenigblättrige Laubblattrosette bilden. Sie entwickelt sich unter Ausbildung einer verdickten achselbürtigen Wurzel genauso wie die Primärachse. Sproßachsen, Primärwurzel und einzelne achselbürtige Wurzeln weisen mäßiges sekundäres Dickenwachstum auf. Das klonale Wachstum kann mehrere Jahrzehnte dauern.

Die 2 untersuchten Vertreter aus der Sect. *Cyclostigma* verhalten sich ganz konträr. *G. verna* L. besitzt ähnliche Wuchsformcharakter wie *G. acaulis*, lediglich Blätter und Blüten sind größer. Das kompakte Dauerachsensystem weist kürzere Internodien auf, die Zahl und Länge der unterirdischen Ausläufer ist aber viel höher. Damit ist ein deutliches Überwiegen der vegetativen Vermehrung festzustellen. Das Lebensalter liegt durch das ausgeprägte klonale Wachstum bei mehreren Jahrzehnten. *G. verna* ist eine Halbrosetten-Ausläuferstaude. *G. nivalis* L. und *G. utriculosa* L. zählen im Gegensatz dazu als Bienne zu den Halbrosetten-Hapaxanthen.

### Vergleichende ökomorphologische Betrachtung (Abb. 1)

*G. cruciata* ist auf regelmäßige Samenproduktion und gute Keimbedingungen angewiesen. Gering beweidete, unregelmäßig gemähte Wiesenflächen bieten gute Voraussetzungen für das dauerhafte Vorkommen des Kreuzenzians. Wenn die für Keimung und Jungpflanzenetablierung erforderliche Bestandeslücken (Viehtritt) fehlen und hochwüchsige Gräser, Kräuter und Gehölze nicht gemäht werden, verschwindet diese Rote-Liste-Art rasch. *G. asclepiadea* ist dagegen ausgesprochen beharrlich und braucht 1–2 Jahrzehnte zur Erstarbung. Er harrt am Platz der Keimung so lange aus, bis günstige Bedingungen zum Blühen herrschen (Lichtstellung nach Kahlschlag, Windwürfen). Die Diasporenbank im Boden wird nur bei hohem Licht- und Wärmeangebot durch Keimung einzelner Samen verkleinert. *G. punctata* gehört einer von manchen Autoren als ursprünglich betrachteten Sektion an. Die Ausbildung von speichernden Rüben und Sproßbasen mit schwacher Verzweigung ist aber eher ein abgeleitetes Merkmal. *G. pannonica* SCOP. und *G. purpurea* L. verhalten sich fast gleich wie *G. punctata*. *G. acaulis* und *G. clusii* PERR. & SONG. werden oft als nah verwandt (Substrat-Vikarianten) dargestellt, unterscheiden sich hinsichtlich Wuchsform und Chorologie aber deutlich. *G. clusii* besitzt praktisch keine verlängerten unterirdischen Erneuerungssprosse, verhält sich wie typische Halbrosetten-Pleioikormstauden mit überwiegender generativer Vermehrung und besiedelt waldfreie Primärstandorte der Alpen. *G. acaulis* hat weitaus höheres Regenerationsvermögen, wodurch ihm auch die Besiedlung anthropogener Ersatzgesellschaften (beweidete Bürstling-Magerrasen) gelingt. Durch das starke vegetative Vermehrungspotential ist es *G. verna* schließlich sogar ermöglicht, ganz tiefe Lagen (randpannonische Magerwiesen) zu besiedeln.

FOSSATI, A. (1980): Keimverhalten und frühe Entwicklungsphasen einiger Alpenpflanzen. – Veröff. Geobot. Inst. Rübel, Zürich, 73:1–193.

KÄSTNER, A., & G. KARRER (1995): Wuchsformtypen in Mitteleuropa (unveröff. Manuskript).

MEUSEL, H., & A. KÄSTNER (1990): Lebensgeschichte der Gold- und Silberdisteln. Monographie der mediterran-mitteleuropäischen Compositen-Gattung *Carlina*. Bd. 1. Merkmalspektren und Lebensräume der Gattung. – Österr. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl. Denkschr. 127

Anschrift der Verfasser: Gabriele BASSLER, Dipl.-Ing. Alois GRAF, Univ.-Doz. Mag. Dr. Gerhard KARRER, Botanisches Institut, Universität für Bodenkultur, Feistmantelstraße 4, A-1180 Wien.

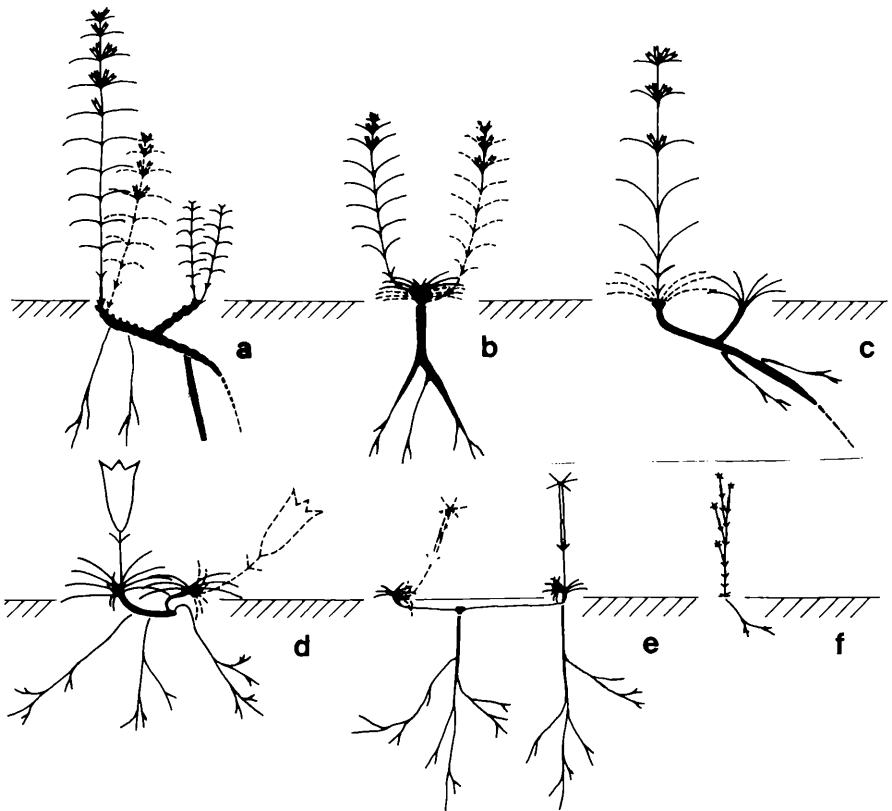


Abb. 1: Vergleichende Darstellung der Wuchsform einiger Arten der Gattung *Gentiana* (schematisch): a: *G. asclepiadea* L., b: *G. cruciata* L., c: *G. punctata* L., d: *G. acaulis* L., e: *G. verna* L., f: *G. nivalis* L.