

# Über die Verzweigung ausläuferbildender Sträucher mit besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu den Stauden

Von Werner Rauh, Halle (Saale)

Mit 13 Textabbildungen

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Halle)

## Inhaltsübersicht

I. Einleitung	S. 187
II. Sträucher mit unterirdischen Ausläufern	„ 193
III. Sträucher mit oberirdischen Ausläufern	„ 207
IV. Sträucher mit Ausläuferästen	„ 216
V. Zusammenfassung	„ 226
VI. Literaturverzeichnis	„ 230

## I. Einleitung

Die Erforschung der Wuchsformen der Pflanzen ist in neuerer Zeit fast ausschließlich von der Seite der Ökologie her in Angriff genommen worden<sup>1)</sup>. Entsprechend ihrer Problematik und Fragestellung handelte es sich bei diesen Untersuchungen weniger um eine exakte Analyse der Entwicklungsgeschichte der Pflanzen und der Art ihrer Verzweigung, als vielmehr um ein Studium ihrer Lebensbedingungen. Man kam demzufolge zu einer vollkommen einseitigen Auffassung über die Wuchsformen, die als Produkt ihrer Umwelt angesehen wurden. Klima und Boden sollten formbildend auf die Gestalt der Pflanze einwirken und Anpassungserscheinungen hervorrufen. Dies trifft jedoch nur in beschränktem Maße zu. Wohl sind Pflanze und Umwelt unlösbar miteinander verbunden; doch darf letztere nicht im Vordergrund der Betrachtungen stehen, sondern der Primat im Entwicklungsgeschehen muß der morphologischen Gestalt mit ihren inneren Potenzen zugestanden werden. So ist es eines der Ziele meiner auf eine vergleichend-morphologische Wuchsformenanalyse eingestellten Arbeiten, den Beweis zu erbringen, daß die Wuchsform weitgehend in einer erblich festgelegten Organisation begründet ist. Dazu bedarf es aber eines eingehenden Studiums der Entwicklungsgeschichte und der durch die Symmetriegesetze bestimmten Verzweigungsverhältnisse. Erst aus der Kenntnis der Gesamtorganisation einer Pflanze heraus lassen sich rückwirkend Schlüsse auf gestaltende Einflüsse der Umwelt ziehen.

<sup>1)</sup> Näheres hierüber vgl. Meusel (1935), S. 127 ff. und Rauh (1937a), S. 398 ff.  
Hercynia, Bd. I, 2.

Nachdem ich derartige vergleichend-morphologische Wuchsformenanalysen für die arktisch-alpinen Spaliersträucher (Rauh, 1937b) durchgeführt habe, sollen sie nunmehr auf eine weitere Gruppe der Holzgewächse, auf die ausläuferbildenden Sträucher übertragen werden, deren Wuchsformen in ihren Beziehungen zu krautigen Pflanzen, den Stauden, Gegenstand der vorliegenden Darstellung sein sollen<sup>1)</sup>.

Nach der Lebensdauer und Blühfähigkeit werden im Bereich der höheren Pflanzen hapaxanthe und pollakanthe Gewächse unterschieden. Als hapaxanth zu bezeichnen sind alle diejenigen, deren vegetative Entwicklung nach einmaliger Blüten- und Fruchtbildung ein Ende findet. Je nachdem, ob sie ihren Lebenszyklus innerhalb eines oder mehrerer Jahre durchlaufen, werden sie eingeteilt in:

- a) monozyklisch-hapaxanthe Gewächse (Annuelle oder Einjährige). Keimung, Blütenbildung, Fruchtreife und Absterben erfolgt innerhalb eines Jahres (viele Ackerunkräuter).
- b) bizyklisch-hapaxanthe Gewächse (Bienne oder Zweijährige). Die Keimung erfolgt im Frühjahr des ersten, Blütenbildung, Samenreife und Tod im Sommer des zweiten Jahres (Rettich, Radieschen, Futterrübe).
- c) pleiozyklisch-hapaxanthe Gewächse (Plurienne oder Mehrjährige). Blütenbildung erfolgt erst nach mehreren bis vielen Jahren. Unmittelbar nach der Samenreife tritt der Tod ein (*Agave*, *Furcraea gigantea*).

Den hapaxanthen Gewächsen werden die pollakanthen oder ausdauernden gegenübergestellt: unterschieden von den ersteren vor allem dadurch, daß das Eintreten der Blütenbildung und Samenreife ihre Lebensdauer nicht begrenzt, sondern daß sie vielmehr mehrere bis viele Jahre hintereinander Blüten hervorbringen können<sup>2)</sup>.

Zu diesen gehören die beiden wichtigen Wuchstypen der Stauden (perennierende Kräuter) und Holzgewächse (Bäume und Sträucher). Beide stehen sich aber nicht als voneinander scharf abgegrenzte, in sich abgeschlossene Gruppen gegenüber, sondern sind durch zahlreiche Zwischenformen miteinander verbunden. Eine Gruppe von solchen Pflanzen, die die morphologische Verbindung zwischen den Stauden und Holzgewächsen herstellt, sind unter anderem die ausläuferbildenden Sträucher, die sowohl Merkmale des Staudenwuchses als auch solche echter Holzgewächse zeigen. Damit ist das Ziel der vorliegenden Studie festgelegt: es sollen die Wuchsformen ausläuferbildender Sträucher bezüglich der Merkmale, die sie einerseits mit Stauden, andererseits mit Holzgewächsen gemeinsam haben, vergleichend dargestellt werden.

Zu besserem Verständnis ist es jedoch notwendig, zuvor die typischen Merkmale der Stauden und Holzgewächse in kurzen Zügen klarzulegen.

#### a) Stauden

Wie schon einleitend erwähnt, handelt es sich um perennierende Kräuter, deren Vegetationsorgane, unabhängig von ihrer Blühfähigkeit, jährlich am Ende jeder Vegetationsperiode bis auf die basalen in oder kurz über dem Boden befindlichen Teile absterben. Diese dienen der Stoffspeicherung und sind demzufolge in vielen Fällen als besondere

<sup>1)</sup> Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt, der hiermit herzlichst gedankt sei.

<sup>2)</sup> Vgl. auch Troll (1937), S. 58 und Warming-Gräbner (1918), S. 155 ff.

Speicherorgane wie Knollen, Rhizome, Zwiebeln, Ausläufer oder Rüben ausgebildet. Die Fortsetzung des Sproßsystems wird von Knospen, die an diesen erhalten gebliebenen unterirdischen Achsentteilen in den Achseln von Niederblättern stehen, übernommen (Innovations- oder Erneuerungsknospen).

Nach der Lage der Innovationsknospen zur Erdoberfläche unterscheidet Raunkiaer (1934) innerhalb der perennierenden Kräuter:

1. Chamaephyten: die Innovationsknospen liegen in einiger Entfernung (5—30 cm) vom Erdboden.
2. Hemikryptophyten: die Innovationsknospen liegen dicht über oder unter der Erdoberfläche.
3. Geophyten: die Innovationsknospen liegen in der Erde verborgen (Rhizom-, Knollen-, Zwiebel-, Rübengeophyten).

Diese Erneuerungsknospen entwickeln sich zu Beginn der nächsten Vegetationsperiode zu fertilen oder sterilen Trieben, die entweder orthotrop wachsen oder mit einer plagiotropen,  $\pm$  langen ausläuferartigen, ober- oder unterirdischen Phase geschwächten Wachstums beginnen, nach einer gewissen Zeit erstarken und sich verdicken, womit gleichzeitig Internodienstauung und Aufrichtung zu orthotropem Wuchs verbunden ist. Erstarkungswachstum plagiotrop orientierter Sprosse und geotropische Umstimmung sind also Vorgänge, die Hand in Hand gehen und bei allen Stauden anzutreffen sind<sup>1)</sup>.

Charakteristisch für viele Stauden ist ferner die Bildung von Erstarkungssprossen<sup>2)</sup>: der Hauptsproß der Keimpflanze und die Triebe der ersten Jahrgänge sind schwach entwickelt, kommen nicht zur Blüte und leben rein vegetativ. Sie bilden lediglich Innovationsknospen, die zu Laubsprossen werden, die gegenüber denen vorhergehender Jahre zunehmend erstarken. Sie werden deshalb als Erstarkungstriebe bezeichnet. Schließlich treten an ihnen Blüten auf.

Was die Ausbildung des Wurzelsystems anlangt, so verhält sich der größte Teil der Stauden einheitlich. Mit Ausnahme der Rübengeophyten<sup>3)</sup> (z. B. *Gentiana lutea*, *Bryonia dioica*, *Phytolacca americana* usw.)<sup>4)</sup> und der hochalpinen Polsterpflanzen, für die der Besitz einer sehr kräftigen, ausdauernden Hauptwurzel charakteristisch ist, haben alle Stauden eine sehr schwach entwickelte Hauptwurzel, die nur auf frühesten Jugendstadien als solche in Erscheinung tritt, dann aber im Wachstum zurückbleibt und abstirbt. Sie wird ersetzt durch zahlreiche kräftige sproßbürtige Wurzeln, die an unter- oder oberirdischen Achsenorganen entstehen.

Als wichtigste Merkmale des Staudenwuchses sind also zusammenfassend herauszustellen:

<sup>1)</sup> Näheres darüber s. Troll (1937), S. 673 ff.

<sup>2)</sup> Vgl. Troll (1937), S. 622.

<sup>3)</sup> Die im gewöhnlichen Sprachgebrauch als Rübepflanzen bezeichneten Gewächse, wie Rettich und Zuckerrübe usw., sind nicht den Stauden zuzuzählen, sondern gehören, wie erwähnt, in die Gruppe der bizyklisch-hapaxanthen Pflanzen, da sie im zweiten Jahr ihrer Entwicklung nach der Samenreife mitsamt ihrer unterirdischen, rübenartig verdickten Wurzel absterben.

<sup>4)</sup> Vgl. Troll (1937), S. 159 ff.

1. jährliches Absterben aller oberirdischen Sprosse bis auf basale, meist in der Erde gelegene Achsenteile, von denen die Stoffspeicherung übernommen wird;

2. Erneuerung durch basale Achselknospen;

3. Auftreten von Erstarkungstrieben;

4. Absterben der Hauptwurzel und Ausbildung zahlreicher sproßbürtiger Wurzeln.

#### b) Holzgewächse

Wie verhalten sich nun demgegenüber die echten Holzgewächse? Welche Merkmale haben sie mit den Stauden gemeinsam und worin unterscheiden sie sich von ihnen?

Der augenfälligste Unterschied zwischen beiden besteht wohl in der Ausbildung der oberirdischen Sproßorgane. Diese fallen nicht einem jährlichen periodischen Absterben anheim, sondern bleiben vielmehr in ihrer Gesamtheit erhalten, was ihnen durch den starken Grad der Verholzung ermöglicht wird (Phanerophyten nach Raunkiaer, 1934). Die oberirdischen Organe selbst mit ihrem kräftig entwickelten Holzkörper übernehmen die Funktion der Stoffspeicherung.

Auch in der Ausbildung des Wurzelsystems bestehen Verschiedenheiten. Allen Holzgewächsen ist der Besitz einer kräftigen, ausdauernden Hauptwurzel eigen, die bei Bäumen stärker als bei Sträuchern hervortritt. Sie sind die besten Beispiele für Pflanzen mit allorhizem Wurzelsystem. Sproßbürtige Wurzeln fehlen meist vollkommen.

Unter den Holzgewächsen lassen sich zwei Hauptformen unterscheiden: die des baum- und strauchartigen Wuchses. Sie sollen im nachfolgenden kurz charakterisiert werden.

Die Bäume (z. B. Esche, Eiche) haben einen kräftigen, oft mehrere Meter hohen astlosen Stamm, der sich in eine reichverzweigte Krone aufteilt. Der Stamm geht aus dem Primärsproß der Keimpflanze hervor, der mehrere Jahre unverzweigt wächst. Tritt aber nach dieser Zeit Verzweigung ein, so macht sich von vornherein eine akrotonie Förderung in der Seitenastbildung bemerkbar, d. h. nur die in der Nähe der Terminalknospe des jeweiligen Jahrestriebes gelegenen Achselknospen entwickeln sich zu Seitenästen. Diese bleiben in den ersten Jahren schwach und sterben bald ab, wodurch der „astlose“ Stamm zustande kommt. Erst erstarkte Seitenäste späterer Jahrgänge bleiben erhalten und bauen die Krone auf.

Basale Achselknospen des Primärsprosses und der jeweiligen Jahresperioden kommen nicht zur Entwicklung, bleiben in Ruhe und fallen später ab. Den Bäumen fehlt also eine über oder in der Erde gelegene Erneuerungszone.

Anders verhalten sich die Sträucher (Hollunder, Berberitze, Stachelbeere, Rose usw.). Bei ihnen tritt nicht ein kräftiger Hauptstamm in Erscheinung, sondern mehrere gleichwertig entwickelte Sprosse. Diese entstehen an der Basis des schwach bleibenden, kümmernden Primärsprosses, wachsen wie krautige Triebe als Schößlinge heran und drängen den Hauptsproß von der Nährstoffzufuhr ab, indem sie alle von den Wurzeln nach oben geleiteten mineralischen Nährstoffe vorher

in sich aufnehmen (vgl. Troll, 1937, Abb. 505, S. 645). Diese Sprosse sind den Erstarkungstrieben der Stauden gleichzusetzen, wenngleich sie gegenüber jenen eine reichere Seitenastbildung zeigen. Erst sie schreiten zur Blütenbildung. Wenn auch die Schößlinge vieler Sträucher (Haselnuß, Pfaffenhütchen, Stachelbeere usw.) eine akrotone Förderungstendenz in der Verzweigung zeigen, worauf im speziellen Teil noch einzugehen ist, so stimmen sie mit den Laubspossen der Stauden doch im Besitz von basalen Erneuerungsknospen überein. Die Achselknospen an der Basis des Primärsprosses und der bereits ausgetriebenen Schößlinge bleiben zum Unterschied von den Bäumen nicht in Ruhe, sondern entwickeln sich zu Trieben, die ihre Abstammungsachsen an Dicke und Länge überflügeln. Gegenüber den Stauden aber bleiben diese Triebe infolge der starken Verholzung in der Gesamtheit erhalten, es sei denn, daß ihre Sproßspitze, die bei Schößlingen bis in den Herbst hinein fortwächst und somit lange einen krautigen Charakter bewahrt, der Winterkälte zum Opfer fällt und abstirbt<sup>1)</sup>.

Lassen wir die Bäume, die innerhalb der Holzgewächse eine Sonderstellung einnehmen, sich aber leicht mit den Sträuchern in morphologische Beziehungen bringen lassen, in dieser Abhandlung außer Betracht und vergleichen nur diese mit den Stauden, so lassen sich trotz Verschiedenheiten gemeinsame Merkmale herausarbeiten.

Gemeinsam ist beiden Wuchstypen:

1. der Besitz basaler, zum Teil geophiler Innovationsknospen und
2. der Besitz von Erstarkungstrieben.

Unterschiede zwischen beiden bestehen:

1. in der Lebensdauer der oberirdischen Vegetationsorgane und
2. in der Ausbildung des Wurzelsystems.

Die Gegensätze zwischen den Stauden und Sträuchern sind demnach nicht so groß, wie es auf den ersten Blick erscheint. Sie werden noch stärker verwischt durch zahlreiche Zwischenformen, von denen in erster Linie die Stauden- und Halbsträucher zu nennen wären. Diese unterscheiden sich von den echten Sträuchern durch eine geringere Verholzung ihrer Triebe, was zur Folge hat, daß die oberirdischen Sprosse im Herbst des ersten Jahres ihrer Entwicklung zum Teil, nach einigen Jahren aber regelmäßig bis zur Erdgrenze absterben. Von den Stauden- und Halbsträuchern sollen in diesem Zusammenhang aber lediglich diejenigen behandelt werden, die sich durch Ausläuferbildung auszeichnen (*Cornus suecica*, *Rubus Chamaemorus*, *R. saxatilis*, *Solanum Dulcamara*).

Auch die ausläuferbildenden echten Sträucher weisen trotz starker Verholzung noch zahlreiche Staudenmerkmale auf.

Auf Einzelheiten wird im Verlauf der speziellen Darstellung einzugehen sein. Hier soll zunächst noch eine Übersicht über die ausläuferbildenden Sträucher und die Möglichkeiten der Ausläuferbildung gegeben werden.

<sup>1)</sup> Auf weitere Einzelheiten soll hier verzichtet werden, da eine ausführliche Bearbeitung der Holzgewächse bereits in Angriff genommen ist.

Wie bei den ausläuferbildenden Kräutern sind bezüglich der Ausläuferbildung und ihrer Lage zum Boden drei Gruppen zu unterscheiden. Von jeder sollen einige typische Vertreter behandelt werden.

### I. Sträucher mit unterirdischen Ausläufern

Die Ausläufer entstehen aus geophilen Innovationsknospen, wachsen eine Zeitlang hypogäisch fort, richten sich dann an ihrer Spitze auf und treten als Laubsprosse über den Boden.

#### 1. Staudensträucher

*Cornus suecica*, *Rubus Chamaemorus*.

#### 2. Halbsträucher

*Polygala Chamaebuxus*, *Teucrium chamaedrys*, *Artemisia rupestris*, *Ononis spinosa* ssp. *procurrens*.

#### 3. Echte Sträucher

##### a) Zwergsträucher

*Vaccinium Myrtillus*, *V. Vidis-Idaea*, *V. uliginosum*, *Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Daphne striata*, *Salix herbacea*, *S. polaris*.

##### b) Aufrechte Sträucher (ein bis mehrere Meter hoch)

*Rosa rugosa*, *Ribes aureum*, *Symphoricarpus racemosus*, *Syringa vulgaris*, *Prunus nana* (n. Hegi, IV, 2, S. 1085).

### II. Sträucher mit oberirdischen Ausläufern

Die Ausläufer entwickeln sich aus dicht über dem Boden liegenden Innovationsknospen, wachsen ein bis mehrere Triebperioden plagiotrop auf dem Substrat hin und richten sich dann auf.

#### 1. Halbsträucher

*Solanum Dulcamara*, *Lycium chinense* (Jugendstadium).

#### 2. Echte Sträucher

##### a) Zwergsträucher

*Betula nana*.

##### b) Kriechsträucher

*Empetrum nigrum*, *Vaccinium oxycoccus*.

(Diese bilden Übergangsformen zu den arktisch-alpinen Spaliersträuchern; die Ausläufer richten sich nicht auf und behalten die plagiotrope Wuchsrichtung bei.)

##### c) Aufrechte Sträucher (ein bis mehrere Meter hoch)

*Evonymus europaea*, *Symphoricarpus vulgaris*, *Polarfichte*, *Betula tortuosa*.

### III. Sträucher mit Ausläuferästen

(vergleichbar dem Verhalten von Kräutern wie

*Lithospermum purpureo-coeruleum*, *Lamium Galeobdolon*, *Vinca minor*).

Ursprünglich orthotrope Schößlinge wachsen im Bogen dem Boden zu und erzeugen sproßbürtige Wurzeln; mit dem Erstarken der Sproßspitze erfolgt Umstimmung zu orthotropem Wachstum.

### 1. Staudensträucher

*Rubus*-Arten (Untergattung *Eubatus*).

### 2. Echte Sträucher

*Ribes Grossularia*, *R. alpinum*; *Forsythia*-Arten; *Cornus sanguinea*; *Jasminum nudiflorum*; *Cotoneaster microphylla*, *C. adpressa*.

Die in den Gruppen I und II angeführten Beispiele sind als echte Ausläufersträucher zu bezeichnen, wenn unter Ausläufern Sproßorgane verstanden werden, die aus basalen, geo- oder photophilen Innovationsknospen ihren Ursprung nehmen und transversal geotrop orientiert sind, d. h. mit einer plagiotropen Phase geschwächten Wachstums beginnen und erst nach einiger Zeit bei gleichzeitiger Erstarkung zu orthotropem Wuchs umgestimmt werden.

## II. Sträucher mit unterirdischen Ausläufern<sup>1)</sup>

### 1. Staudensträucher

Als Staudensträucher sollen diejenigen Gewächse bezeichnet werden, deren oberirdische Sproßorgane keinen oder nur einen geringen Grad der Verholzung zeigen und alljährlich am Ende der Vegetationsperiode bis auf ihre unterirdischen Achsen, die allein die Funktion der Erneuerung übernehmen, absterben (Geophyten). Diese verholzen  $\pm$  stark und dauern demzufolge mehrere bis viele Jahre aus.

Ausgezeichnete Beispiele für Staudensträucher finden sich in der Gattung *Rubus*, von denen die zirkumpolare-subarktische Moltebeere (*Rubus Chamaemorus* L.)<sup>2)</sup> den Betrachtungen zugrunde gelegt werden soll, und in der Gattung *Cornus* mit dem ebenfalls zirkumpolaren schwedischen Hartriegel (*Cornus suecica* L.).

#### *Rubus Chamaemorus* L.

Eine Vermehrung durch Samen scheint nur in seltenen Fällen zu erfolgen, da Angaben über Jugendstadien der Moltebeere vollkommen fehlen. Die starke Ausbreitung und das bestandbildende Auftreten auf Hochmooren, in Calluneten und Fichtenwäldern erfolgt vielmehr ausgiebig durch unterirdische Ausläufer, die auf weite Strecken hin den Boden durchziehen und die einjährigen, krautigen, distich beblätterten Stengel über den Boden senden.

Ein frei präpariertes Ausläufersystem von *R. Chamaemorus*, an dem das charakteristische Verzweigungsbild deutlich hervortritt, ist in Abb. 1 dargestellt. In den Achseln der chlorophyllösen Schuppenblätter (*Nb*) der hypogäischen Sprosse entstehen gemäß der zweizeiligen Blattstellung zwei Reihen von Seitensprossen, die sich morphologisch ungleichwertig verhalten. Fallen die beiden Blattzeilen in die Mediane des radiär gebauten Ausläufers, so entwickeln sich die Oberseitenknospen (*o*) von vornherein zu orthotropen, in ihrem oberirdischen Abschnitt unverzweigten Laubtrieben. Sie beginnen mit einer Reihe von Niederblättern (*Nb*), auf die je nach der Kräftigkeit des Sprosses ohne Übergangsformen 1—4 Laubblätter (*L*) folgen. Eine terminale Blüte (*B*) beschließt das Längenwachstum.

<sup>1)</sup> Das Untersuchungsmaterial wurde teilweise auf Exkursionen der Botanischen Vereinigung Mitteldeutschlands gesammelt, teilweise stammt es aus den reichen Beständen der Botanischen Gärten Halle und Berlin.

<sup>2)</sup> Weitere *Rubus*-Arten werden in Abschnitt IV behandelt.

Die auf der Unterseite des Ausläufers gelegenen Knospen (*u*) dagegen beginnen mit einer ausläuferartigen plagiotropen Phase verlängerter Internodien. Sie wachsen im ersten Jahr in dieser Richtung fort und gehen im zweiten bei gleichzeitiger Erstarkung und geringer Internodienverkürzung zu orthotropem Wuchs über.

Im Herbst sterben alle oberirdischen Triebe bis auf die schwach verholzten hypogäischen Teile *ab*, an denen allein die Innovationsknospen (*Ek*) angelegt werden. Die Fortsetzung der plagiotropen Ausläufer erfolgt immer von unterseitigen, hypoton geförderten Achselknospen.



Abb. 1. *Rubus Chamaemorus* L. Ausläufersystem mit Laubsprossen. *Nb* Nieder-, *L* Laubblätter; *B* terminale Blüte; *Ek* Erneuerungsknospen; *ab* bis zur Erdgrenze abgestorbene vorjährige Laubtriebe, *u* unter-, *o* oberseitige Achselknospen des Ausläufers *A*; *sw* sproßbürtige Wurzeln.

*R. Chamaemorus* zeigt also ein Verhalten, das in allen Zügen mit dem krautiger Ausläuferpflanzen übereinstimmt. Auch in der Ausbildung des Wurzelsystems bestehen keinerlei Unterschiede. Ein allorhizes Wurzelsystem fehlt. Dagegen besitzen alle unterirdischen Achsenteile kräftige sproßbürtige Wurzeln (*sw*), die unterhalb eines jeden Knotens, meist seitlich von der Knospè inseriert, entspringen und die Ausläufer unabhängig vom Hauptwurzelsystem machen. Sie leben somit als selbständige Organe im Boden und können daher in besonderem Maße mechanischen Zerstörungen Trotz bieten, indem jedes

Stück des Ausläufers, das mindestens eine Achselknospe besitzt, seinerseits zu einem neuen Individuum heranwachsen kann.

*Cornus suecica* L.<sup>1)</sup>

Ähnliche Verhältnisse zeigt auch die zirkumpolare *Cornus suecica*, von der Abb. 2 I einen Eindruck im Herbstzustand vermitteln soll. Wie bei *Rubus Chamaemorus* sind die perennierenden Vegetationsorgane, die als Ausläufer mit verlängerten Internodien ausgebildet sind, in den Boden verlagert, den sie auf weite Strecken durchziehen. Sie sind mit wirtelig-dekussierten Schuppenblättern (*Nb*) besetzt und zeigen wiederum die Differenzierung in eine schwache plagiotrope und eine erstarkte orthotrope Phase (*A*), die dem Wachstum zweier Jahrgänge entsprechen, aber nicht sichtbar voneinander abgegrenzt sind. Es tritt uns hier ein Merkmal entgegen, auf das wiederholt hinzuweisen ist, nämlich daß unterirdische Ausläufer die Erscheinung der Periodizität, die an allen oberirdischen Sproßorganen in aus-

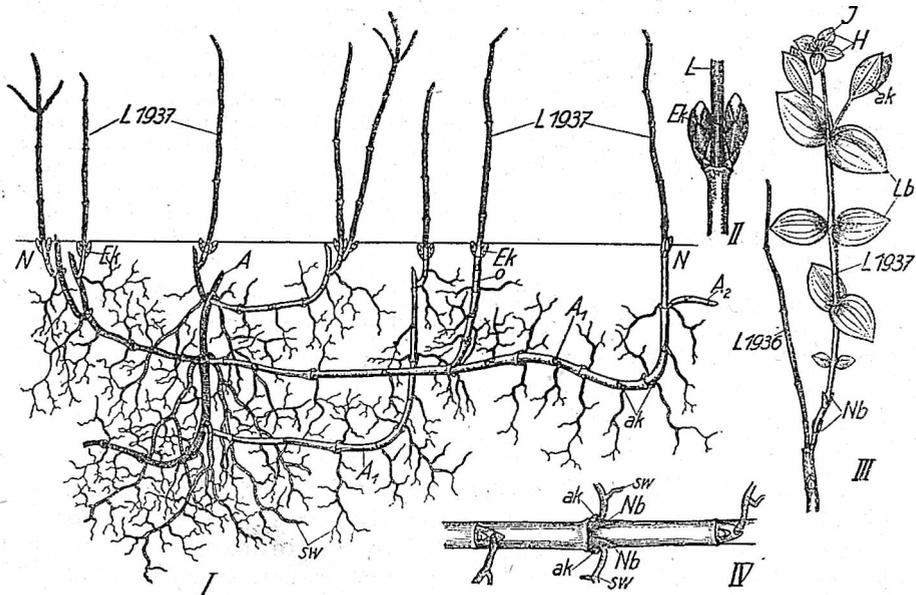


Abb. 2. *Cornus suecica* L. I. Ausläufersystem im Herbstzustand. L 1937 bis zur Erdgrenze (*N—N*) abgestorbene Laubtriebe, an deren Basis in den Achseln transversaler Niederblätter Erneuerungsknospen (*Ek*) angelegt worden sind; *A* primärer Ausläufer, an dessen erstarktem, orthotropem Abschnitt als Fortsetzungssprosse die Ausläufer *A<sub>1</sub>* angelegt worden sind; *A<sub>2</sub>* Anlage eines jungen Ausläufers; *ak* Knospen in den Achseln von Niederblättern *Nb*; *o* orthotroper Achsel sproß. II Erneuerungsknospen vergr. III blühender Laubtrieb. *J* terminale Infloreszenz, unterhalb der zwei Paar von Hochblättern *H* stehen; *Lb* Laubblätter; *ak* Seitensprosse in den Achseln des obersten Laubblattpaares. IV Stück eines Ausläufers vergr. In den Achseln der Niederblätter *Nb* sind Knospen *ak* angelegt, über denen eine sproßbürtige Wurzel *sw* erzeugt wird.

<sup>1)</sup> Die Angaben über *Rubus Chamaemorus* und *Cornus suecica* sind nur als vorläufige Mitteilungen zu betrachten, da entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen aus Mangel an keimfähigen Samen noch nicht ausgeführt sind.

geprägter Form vorhanden ist, vermissen lassen. Grenzen des Wachstums bezüglich des Jahresrhythmus sind also nicht festzustellen.

Die Verzweigung der Ausläufer erfolgt wie bei den Stauden hauptsächlich aus dem erstarkten orthotropen hypogäischen Abschnitt. Alle Knospen dieser Zone des Ausläufers *A* (Abb. 2 I) haben sich zu Ausläufern *A*<sub>1</sub> entwickelt, die ihrerseits mit einer längeren plagiotropen Phase beginnen und sich nach zweijährigem, gelegentlich auch nach einjährigem Wachstum als krautige Laubsprosse über den Boden erheben. Diese beginnen mit Niederblättern, auf die allmählich an Größe und Länge zunehmende Laubblätter folgen, von denen gewöhnlich drei bis vier Paar vorhanden sind (Abb. 2, III *L*). Eine terminale, regelmäßig dichasial verzweigte Infloreszenz (III *J*), unterhalb der zwei Paar lebhaft gefärbter Hochblätter (*H*) stehen, die infolge Internodienstauchung einen vierzähligen Wirtel vortäuschen, beschließt das Längenwachstum der Laubsprosse. Sie sind wie diejenigen von *Rubus Chamaemorus* zunächst unverzweigt. Erst nach der Blüte, zur Zeit der Fruchtreife, entwickeln sich aus dem obersten Laubblattpaar zwei mit einem verlängerten Hypopodium beginnende und zwei bis drei Paar von Laubblättern entfaltende Achselsprosse (Abb. 2, III, *ak*), die aber selbst nicht zur Blüte gelangen und lediglich als Bereicherungstrieb<sup>1</sup> anzusehen sind. Es sind hier bereits die Verzweigungsverhältnisse holziger *Cornus*-Arten (*Cornus sanguinea*) angedeutet, worauf schon Buchenau (1859) hingewiesen hat. So beschließen auch die Sprosse von *Cornus sanguinea* (vgl. S. 224) ihr Längenwachstum durch Ausbildung einer terminalen Infloreszenz, worauf die beiden Achselknospen des obersten Laubblattpaares symnodial-dichasial das Sproßsystem fortsetzen. Während dieses aber in seiner Gesamtheit erhalten bleibt und die sich entwickelnden Achselknospen als wirkliche Fortsetzungsprosse zu bewerten sind, stirbt es bei *Cornus suecica* im Herbst bis zur Erdgrenze (*N—N*) ab. Es wird fortgesetzt durch zwei unmittelbar unter der Bodenoberfläche liegende Knospen, die in den Achseln von Niederblättern stehen und meist in die Transversale der Abstammungsachse fallen (Abb. 2, I, II, *Ek*). Diese Knospen sind bereits zur Blütezeit angelegt und voll entwickelt. Sie treten im Frühjahr des nächsten Jahres als Erneuerungssprosse über die Erde, die einen Abschnitt plagiotropen Wachstums vermissen lassen und sofort die orthotrope Richtung einschlagen (Abb. 2, III). Auf diese Weise entsteht an der Übergangszone Erde — Luft (*N—N*) eines Ausläufers eine büschelige Häufung von abgestorbenen (*L* 1937) und lebenden Sprossen.

Bezogen auf die Gesamtlänge des Ausläufers ist die Verzweigung mesoton gefördert. Es lassen sich deutlich zwei voneinander getrennte Zonen gehäufte Seitenastbildung unterscheiden:

1. in dem erstarkten Abschnitt des zu orthotropem Wachstum übergegangenen Ausläufers,
2. in der Übergangszone Erde — Luft.

Die erste Zone ist als eigentliche Fortsetzungszone zu bewerten, auf deren Ausbildung die starke vegetative Ausbreitung von *Cornus suecica* beruht, die zweite dagegen als Innovationszone, da von ihr die alljährliche Neubildung von Laubsprossen erfolgt. Nach dem Raunkiaerschen Wuchsformensystem nimmt *Cornus suecica* demnach eine Zwischenstellung ein zwischen den Geophyten und Hemikryptophyten.

Zu dieser Mesotonie kommt noch eine allerdings nur andeutungsweise wahrnehmbare akrotone Förderungstendenz der Seitenastbildung, die erst bei holzigen Cornaceen stärker ausgeprägt ist und dort das Verzweigungsbild der oberirdischen Triebe beherrscht.

Auch an dem plagiotropen Abschnitt der Ausläufer stehen in der Achsel eines jeden Schuppenblattes Knospen; doch verharren diese im Ruhezustand. Nur selten treibt eine oberseitige (Abb. 2, I, *o*) zu einem orthotropen Laubsproß aus. Sie treten als Ersatzknospen erst dann in Funktion, wenn das Ausläufersystem zerrissen oder zerstört wird.

<sup>1</sup>) Über deren häufiges Auftreten bei Stauden vgl. Troll (1937), S. 621.

Kräftig ausgebildet ist das sproßbürtige Wurzelsystem. Oberhalb jeder Achselknospe entsteht eine, sich in feine Verästelungen aufteilende Wurzel (Abb. 2 I, IV, *sw*), so daß ein dichtes, unentwirrbares Geflecht sproßbürtiger Wurzeln die Wasserversorgung und mineralische Ernährung der Ausläufer besorgt.

Die Entwicklungsgeschichte ist wie jene von *Rubus Chamaemorus* völlig unbekannt. Sie wird aber wahrscheinlich mit den Ausläuferstauden übereinstimmen; es wird sich also im ersten Jahr nur ein schwacher Hauptsproß bilden, dessen basale Achselknospen zu unterirdischen Ausläufern werden. Der Primärsproß dürfte im Herbst, ohne geblüht zu haben, absterben. Auch die primären Ausläufer werden rein vegetativ leben und erst Erstarkungstriebe späterer Jahrgänge dürften die Blütenbildung übernehmen.

Wir stehen hier somit an der Grenze zwischen krautigen und holzigen Pflanzen; noch überwiegen Merkmale, die als charakteristisch für Staudenwuchs angegeben worden sind. Diese treten aber mit stärkerer Verholzung zurück, wie an den folgenden Beispielen gezeigt werden soll.

## 2. Halbsträucher

Über Halbsträucher mit unterirdischen Ausläufern vgl. S. 215.

## 3. Echte Sträucher

### a) Zwergsträucher

Unter den Zwergsträuchern gibt es zahlreiche Pflanzen mit unterirdischen Ausläufern (vgl. S. 192), von denen aber nur die Heidelbeere (*Vaccinium Myrtillus* L.) ausführlicher behandelt werden soll, da den übrigen, abgesehen von geringen auf Verschiebung der Größenproportionen beruhenden Unterschieden, auf die hinzuweisen sein wird, der gleiche Bauplan zugrunde liegt.

### *Vaccinium Myrtillus* L.

In der Entwicklungsgeschichte der Heidelbeere bestehen noch enge Beziehungen zu den Stauden, die sich vor allem in der Schwäche des Primärsprosses äußern. Dieser wird im ersten Jahr selten größer als 5 cm. Er beginnt an seiner Basis mit zerstreuter Beblätterung, die nach Entfaltung von 2—3 kleineren Laubblättern in Distichie übergeht<sup>1)</sup>. Am Ende der ersten Vegetationsperiode stellt er durch Rudimentieren der Endknospe sein Längenwachstum ein. Er stirbt aber nicht ab, sondern wird im nächsten Jahr von zwei bis drei Achselknospen sympodial fortgesetzt (Abb. 3 I, *Hp II*). Trotzdem bleibt er, wie in dem Schema Abb. 3 II, *Hp* zum Ausdruck gebracht ist, zeitlebens schwach und geht nach einigen Jahren regelmäßig zugrunde. Weit größere Bedeutung erlangen die aus den Achseln der Kotyledonen entspringenden Seitenäste, die den Hauptsproß an Länge und Dicke überflügeln (Abb. 3 I, II, *Cok*). Sie wachsen entweder beide gleichwertig zu orthotropen Trieben heran, oder der eine von ihnen beginnt mit einer kurzen plagiotropen unterirdischen Phase, um sich erst nach einer gewissen Zeit aufzurichten. Beide verzweigen sich zu Beginn des nächsten Jahres wie der Hauptsproß akroton-sympodial. Trotz dieser akrotonen Förderungstendenz an den einzelnen Laubsprossen ist die Verzweigung der Gesamtpflanze ausgesprochen basiton, da auch an der Basis der Kotyledonar-

<sup>1)</sup> Deren Ebene fällt mit der gemeinsamen Mediane der Kotyledonen zusammen.



*Vitis Idaea* gibt du Rietz (1931) monopodial wachsende Ausläufer von über 2 m Länge an.

Die Ausläufer, auf deren kräftiger Ausbildung die starke Ausbreitung der Heidelbeere, die in Kiefern- und montanen Fichtenwäldern das vorherrschende Unterholz bilden kann, beruht, sind mit häutigen, braunen Niederblättern besetzt, die der radiären Achsenstruktur zufolge zerstreut (nach 2/5) stehen. Auch werden reichlich sproßbürtige Wurzeln erzeugt: oberhalb einer jeden Knospe entspringt eine feine, reich sich verzweigende Wurzel (Abb. 3 IV, *sw*), die das üppig entwickelte Ausläufersystem unabhängig von der später zugrunde gehenden Hauptwurzel macht.

Wie bereits für *Cornus suecica* erwähnt worden ist, zeigen die Ausläufer keinen Rhythmus nach Jahresperioden. Durch Internodienstauchung veranlaßte Jahresgrenzen sind also nicht festzustellen<sup>1)</sup>. Lediglich an der weißen Farbe ist der Neuzuwachs zu erkennen, der sich von den bereits verkorkten, braunen, in vorhergehenden Jahren gebildeten Teilen deutlich abhebt. Die Ausläufer wachsen fast während des ganzen Jahres und bewahren längere Zeit einen krautigen Charakter; nur in einer kurzen Winterpause ruht der Längenzuwachs vorübergehend. Nach einer gewissen Zeit — unabhängig vom Jahresrhythmus und wahrscheinlich auch von äußeren Einflüssen — erfolgt dann eine mit kräftigem Erstarkungswachstum und Internodienstauchung verbundene geotropische Umstimmung (Abb. 3 II): der Ausläufer tritt als Laubsproß über die Erde. Seine radiäre Struktur wird zu einer dorsiventralen (Abb. 3 V), womit die 2/5 Blattstellung in eine Distichie übergeht. Gleichzeitig tritt durch Verkümmern der Terminalknospe (Abb. 3 II, *E*) sympodiale Verzweigung ein. Die geförderte oberste Achselknospe stellt sich in die Richtung des orthotropen Abschnittes und setzt diesen fort (monochasiale Verzweigung). Die nächstfolgenden Triebgenerationen (im Schema Abb. 3 II durch schwarze und weiße Tönung voneinander unterschieden) zeigen eine deutliche Erstarkung, die sich darin äußert, daß nicht nur eine Achselknospe, sondern mehrere austreiben, von denen die oberste

<sup>1)</sup> Ich muß es mir vorbehalten, an anderer Stelle in einer eingehenden Untersuchung über Ausläuferpflanzen auf die Rhythmik und Periodizität der Ausläuferbildung und des Ausläuferwachstums näher einzugehen.

#### Erklärung zu Abb. 3

Abb. 3. *Vaccinium Myrtillus* L. I junge Pflanze; II Wuchsform schematisch. *W* Hauptwurzel; *H* Hypokotyl; *Co* Kotyledonarnarben; *Hp* Hauptsproß mit den zwei Triebperioden I u. II; *Cok1*, *Cok2* Kotyledonarsprosse; *A1*, *A2* deren basale, ausläuferartige Seitensprosse 1. und 2. Ordnung, die sich an ihren Enden aufrichten und sympodial verzweigte oberirdische Triebe liefern (Sympodialglieder in II abwechselnd schwarz und weiß gehalten); *E* verkümmerte Triebspitze; *x* Jahresgrenze eines Ausläufers. III Stück eines Ausläufers; *b* Niederblätter bzw. deren Narben, in deren Achseln Knospen stehen, über denen in Einzahl sproßbürtige Wurzeln *sw* angelegt werden. IV Seitenast eines oberirdischen Sprosses mit akroton geförderter Knospenbildung; *kl*—5 Achselknospen, deren untere ruhend bleiben (*R* in II). V Querschnitt durch einen zweizeilig beblätterten Laubsproß. *M* Mark; *sX* sekundäres Xylem (schraffiert); *sP* sekundäres Phloëm; *Sk* Sklerenchymring; *R* primäre Rinde; *Ep* Epidermis. VI *Vaccinium Vitis Idaea* L. Stück eines monopodial wachsenden Laubtriebes, drei Jahrgänge (1—3) umfassend mit akroton geförderter Seitenastbildung; *Nb* Niederblätter, die am Beginn eines jeden Jahrestriebes stehen; *J* terminale Infloreszenz.

kräftigste (Abb. 3 IV,  $k_5$ ) den direkten Fortsetzungsprozeß bildet, die rückwärtigen sich zu Seitenästen entwickeln, die basalwärts an Länge und Dicke abnehmen (pleiochasiale Verzweigung). Die basalen Knospen (Abb. 3 II,  $R$ ) einer Triebperiode bleiben jeweils in Ruhe. Diese Art der Verzweigung bedingt den charakteristischen bäumchenartigen Wuchs der Heidelbeertriebe. Ein 10—20 cm hoher „unverzweigter“, bis zu 0,5 cm dicker Stamm geht in eine reich verzweigte, sparrige Krone über (Abb. 3 II,  $A_1$ ). Die Sparrigkeit beruht darauf, daß die ursprünglich der zweizeiligen Blattstellung zufolge in einer Ebene angelegten Seitensprosse Torsionen ausführen und eine zerstreute Stellung vortäuschen.

Die Blüten stehen seitlich in der mittleren Region einer Triebperiode oder an der Basis von Seitenästen. Sie beeinflussen also in keiner Weise das Verzweigungsbild. Anders liegen die Verhältnisse bei sonstigen Ericaceen, wie *Vaccinium Vitis Idaea*, *V. uliginosum*, *Andromeda polifolia* und *Ledum palustre*. Diese wachsen bis zur Blühreife monopodial; erst dann tritt infolge terminaler Infloreszenzstellung Sympodienbildung ein.

An den unterirdischen Ausläuferabschnitten, die den Symmetriegesetzen viel weniger unterworfen sind, ist die Verzweigung nicht so regelmäßig. Wenig ausgeprägt ist die longitudinale Symmetrie, stärker die laterale. Infolge der zerstreuten Beblätterung und der radiären Struktur der Ausläufer wäre zu erwarten, daß allseitige Verzweigung herrscht. Das ist aber nicht der Fall. Die oberseitigen Knospen bleiben vielmehr in Ruhe; lediglich laterale und unterseitige entwickeln sich abermals zu plagiotropen Ausläufern (Abb. 3 II,  $A_2$ ), die dünn beginnen, erstarken und sich aufrichten. Eine Häufung der Ausläuferbildung zweiter Ordnung läßt sich auf der Unterseite der erstarkten Übergangszone von plagiotropem zu orthotropem Wuchs feststellen (Hypotonie). Es findet diese Häufung ihre Erklärung darin, daß in diesem Abschnitt erhöhte Stoffspeicherung stattfindet. Der Ausläufer in seiner Gesamtheit (ober- und unterirdischer Abschnitt) läßt also wie bei *Cornus suecica* zwei Förderungszonen in der Seitenastbildung erkennen:

1. eine unterirdisch-mesotone (Übergangszone von plagiotropem zu orthotropem Wuchs): unterseitige Achselknospen werden zu Fortsetzungssprossen;

2. eine oberirdisch-akrotone, bedingt durch Absterben der Terminalknospe: Knospen in den Achseln der obersten Laubblätter werden zu Seitenästen.

Was die Gesamtverzweigung der Heidelbeere anlangt, so ist, wie schon an anderer Stelle (Rauh 1937, b) betont wurde, scharf zu unterscheiden zwischen der Verzweigung der einzelnen Triebe und der des Primärsprosses. Erstere zeigt eine ausgesprochen akrotone, letztere eine basitone Förderung in der Seitenastbildung.

*Daphne striata* Tratt., *Ledum palustre* L., *Salix herbacea* L.

Extremer als bei *Vaccinium Myrtillus* tritt die akrotone Verzweigung der Laubtriebe bei anderen ausläuferbildenden Zwergsträuchern wie *Daphne striata* und *Ledum palustre* in Erscheinung. Sie zeichnen sich dadurch aus, daß sie auf Jugendstadien monopodial wachsen und sich erst nach erlangter Blühreife infolge terminaler Infloreszenzstellung

sympodial verzweigen. Die Seitenastbildung ist in beiden Fällen akroton gefördert. Im ersteren Fall setzen Terminalknospe und zwei bis drei obere, im letzteren nur die unmittelbar unterhalb der Infloreszenzregion gelegene Achselknospen das Sproßsystem fort.

Bei *Daphne striata* erfolgt nach der Blüte regelmäßig gabelige (di- bis trichasiale) Verzweigung<sup>1)</sup>; die Seitenäste weisen einen gleichmäßigen Längenzuwachs auf, so daß ein Zwergkugelbusch mit fast einheitlicher Oberfläche resultiert. Der Hauptsproß und die kräftige, bis zu 30 cm lange Hauptwurzel bleiben zeitlebens erhalten.

Eine Sonderstellung nimmt der Sumpfporst (*Ledum palustre* L.) ein, von dem Lindmann (1914) „Miniaturbäume“ von 0,5 bis 1 m Höhe angibt. Es sind organisations-typisch auch wirkliche Bäume, die in Stamm und Krone gegliedert sind. Ihr bäumchen-förmiger Wuchs kommt auf folgende Weise zustande: die Jugendstadien wachsen monopodial, in den ersten Jahren keine oder nur schwache, bald absterbende Seitenäste bildend. Tritt dann aber zur Zeit der Blühreife Verzweigung ein, so entwickelt sich zunächst nur eine obere Achselknospe, die sich in die Richtung des Primärsprosses stellt [vgl. über den Boden getretene Ausläufer von *Vaccinium Myrtillus* (Abb. 3, II)]. Es entsteht so ein scheinbar einheitlicher Stamm, dessen monochasialer Aufbau bei der sekundären Verdickung gänzlich verwischt wird. Erst mit zunehmender Erstarkung setzt pleio-chasiale Verzweigung ein: mehrere Achselknospen unterhalb der Infloreszenzregion werden zu Fortsetzungssprossen, die ihrerseits durch reiche Verzweigung die Krone aufbauen.

Für *Ledum palustre* geben Grewillius und Kirchner (1923) das Auftreten von Wurzelsprossen an. Doch dürfte es sich dabei um Ausläufer handeln; mir selbst wenigstens ist die Feststellung von Wurzelsprossen nicht gelungen.

In der Entwicklungsgeschichte stimmen die oben erwähnten Arten vollkommen mit der von *Vaccinium Myrtillus* überein, so daß hierauf Bezug genommen werden kann<sup>2)</sup>.

Ein niedriger ausläuferbildender Zwergstrauch, dessen Sproßsystem vollkommen in die Erde geschlüpft ist und der nur die verholzten, sympodial verzweigten Triebe über die Erde sendet, die sich 2—3 Zentimeter über diese erheben, ist die alpine Kraut-weide, *Salix herbacea* L. Ihre Entwicklungsgeschichte und Verzweigungsverhältnisse, die nach dem Vorausgegangenen nichts Neues bieten, habe ich vor kurzem (Rauh 1937 b) an anderer Stelle behandelt, woauf hiermit verwiesen sei.

Worin gleichen nun die behandelten Zwergsträucher den Stauden und welche Merkmale haben sie mit den echten Holzgewächsen gemeinsam?

Wie die Stauden zeichnen sie sich aus:

1. durch den Besitz eines schwach entwickelten, später zugrunde gehenden Hauptsprosses (Ausnahme: *Daphne striata*),
2. durch das Auftreten von Erstarkungssprossen und
3. durch die Bildung geophiler Innovationstriebe. Diese weisen wie die Stolonen krautiger Pflanzen eine ausgeprägte Dickenperiode auf.

Auf das Verhalten der Holzgewächse weist hin:

1. das Erhaltenbleiben oberirdischer Sprosse, die zum Teil stark verholzen,
2. die akroton Verzweigung der Laubtriebe,
3. die kräftige Ausbildung der Hauptwurzel (*Daphne striata*).

<sup>1)</sup> Vgl. Rauh 1937 b, Taf. VII, Fig. 2.

<sup>2)</sup> Abbildungen von Jugendstadien von *Ledum palustre* und *Andromeda polifolia* — allerdings sehr schlechte — finden sich bei Sylven, 1906.

## b) Aufrechte Sträucher

Als Vertreter dieser Gruppe soll eine Schneebeerenart, *Symphoricarpus racemosus* Michx., behandelt werden, über die bereits Angaben von Vöchting (1884) vorliegen. Wir lernen an diesem Beispiel gleichzeitig die typischen Verzweungsverhältnisse bogig gewachsener Schößlingssträucher kennen, die in neuester Zeit von Troll (1937) für *Rosa*, *Berberis* und *Sambucus nigra* eingehend erörtert worden sind.

Als charakteristische Merkmale strauchartigen Wuchses haben wir schon eingangs das Fehlen eines physiognomisch hervortretenden Hauptsprosses hervorgehoben. Dieser bleibt in der Entwicklung zurück und stellt nach wenigen Jahren, oft schon nach dem ersten, sein Wachstum ein. Er wird von basalen Achselsprossen übergipfelt. Diese wachsen ganz wie krautige Triebe schönlingsartig heran und können in einem Jahr beträchtliche Dimensionen erreichen: So sind beispielsweise bei *Sambucus nigra* Schößlinge von 4 m Länge keine Seltenheit; bei *Symphoricarpus* erreichen sie immerhin eine Länge bis zu 2 Metern. Sie weisen ein bis in den späten Herbst hinein andauerndes Spitzenwachstum auf, was zur Folge hat, daß die Triebspitzen nicht genügend verholzen und den Herbstfrösten zum Opfer fallen. Im zweiten Jahr tritt Verzweigung ein, die aber nicht akroton, sondern mesoton gefördert ist.

*Symphoricarpus racemosus* Michx.

Diese soeben für viele Schößlingssträucher allgemein geschilderten Verhältnisse treffen nun auch, wie in dem Schema Abb. 4 zum Ausdruck gebracht ist, für *Symphoricarpus* zu. Im ersten Jahr entfaltet sich ein 10—30 cm großer Hauptsproß (*H<sub>p</sub>*), der als Bereicherungstriebe in seiner mittleren Region schwache Seitenäste ausbildet. Im Herbst stellt er durch Vertrocknen oder Absterben der Triebspitze sein Längenwachstum ein. Er wird aber in der nächsten Vegetationsperiode nicht durch spitzenständige Achselknospen fortgesetzt, sondern Kotyledonarknospen und basale Achselknospen, die hemikryptophytisch den Winter überdauern haben, gelangen als Innovationstriebe zur Entwicklung. Die Verzweigung der Gesamtpflanze ist also deutlich basiton gefördert. Diese Knospen wachsen zunächst zu orthotropen Schößlingen heran, die den Hauptsproß an Länge und Dicke überflügeln und den Erstarkungstrieben krautiger Gewächse gleichzusetzen sind. Sie behalten aber nicht lange diese Wuchsrichtung bei, sondern gehen in ihrem oberen Teil zu plagiotropem Wuchs über. Es ist dies jedoch keine bloße Lastkrümmung, sondern ein aktiver Vorgang, bedingt durch ungleichmäßiges Dickenwachstum des Holzkörpers. Die Oberseite zeigt, wie ein Schnitt durch einen zweijährigen Schößling (Abb. 5 IV) erkennen läßt, eine deutliche Förderung des Dickenzuwachses (Epitonie). Diese Epitonie ist schon früh von Kny (1882) und Wiesner (1892) an den horizontalen Ästen von Laubhölzern beobachtet worden. Nicht in den Kreis ihrer Betrachtungen gezogen haben sie aber die Verschiedenheiten in der Organbildung auf Ober- und Unterseite, die diese Epitonie zur Folge hat<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Welches die tieferen Ursachen sind, die diese Umkrümmung auslösen — ob es sich ausschließlich um eine geotrophe Erscheinung handelt oder ob auch das Licht maßgebende Einflüsse hat — müssen experimentelle Untersuchungen zeigen. Der Vor-

Die Schößlinge sind im ersten Jahr ihrer Entwicklung normalerweise unverzweigt; nur wenn sie kräftig genug sind, weisen sie ein proleptisches Austreiben mittlerer Achselknospen auf.

*Symphoricarpus* zeichnet sich durch dekussierte Blattstellung aus. Es fallen zwei Blattzeilen in die Median- und zwei in die Transversalebene des Schößlings. Untersucht man nun einen bogigen, unverzweigten Schößling im Herbst auf die Ausbildung seiner Achselknospen, so kann man feststellen, daß die basalen zwar die kräftigsten sind und

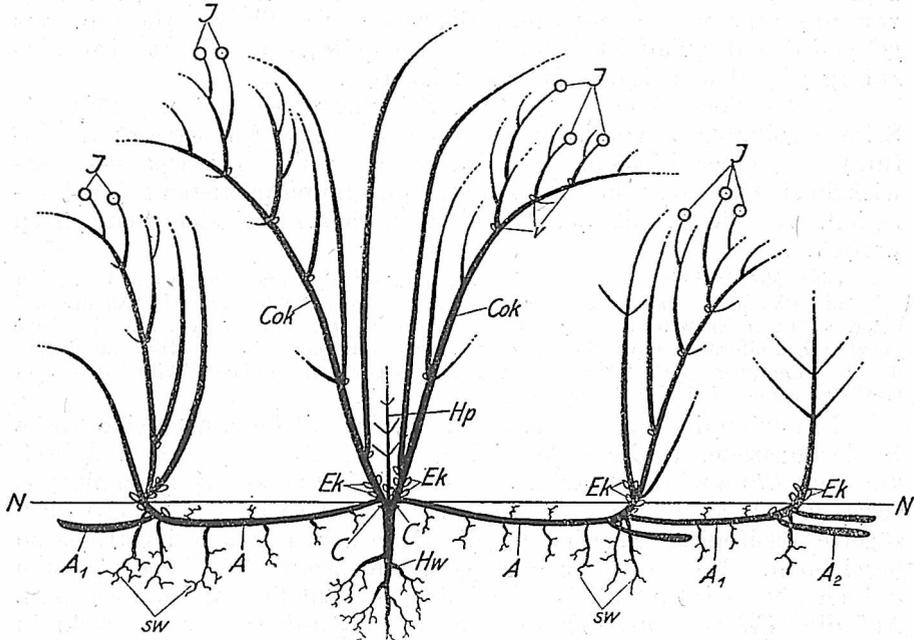


Abb. 4. *Symphoricarpus racemosus* Michx. Verzweigung schematisch. Hw Hauptwurzel; Hp Haupttrieb, an dessen Basis sich Kotyledonartriebe (Cok) schößlingsartig entwickelt und epiton verzweigt haben; punktiert: die jeweils im Herbst absterbenden Triebspitzen; Ek Erneuerungsknospen, von denen einige zu unterirdischen Ausläufern (A 1, A 2) austreiben, die nach 1—2 Jahren als Laubtriebe über die Erde treten; N—N Bodenniveau; sw sproßbürtige Wurzeln. In dem Schema sind nur die medianen, nicht die transversalen Seitenäste zum Ausdruck gebracht.

die Knospen nach der abgestorbenen Spitze an Größe abnehmen, daß aber transversale und mediane Knospen gleichwertig entwickelt sind. Es besteht vor allem kein Unterschied in der Knospengröße zwischen der morphologischen Ober- und Unterseite, d. h. alle medianen Knospen — ober- wie unterseitige — sind völlig gleich ausgebildet. Eine Verschiedenheit macht sich erst bemerkbar, wenn diese Knospen im zweiten Jahr auszutreiben beginnen: die transversalen wachsen nämlich zu gleichwertigen, die medianen zu ungleichwertigen Seiten-

gang als solcher tritt jedenfalls ein und beeinflußt das Verzweigungsbild, doch nicht derart tiefgreifend, daß Rück- oder Umbildungen von Organen vorgenommen werden, sondern daß nur eine Förderung bzw. Hemmung von Organanlagen erfolgt.

ästen heran. Es tritt deutlich eine epitone Förderung in der Seitenastbildung zutage; nur die auf der Oberseite gelegenen, in Abb. 4 und 5 II, V mit  $m$  bezeichneten Knospen werden zu kräftigen Seitenästen; die unterseitigen,  $m'$ , bleiben in Ruhe oder treiben doch nur selten zu schwachen Seitenästen aus, die bereits am Ende der Vegetationsperiode wieder absterben. Für die weitere Verzweigung sind sie bedeutungslos (Abb. 5 II, V).

Diese Epitonie scheint nicht in der inneren Organisation der Pflanze begründet, sondern vielmehr eine Folge äußerer Reize zu sein, vor allem von negativer Geotrophie. Bleibt ein Schößling orthotrop, was gelegentlich der Fall ist (Abb. 4, rechte Seite), so erfolgt eine allseitig gleichwertige Seitenastbildung.

In der Verzweigung treten am Schößling zwei Zonen geförderter Seitenastbildung hervor, einer mittleren (Übergang zu bogigem Wachstum) und einer basalen. Zu Beginn einer Vegetationsperiode entwickeln sich zunächst nur Knospen der oberen und mittleren Schößlingsregion, von denen die der letzteren zu den kräftigsten Seitenästen werden.

Diese Mesotonie ist auch ersichtlich aus der Blattgröße und Blattform. Abb. 5, III zeigt die Blattfolge eines noch unverzweigten krautigen Schößlings. Er beginnt mit chlorophyllosen Niederblättern, die den Knospenschuppen entsprechen, auf die kleine ganzrandige, eiförmige Laubblätter folgen (Abb. 5, III, *a*), die in der Mitte, zu Beginn der Umkrümmung die Gestalt von Abb. 5, III, *b* zeigen und im oberen Teil wiederum an Größe abnehmen (Abb. 5, III, *c*).

Zu Beginn des Sommers aber tritt zu der mittleren noch eine basale Förderungszone. In der Nähe der Erde (Abb. 4,  $N-N$ ) gelegene Achselknospen ( $Ek$ ) wachsen zu krautigen Schößlingen heran, die ihren Mutter sproß jeweils an Länge und Dicke überflügeln (Abb. 4, 5 II,  $m_1$ ) (verzögerte Basitonie). Sie sind als die eigentlichen Innovationstriebbe zu bezeichnen. Auch an ihrer Basis treten Knospen auf, die in nächsten Jahren abermals zu kräftigen orthotropen Schößlingen heranwachsen. Auf diese Weise entstehen etagierte Sträucher, wie sie wohl in schönster Ausbildung bei *Sambucus nigra* anzutreffen sind. Jede Etage entspricht einem Jahrgang, der mehrere Vegetationsperioden erhalten bleibt.

Einige dieser basalen Knospen aber, die unmittelbar unter der Bodenoberfläche liegen, sind nicht negativ, sondern transversal geotrop. Sie werden demzufolge zu hypogäischen, plagiotropen Ausläufern von „spargelähnlicher Gestalt“ (Vöchting, 1884, S. 74) mit wirtelig dekussiert stehenden Niederblättern (Abb. 5 I). Sie bewahren lange Zeit einen krautigen Charakter und sind auch später nur wenig verholzt. Sie erzeugen allseitig sproßbürtige Wurzeln, von denen die kräftigsten unterhalb eines Knotens auf der Unterseite stehen, was auf einen leicht dorsiventralen Bau des Ausläufers hinweist. Auch in der Verzweigung kommt dieser zum Ausdruck; sie ist amphiton-hypoton, d. h. nur Knospen der transversalen und unterseitig medianen Blätter werden zu Fortsetzungssprossen (Abb. 5 I, *u*). Es besteht hierin ein Gegensatz zu den epigäischen Abschnitten, bei denen im wesentlichen nur oberseitige und seitliche Knospen zur Entwicklung gelangen.

Die Ausläufer leben im ersten Jahr unterirdisch und stellen im Herbst ihr Längenwachstum ein. Sie scheinen gegenüber denen aller bisher

behandelten Beispielen Jahresrhythmen zu zeigen. So läßt der in Abb. 5 I dargestellte Ausläufer eine deutliche Jahresgrenze bei der mit

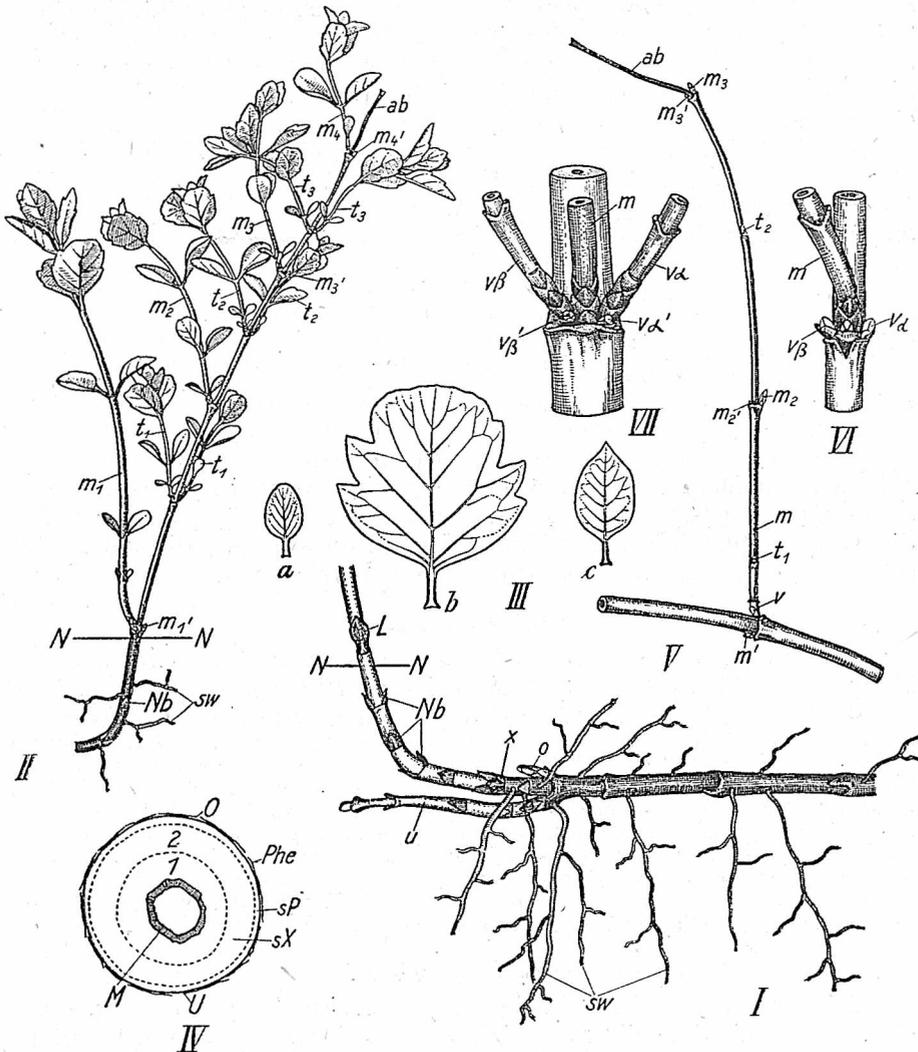


Abb. 5. *Symphoricarpos racemosus* Michx. I unterirdischer zweijähriger (Jahresgrenze bei  $x$ ) zu orthotropem Wuchs übergehender Ausläufer;  $u$  unter-,  $o$  oberseitige Knospen in den Achseln von Niederblättern  $Nb$ ;  $L$  Laubblätter;  $sw$  sproßbürtige Wurzeln;  $N-N$  Bodenniveau. II Verzweigung des epigäischen Abschnittes eines Ausläufers.  $m$  mediane,  $t$  transversale Seitenäste; die auf die Unterseite fallenden Knospen  $m'$  verharren in Ruhe;  $ab$  abgestorbene Triebspitze. III Blattfolge eines Schößlings:  $a$  basale,  $b$  mittlere,  $c$  obere Region. IV Querschnitt durch einen bogig gewachsenen zweijährigen (1—2) Schößling.  $O$  die geförderte Ober-,  $U$  die geminderte Unterseite;  $M$  Markhöhle (schraffiert der erhalten gebliebene Teil des Markes);  $sX$  sekundäres Xylem;  $sP$  sekundäres Phloem;  $Phe$  Phellem. V Stück eines bogigen Schößlings, die epitone Förderung der medianen Knospen zeigend;  $v$  Vorblattknospe. VI—VII Verzweigung der oberseitigen, medianen Seitenäste;  $va, vb$  Knospen in den Achseln der transversalen Vorblätter des Seitensprosses  $m; va', vb'$  Vorblattknospen von  $va$  und  $vb$ .

× bezeichneten Stelle erkennen, bis zu der er im Sommer des ersten Jahres gewachsen war. Der Neuzuwachs des zweiten Jahres, der sich durch seine weiße Farbe von der braunen, bereits verkorkten ersten Triebperiode abhebt, beginnt mit einer Zone gestauchter Internodien die der Knospenschuppenregion einer austreibenden Laubknospe entspricht. Er wächst nur kurze Zeit in dieser Richtung fort und richtet sich dann, ohne sich merklich zu verdicken, auf; den Niederblättern folgen allmählich an Größe zunehmende Laubblätter (Abb. 5 I, II, L). Der epigäische Abschnitt erreicht im ersten Jahr eine Höhe von 0,5 bis 1 m und geht sehr bald zu bogigem Wachstum über. Verzweigung tritt erst im zweiten Jahr in der bereits geschilderten Weise ein (Abb. 5 II).

Die Seitenzweige der mittleren und oberen Schößlingsregion sind ziemlich kurzlebig. Nach 2—3 Jahren, vor allem nach der Fruchtreife — die Blüten stehen terminal — sterben sie bis zur Abgangsstelle ab. Die Fortsetzung übernehmen Triebe, die in den Achseln der transversalen Vorblätter, *va* und *vβ* (Abb. 5, VI, stehen und ihrerseits wieder durch die Vorblattknospen, *va'* und *vβ'* (Abb. 5, VII), fortgeführt werden, so daß in jeder Blattachsel, besonders den oberseitigen, ein Büschel von z. T. lebenden, z. T. abgestorbenen Seitenästen steht. Diese Art der Erneuerung ist aber nur eine beschränkte Zeit möglich, da der Schößling nach einigen Jahren bis zur basalen Innovationszone abstirbt.

Trotz der mesotonen Förderung in der Seitenastbildung der epigäischen Schößlinge ist die Gesamtverzweigung von *Symphoricarpus* als basiton zu bezeichnen, da an der Basis des Primärsprosses sowohl die Kotyledonar- wie alle späteren Erstarkungssprosse, die die Fortsetzung und Innovation übernehmen, angelegt werden.

#### *Ribes aureum*

Ähnlich unterirdische Ausläufer hat *Ribes aureum*, bei dem aber der Hauptsproß stärker hervortritt als bei *Symphoricarpus*.

Dieser bleibt weder schwach, noch stellt er sein Wachstum am Ende des ersten Jahres ein; er kräftigt sich vielmehr und wächst unter akrotoner Verzweigung monopodial fort. Wäre dies der alleinige Verzweigungsmodus, so würde schon nach kurzer Zeit ein baumartiger Wuchs resultieren. Dem ist aber nicht so, da im zweiten bis dritten Jahre basale Knospen an ihm zur Entwicklung gelangen (verzögerte Basitonie), von denen einige zu orthotropen Schößlingen heranwachsen, einige nahe unter der Erdoberfläche liegende aber Transversalgeotropismus zeigen und in horizontaler Richtung wachsen. Sie werden zu bleichen unterirdischen Ausläufern, die nach einer längeren Phase plagiotropen Wachstums sich als orthotrope Laubtriebe über die Erde erheben und das Verzweigungsbild des Hauptsprosses wiederholen.

#### *Syringa vulgaris* L.

Ein schönes Beispiel, bei dem in klarer Weise die Symmetriegesetze, die in erster Linie für die Verzweigung der Holzgewächse verantwortlich zu machen sind, zum Ausdruck kommen, ist der Flieder, *Syringa vulgaris* L.

Sein Verzweigungsbild wird vor allem von der longitudinalen Symmetrie beherrscht. Es ist bekannt, daß der Flieder sich durch gabelige (dichasiale) Verzweigung auszeichnet, die an die Dichotomie vieler *Pteridophyten* (*Lycopodium*) erinnert und auch heute noch von schlechten Beobachtern als solche beschrieben wird. Sie ist die Folge einer extrem akrotonen Förderung der Seitenastbildung. Solange die Triebe vegetativ leben, stirbt regelmäßig im Herbst, oft schon im Hochsommer, die Terminalknospe ab und wird von den beiden obersten Achselknospen sympodial fortgesetzt. Nur diese kommen zur Entwicklung, während alle rückwärtigen eines Jahrestriebes in Ruhe bleiben. Auch zur Blütezeit erfährt die Verzweigung keine Änderung, da die bisher funktionslose Terminalknospe zum Aufbau einer Infloreszenz verbraucht wird. Diese regelmäßige Verzweigung wiederholt sich in jeder Vegetationsperiode, so daß die Krone von Fliederbäumen die

Gestalt einer lockeren Halbkugel (vgl. *Daphne striata*, S. 201) annehmen kann. Ich gebrauche absichtlich den Ausdruck „Fliederbäume“, da *Syringa vulgaris* häufig nicht in strauchiger Ausbildung, sondern als Baum mit deutlichem Stamm anzutreffen ist. Worauf diese Stammbildung beruht, muß die Entwicklungsgeschichte zeigen, über die leider keine Angaben vorliegen. Grundsätzlich bestehen zwei Möglichkeiten, die durch das Verhalten der monopodialen und sympodialen Bäume vorgezeichnet sind<sup>1</sup>). In beiden Fällen würde die Verzweigung selbst akrotone Förderung zeigen.

Zu dieser Äkrotonie kommt noch basale Innovation, indem verspätet basale Knospen der Primärsproßregion zu hypogäischen Ausläufern werden, die in der Literatur fälschlich als Wurzelsprosse beschrieben worden sind. Solange sie unterirdisch leben, bleibt ihre Terminalknospe erhalten; sobald sie aber als Laubtriebe über den Erdboden treten, setzt sofort sympodiale Verzweigung ein (vgl. *Vaccinium Myrtillus*, *Salix herbacea*).

Im Gegensatz zu *Symphoricarpus* verholzen die epigäischen Abschnitte der Ausläufer sehr schnell, was nicht Wunder nimmt, da *Syringa vulgaris* eine ausgesprochene Holzpflanze ist und kaum noch Merkmale von Stauden besitzt.

Die oben behandelten Pflanzen werden häufig als Ziersträucher kultiviert. Die Ausläuferbildung hat daher für die gärtnerische Praxis eine große Bedeutung, indem die Vermehrung ausschließlich durch Abstecken von Ausläufern erfolgen kann. Diese können mit Hilfe ihrer sproßbürtigen Wurzeln zu neuen Individuen heranwachsen. Eine natürliche Loslösung der Ausläufer von ihrer Mutterpflanze erfolgt nur in seltenen Fällen.

Mit den Stauden gemeinsam hat diese Gruppe von Sträuchern lediglich den Besitz basaler Innovationsknospen und schwach verholzter Ausläufer.

### III. Sträucher mit oberirdischen Ausläufern

Die Ausläufer dieser Gruppe von Sträuchern unterscheiden sich von gewöhnlichen Laubtrieben nur durch ihre plagiotrope Wachstumsrichtung. Wie jene lassen sie eine deutliche Periodizität, bzw. Jahresrhythmen erkennen insofern, als am Ende jeder Vegetationsperiode das Wachstum durch Ausbildung einer von Knospenschuppen umhüllten Terminalknospe vorübergehend eingestellt wird.

#### 1. Echte Sträucher

##### a) Aufrechte Sträucher

Es soll mit der Schilderung aufrechter Sträucher begonnen werden, da diesen weitgehend die Darstellungen von Abschnitt II, 3b zugrunde gelegt werden können.

##### *Symphoricarpus vulgaris* Michx.

*S. vulgaris* besitzt im Gegensatz zu *S. racemosus* oberirdische Kriechsprosse. Das Verzweigungsbild der orthotropen Triebe beider Arten dagegen stimmt vollkommen überein.

Auch über *S. vulgaris* liegen bereits gute Angaben von Vöchting (1884) vor. „Haben die Hauptaxen eine gewisse Stärke<sup>2</sup>) erreicht, so

<sup>1</sup>) Vgl. darüber die Darstellung bei Troll (1937, S. 636)! Es sei bemerkt, daß bei *Syringa reflexa* die Verzweigung eine rein monopodiale ist und als solche auch nach Eintritt der Blühreife beibehalten wird. Bei *S. vulgaris* dagegen käme monopodialer Wuchs nur in der Jugend in Frage; es bestünde in diesem Fall grundsätzliche Ähnlichkeit mit *Rhamnus pumila*, dem bekanntesten alpinen Spalierstrauch, an dem ich feststellen konnte (Rauh, 1937b), daß nach anfänglich monopodiale Wachstum mit eintretender Verzweigung Sympodienbildung beginnt.

<sup>2</sup>) Wahrscheinlich im 2. oder 3. Jahr.

erzeugen sie an ihren Basen, meist dicht über der Erdoberfläche, Innovationsprosse, welche nicht aufwärts, sondern horizontal auf dem Boden hinwachsen. Dieselben sind mit stattlichen, in zweigliedrigen alternierenden Quirlen stehenden Laubblättern besetzt, haben lang andauerndes Spitzenwachstum und erreichen gewöhnlich eine beträchtliche Länge“ (1884, 2, S. 73)<sup>1)</sup>. Als Ursache für diese Wuchsrichtung führt Vöchting Horizontal-Geotropismus an. Denn „befestigt man kurze, noch in raschem Wachstum begriffene Zweige in aufrechter Stellung, so krümmen sie sich, bis sie die horizontale Lage erreicht haben. In dieser wachsen sie oft bis zur Länge eines Fußes in gerader Richtung fort, um sich dann aber, offenbar unter der Last ihres Eigengewichtes, zu senken, bis sie den Boden erreicht haben und an der Oberfläche desselben fortsprossen“ (Vöchting, 1884, 2, S. 73). Auch ich habe beobachten können, daß höher, bis zu 10 cm über dem Boden inserierte Innovationsknospen aktiv dem Boden zuwachsen.

An diesen Kriechsprossen kommt in klarer Weise die laterale Symmetrie zum Ausdruck. Infolge ihrer leicht dorsiventralen Struktur ist die Organbildung auf Ober- und Unterseite eine verschiedene. Auf der letzteren entstehen an den Knoten dichte Büschel kräftiger, reich verzweigter Wurzeln, die eine knollenförmige Anschwellung der Knoten bewirken. Auf der Oberseite entspringen orthotrope Schößlinge, die sich aus Knospen der transversalen und oberseitigen medianen Laubblätter entwickeln; die Knospen der unterseitigen medianen verbleiben in Ruhe. Die Verzweigung ist also amphiton-epiton, ganz wie an den orthotropen bogigen Schößlingen (s. S. 204).

Die Ausläufer sind im ersten Jahr unverzweigt und erreichen eine Länge bis zu einem Meter. Im Herbst stellen sie ihr Wachstum ein, und die Triebspitze stirbt infolge zu geringer Verholzung meist ab. Erst im zweiten Jahr tritt Verzweigung ein. Sie kann aber nach Vöchting schon im ersten hervorgerufen werden, wenn das Spitzenwachstum des Ausläufers durch Verletzung unterbrochen wird.

#### *Evonymus europaea* L.

Oberirdische Ausläufer besitzt auch das Pfaffenhütchen, *Evonymus europaea* L., dessen Wuchsform schematisch in Abb. 6 II dargestellt ist. Es ist zugleich ein Beispiel für einen monopodial wachsenden Strauch mit akroton verzweigten Trieben und ausdauerndem Hauptsproß (Abb. 6 II, *Hp*).

Die Jugendstadien von *Evonymus* (Abb. 6 I) zeigen große Anklänge an die baumartiger Gewächse wie *Fraxinus* und *Acer*. Sie haben ein langes (3—5 cm) Hypokotyl (*Hy*) und eine kräftige, reich verzweigte Hauptwurzel (*Hw*), die wie bei Bäumen der Entwicklung des Hauptsprosses vorausseilt. Dieser weist in den ersten Jahren nur einen geringen Längenzuwachs auf und bleibt unverzweigt. Erst mit zunehmender Erstarkung tritt Seitenastbildung ein, die von vornherein akroton gefördert ist. Nur die in der Nachbarschaft der Terminalknospe liegenden Achselknospen werden zu Seitenästen, von denen die obersten zu den größten und stärksten werden, die rückwärtigen an Länge ab-

<sup>1)</sup> Sperrungen von mir! (Rh.).

nehmen, um an der Basis eines jeden Jahrestriebes in Ruhe zu verbleiben (Abb. 6 II, *Hp*). Erst an blühreifen Pflanzen werden diese zu Blütenkurztrieben.

Außer dieser auf die einzelnen Triebperioden beschränkten akrotonen Förderung ist gemäß dem Schema Abb. 6 II, 1—4 „noch eine übergreifende Akrotonie zu beobachten, derart, daß die größten Seitenäste aufeinanderfolgender Jahrgänge in ähnlicher Weise an Länge zunehmen (1—4), wie es sonst innerhalb einer Triebperiode der Fall ist“ (Troll, 1937, S. 640). Es kommt auf diese Weise durch sekundäres

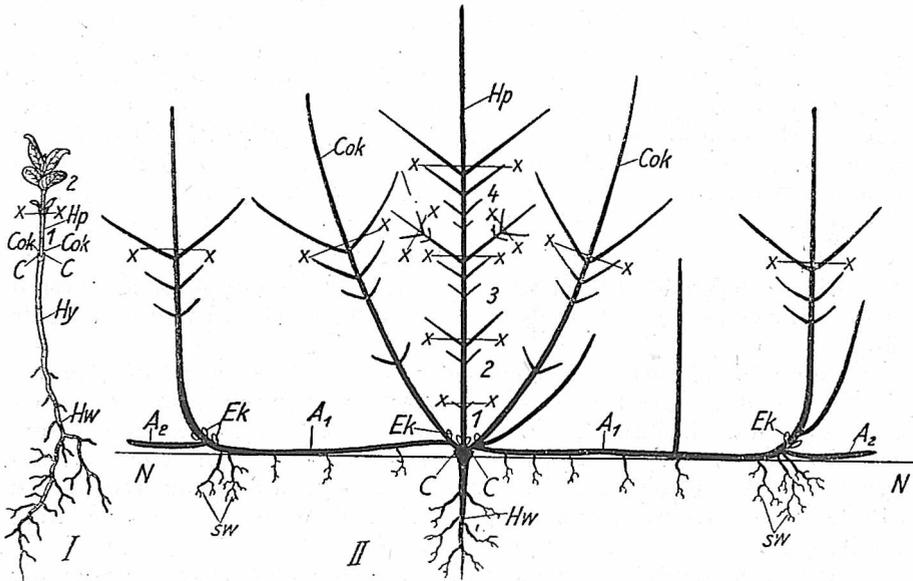


Abb. 6. *Evonymus europaea* L. I zweijährige Pflanze; *x-x* Jahresgrenze; *Hp* Haupttrieb; *Cok* Kotyledonarknospen; *C* Kotyledonarknoten; *Hy* Hypokotyl; *Hw* Hauptwurzel. II Verzweigung schematisch; 1—4 die einzelnen Jahrgänge des Haupttriebs *Hp*; *x-x* deren Jahresgrenzen; *A1* primäre, *A2* sekundäre Ausläufer; *Ek* Erneuerungsknospen; *sw* sproßbürtige Wurzeln; *N-N* Bodenniveau.

Absterben der Seitenäste früherer Jahrgänge ein deutlicher Stamm zustande. Wenn dieser später als solcher nicht mehr hervortritt, so hat das seinen Grund darin, daß inzwischen die kotyledonaren und basalen Achselknospen des Primärtriebes sich entwickelt haben. Basale Knospen dieser Triebe aber werden wie bei *Symphoricarpus vulgaris* zu oberirdischen, stark verholzten Kriechsprossen. Diese erreichen eine beträchtliche Länge und richten sich erst nach mehreren Jahren auf (Abb. 6 II, *A1*). Sie verzweigen sich in der für *Symphoricarpus* angegebenen Weise. Eine Fortsetzung dieser Ausläufer erfolgt aus seitlichen und unterseitigen Knospen der erstarkten Aufrechtzone (Abb. 6 II, *A2*), in der gleichzeitig Innovationsknospen (*Ek*) ausgebildet werden, die ihrerseits zu  $\pm$  orthotropen Schößlingen heranwachsen.

Die sproßbürtige Bewurzelung findet nicht nur an den Knoten statt, sondern erstreckt sich auch auf die Internodien.

Wächst *Evonymus* als Unterholz in Laubwäldern, so werden die oberirdischen Ausläufer infolge des alljährlichen Laubfalls und der daran sich anschließenden Humusbildung in die Erde verlagert. Sie erzeugen in diesem Fall allseitig sproßbürtige Wurzeln.

In Nieder- und Bauernwäldern ist *E. europaea* oft nur als Kriechstrauch anzutreffen, da die orthotropen Triebe, sobald sie erstarkt sind, abgeholzt werden. Das hat zur Folge, daß die Kriechsprosse sich kräftigen und oft große Strecken des Waldbodens überziehen.

Als weiteres Beispiel für einen Strauch mit wurzelnden oberirdischen Ausläufern sei *Betula nana* angeführt. Die Ausläufer bilden sich besonders dann, wenn die basalen Teile der Triebe von Moospolstern überwachsen werden, also genügend Feuchtigkeit zur Wurzelbildung vorhanden ist. Im Norden, an der polaren Baumgrenze, soll *Betula nana* oft nur als Kriechstrauch in Erscheinung treten, in ähnlicher Weise, wie ich es kürzlich (Rauh, 1937b) für *Betula pubescens* (Ehrb.) var. *tortuosa* (Ledeb.) Koehne beschrieben habe. Auch die Polarfichte neigt in starkem Maße zur Bildung von ausläuferartigen Trieben, die an der Basis des kurzen Hauptsprosses entstehen, ein bis zwei Meter plagiotrop fortwachsen und sich dann unter gleichzeitiger Erstarkung aufrichten<sup>1)</sup>.

#### b) Kriechsträucher

Diese sind dadurch charakterisiert, daß ein ausgeprägtes orthotropes Sproßsystem fehlt und fast alle Triebe ausläuferartig entwickelt sind.

Während bei *Symphoricarpus* und *Evonymus* Hauptsproß und Hauptwurzel erhalten bleiben und die Ausläufer als Innovationssprosse zu betrachten sind, die ihre Verbindung mit der Mutterpflanze nicht lösen, geht bei den Kriechsträuchern das Hauptwurzelsystem sehr bald zugrunde. Die einzelnen Kriechsprosse werden, wie schon Du Rietz (1931) betont hat, isoliert; aus einer Mutterpflanze entstehen so mehrere Individuen.

Ausgezeichnete Beispiele für diesen Typ von Sträuchern sind die Krähenbeere (*Empetrum nigrum* L.) und die auf Hochmooren verbreitete Moosbeere (*Vaccinium oxycoccus* L.). Beide sind Pflanzen, die mit den arktisch-alpinen Spaliersträuchern, *Arctostaphylos uva ursi*, *Salix retusa* und *S. reticulata* sowie *Rhamnus pumila* wuchsformenmäßig in enger Beziehung stehen. Auch letztere haben oberirdische, wurzelnde Kriechtriebe, unterscheiden sich aber von jenen erstens dadurch, daß das gesamte Sproßsystem dem Boden aufliegt, zweitens durch die Kürze der Jahrestriebe, die auf einer starken Internodienstauchung beruht, und drittens durch die Ausbildung einer kräftigen Hauptwurzel, die, von *Arctostaphylos uva ursi* abgesehen, zeitlebens erhalten bleibt.

Bei *Empetrum* lassen sich plagiotrope Langtriebe und orthotrope Kurztriebe unterscheiden. Erstere können ein beträchtliches Alter erreichen, letztere sind nur von beschränkter Lebensdauer. Sie stehen an ganz bestimmten Stellen im Sproßsystem, ein Zeichen dafür, daß auch hier die Symmetriegesetze einen maßgebenden Einfluß auf die Verzweigung ausüben.

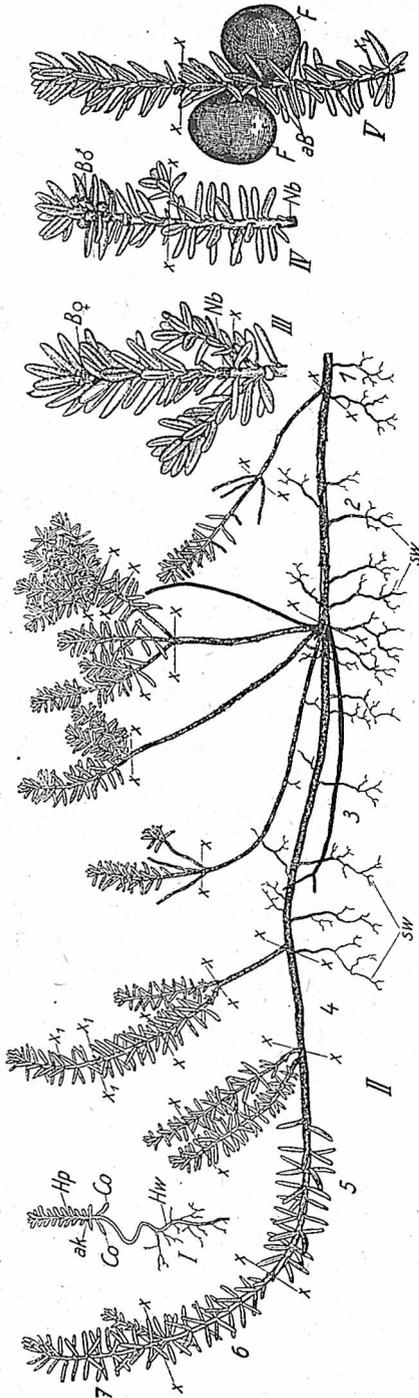
<sup>1)</sup> Vgl. hierüber die ausführliche Darstellung bei Kihlmann (1890) und Rauh (1937b).

*Empetrum nigrum* L.

Die starke Ausbreitung und das teppichbildende Auftreten von *Empetrum* auf Hochmooren, in den arktisch-alpinen Zwergstrauchheiden und in den Küstengebieten beruht auf einer ausgiebigen Bildung oberirdischer Ausläufer. Eine Vermehrung durch Samen geschieht nur in wenigen Fällen, da diese nach Hagerup (1922) nur in beschränktem Maße keimfähig sind. Die Keimung erfolgt im September; die Sproßknospe entfaltet sich jedoch erst im Frühjahr darauf zu einem dekussiert beläuterten Primärsproß, der im ersten Jahr nur ein geringes Längenwachstum aufweist. Die Hauptwurzel dagegen zeigt wie bei *Evonymus* eine kräftige Entwicklung; sie dringt  $\pm$  tief in den Boden ein und verästelt sich reich. Erst im zweiten oder dritten Jahr tritt Verzweigung des Primärsprosses ein; seine basalen Knospen (Abb. 7 I, *ak*) werden zu plagiotropen Kriechtrieben<sup>1)</sup>, die sich nach allen Seiten ausbreiten; „the growth becomes decidedly espalier-like“ (Mentz, 1909, S. 159). Wie der Hauptsproß sich in den folgenden Jahren verhält, ob er eine geotropische Umstimmung erfährt und zu plagiotropem Wuchs übergeht wie bei den hochalpinen und arktischen Spalierweiden, oder ob er schwach bleibt und nach kurzer Zeit sein Längenwachstum einstellt, wie es bei der Silberwurz (*Dryas octopetala* L.) der Fall ist, darüber liegen leider keine Angaben vor. Er wird aber weiterhin für die Verzweigung, die, bezogen auf die Gesamtpflanze, eine basitone ist, keine wesentliche Rolle spielen, da er früher oder später mitsamt der Hauptwurzel zugrunde geht. Die plagiotropen Triebe unterbrechen am Ende der Vegetationsperiode ihr Längenwachstum durch Ausbildung einer von Knospen-schuppen eingehüllten Terminalknospe. Tritt zu Beginn des nächsten Frühjahres Verzweigung ein, so ist diese im Gegensatz zu der des Primärsprosses ausgesprochen akroton gefördert: nur unmittelbar unter der Triebspitze gelegene Achselknospen seitlicher und oberseitiger Blätter werden zu Seitenästen, die nun aber meist nicht plagiotrop, sondern orthotrop heranwachsen. Lediglich die austreibende Terminalknospe, die jene an Länge und Dicke überflügelt, und unterseitige Achselknospen, sofern sie zur Entwicklung gelangen, setzen die plagiotropen Triebe fort (Abb. 7 II). Da sich dieser Verzweigungsmodus in jedem Jahr wiederholt, charakterisieren reihenweise angeordnete Büschel orthotroper Kurztriebe, die durch ein  $\pm$  langes plagiotropes, unverzweigtes Sproßstück voneinander getrennt sind, das Verzweigungsbild von *Empetrum nigrum* (Abb. 7 II). Auch die orthotropen Triebe zeigen eine akrotonische Förderung der Seitenastbildung.

Jeder Jahrestrieb beginnt mit einigen chlorophyllosen Niederblättern, auf die Laubblätter von zunehmender Größe folgen, die sich als extreme Rollblätter darbieten. Je nach den Standortverhältnissen und den klimatischen Bedingungen ist ein Jahrestrieb verschieden lang. Die in Abb. 7 II dargestellten, auf den Hochmooren des Erzgebirges gesammelten Exemplare hatten in ihren plagiotropen Abschnitten einen durchschnittlichen Längenzuwachs von 4—20 cm; an den Kurztrieben war er bedeutend geringer und betrug nur 2—6 cm. Für die arktischen

<sup>1)</sup> „The lateral shoots of the young plant are transversely geotropic in somewhat degrees“ (Mentz, 1909, S. 158).



Regionen gibt Mentz (1909) an Langtrieben einen Zuwachs von nur 1—4 cm an, was einen gedrängten, flachpolsterartigen Wuchs zur Folge hat. Dieser wird noch dadurch verstärkt, daß die Triebspitzen der Winterkälte und -trockenheit zum Opfer fallen, wodurch in erhöhtem Maße ein Austreiben seitlicher Knospen veranlaßt wird.

An Pflanzen der dänischen Heiden hat Hagerup (1922) zwei Triebperioden feststellen können: einen ersten Trieb, aus der Winterknospe erfolgend, im März und April und einen zweiten im Juni (Johannistrieb). Beide beginnen mit Niederblättern, doch sind die des letzteren chlorophyllhaltig. Ähnliches konnte ich auch an Pflanzen des Erzgebirges beobachten, aber nur an den orthotropen Sprossen (Abb. 7, II,  $x_1$ ).

Die Blüten, die an stark reduzierten Kurztrieben angelegt werden, stehen an orthotropen Sprossen in der mittleren Region eines Jahres- oder Johannistriebes, falls ein solcher vorhanden ist. Oberhalb der Blütenregion erfolgt Verzweigung (Abb. 7 III—V). *Empetrum* wächst somit zeitlebens monopodial.

Die Kurztriebe sind von beschränkter Lebensdauer; die Langtriebe dagegen können ein beträchtliches Alter erreichen. So hat Kihlmann (1890) an Exemplaren aus Russisch-Lappland bei einem Durchmesser von 7—8 mm 79 Jahresringe zählen können. Auf diesem Stadium ist die Verbindung mit dem Primärsproß, wie eingangs schon angedeutet worden ist, gelöst. Die Sprosse sterben von hinten her ab, wachsen aber an der Spitze ständig weiter. Sie können unabhängig von der Hauptwurzel leben, da zahlreiche fein verästelte sproßbürtige Wurzeln erzeugt werden (Abb. 7, II, *sw*).

Abb. 7. *Empetrum nigrum* L. I Keimpflanze. *Hp* Hauptsproß; *ak* Achselknospe; *Co* Kotyledonen; *Hw* Hauptwurzel (n. Mentz). II Stück einer älteren Pflanze, sieben Jahrgänge (1—7) umfassend;  $x-x$  ihre Jahrgrenzen;  $x_1$  Johannistrieb; *sw* sproßbürtige Wurzeln. III Zweig einer weiblichen Pflanze; *B♀* weibl. Blüte; *Nb* Niederblätter zu Beginn eines Jahrestriebes. IV Zweig einer männlichen Pflanze mit Blütenknospen *B♂*. V fruchtender Zweig mit Beeren (*F*); *aB* abgetrocknete ♀ Blüten.

*Empetrum* ist, wie aus den Angaben über seine Lebensdauer hervorgeht, eine echte Holzpflanze, die kaum noch Merkmale des Staudenwuchses besitzt. Krautige Stolonen werden nicht ausgebildet, sondern die oberirdischen Ausläufer verholzen von vornherein. Auffallend ist aber vor allem das Fehlen einer Innovationszone an der Basis der orthotropen Sprosse; nur der Primärsproß zeigt andeutungsweise eine solche. Ist dieser aber zugrunde gegangen und haben sich die einzelnen Triebe isoliert, so sind sie nicht mehr in der Lage, aus basalen Knospen zu innovieren. Hierin ist es auch begründet, daß *Empetrum* nach Bränden nur sehr schwer wieder regeneriert<sup>1)</sup>.

#### *Vaccinium oxycoccus* L.

Nach den Erörterungen über *Empetrum* ist über die Wuchsform von *Vaccinium oxycoccus* nur noch wenig zu sagen. Warming (1891) stellt die Moosbeere zu den Pflanzen mit oberirdischen Wandersprossen und bald absterbender Hauptwurzel.

Über die Entwicklungsgeschichte, besonders über das Verhalten des Hauptsprosses, liegen nur unsichere Angaben vor, so daß nicht feststeht, ob er ein lang andauerndes, plagiotropes Wachstum hat, oder ob er kurz bleibt und nach wenigen Jahren abstirbt. Mit *Empetrum* scheint Übereinstimmung darin zu herrschen, daß basale Knospen des Primärsprosses zu Kriechtrieben werden. Diese haben stark verlängerte Internodien und können je nach den Standortverhältnissen einen Jahreszuwachs bis zu 60 cm erreichen. Ihre Verzweigung erfolgt gleichfalls in der für *Empetrum* angegebenen Weise: akroton geförderte Knospen der Oberseite werden zu schräg aufsteigenden Kurztrieben, während die Terminalknospe langtriebartig fortwächst. Hin und wieder können später auch rückwärtige Knospen austreiben, vor allem bei Verletzungen, da alle Blätter, mit Ausnahme der Niederblätter, die zu Beginn jeder Jahresperiode stehen, eine Achselknospe ausbilden.

Nach einigen Jahren vegetativen Wachstums erfolgt die Anlage der Blüten. Ihre Stellung ist bei den einzelnen Typen<sup>2)</sup> von *V. oxycoccus* nicht ganz einheitlich: sie stehen entweder in den Achseln der obersten Laubblätter (Abb. 8 I, IV) oder in denen von Hochblättern (*H*) eines terminalen floralen Triebes (Abb. 8 II), der damit das Längenwachstum der vorausgegangenen Triebperiode abschließt. Die Fortsetzung wird dann von meist unterseitigen Achselknospen der obersten Laubblätter übernommen. Eine von ihnen stellt sich in die Richtung des vorausgegangenen Jahrestriebes, eilt den übrigen in der Entwicklung voraus und wird zu einem direkten Fortsetzungsproß (Abb. 8 I, 1936).

Hin und wieder kommt es, wie bereits Warming (1908) beobachtet hat, vor, daß das sterile Ende des floralen Triebes zu einem Laubtrieb auswächst (Abb. 8 II). Es wird dadurch der Eindruck erweckt, als ob die Blüten an der Basis eines Jahrestriebes in den Achseln von Niederblättern stehen. Das ist aber nicht der Fall, sondern es handelt sich morphologisch um Hochblätter.

<sup>1)</sup> Die Wuchsform von *Cassiope hypnoides* dürfte sich ähnlich wie die von *Empetrum* verhalten.

<sup>2)</sup> Gleisberg (1922) teilt die Art *Vaccinium oxycoccus* nach Wuchs und Blütenstellung in mehrere Typen auf (z. B. große Myrtenblättrige; große Punktirte; apfel-früchtige Rote).

Im Gegensatz zu *Empetrum* stehen die Blüten weniger an den Kurz- als vielmehr an den Langtrieben. Erstere sind radiär gebaut, letztere dorsiventral. Die Dorsalseite zeigt eine deutliche Förderung des Holzzuwachses, was nach Schlicke (1908) auf eine Wirkung des Lichtes zurückzuführen sein soll (positive Phototropie). Auf der abgeflachten Ventralseite entsteht, wie bei den übrigen *Ericaceen*, oberhalb jeder Achselknospe eine dünne, reich verästelte sproßbürtige Wurzel (Abb. 8 I, *sw*), die die mineralische Ernährung der Ausläufer übernimmt, wenn Isolierung von der Hauptwurzel eingetreten ist.

Die Kriechsprosse von *V. oxycoccus* besitzen eine sehr große Regenerationsfähigkeit. Jedes kleinste Stück ist, auch wenn es nur eine Achselknospe enthält, bei Zerstörung des Sproßsystems in der Lage, zu einem neuen Individuum heranzuwachsen.

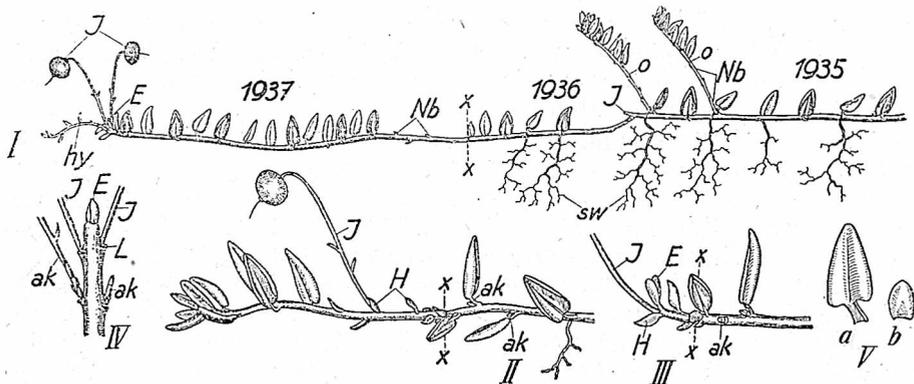


Abb. 8. *Vaccinium oxycoccus* L. I Sproßstück, drei Jahrgänge 1935—1937 umfassend; *x*—*x* Jahresgrenzen. Der Jahrgang 1935 hat sein Längenwachstum mit einer terminalen Infloreszenz abgeschlossen und ist von einer hypotone geförderten Achselknospe (1936) fortgesetzt worden; *hy* hypotone geförderter Fortsetzungsprozeß für 1938; *E* Endknospe; *Nb* Niederblätter; *o* orthotrope Seitenäste; *sw* sproßbürtige Wurzeln. II die vegetative Endknospe des terminalen floralen Triebes ist zu einem Laubsproß ausgewachsen; *H* Hochblätter; *ak* Achselknospen. III—V Triebspitzen mit seitlichen Blüten, die teils in den Achseln von Hoch- (III), teils in denen von Laubblättern (IV, *L*) stehen (IV entblättert). V *a* Laubblatt, *b* Hochblatt.

Zu den Kriechsträuchern kann auch der Efeu, *Hedera Helix* L. gerechnet werden. Ist keine Stütze vorhanden, an der er mit Hilfe von Haftwurzeln emporklettert, so überspinnt er weite Strecken des Substrates, sich nur wenige Zentimeter erhebend. Auf seine Wuchsform soll hier nur in wenigen Worten eingegangen werden.

Der kräftige Hauptsproß wächst bis zur Blühreife monopodial fort. Zunächst orthotrop, erfährt er schon auf frühen Entwicklungsstadien plagiogeotropische Umstimmung und wächst weiterhin in horizontaler Richtung auf dem Boden hin, an dem er mit sproßbürtigen Wurzeln befestigt wird. Die Seitenäste, die der distichen Beblätterung zufolge in zwei Zeilen ohne besondere Förderungstendenz angelegt werden<sup>1)</sup>, wachsen wie der Hauptsproß zu plagiotropen Trieben aus. Erst die Blüten sprosse, die nur an kletternden Exemplaren auftreten, zeigen orthotropen Wuchs, der mit einem Übergang in die zerstreute Blattstellung verbunden ist. Die Hauptwurzel bleibt zeit lebens erhalten und kann eine beträchtliche Länge und Dicke erreichen.

<sup>1)</sup> Blühreife Pflanzen aber verzweigen sich streng akroton; entweder sympodial-akroton, wenn eine terminale Infloreszenz das Längenwachstum des Sprosses beschließt, oder monopodial-akroton, wenn ihre Ausbildung unterbleibt.

Fassen wir die Hauptmerkmale der Kriechsträucher zusammen, so können wir feststellen: Hauptwurzel und Primärsproß haben meist eine nur beschränkte Lebensdauer und gehen bald zugrunde (Ausnahme: *Hedera Helix*). Basale Achselsprosse des Primärsprosses sind transversal-geotrop orientiert und werden zu Kriechtrieben. Diese verzweigen sich streng akroton und lassen dabei eine Differenzierung in plagiotrope Lang- und orthotrope Kurztriebe erkennen. Erstere gehen aus der Terminalknospe (*Empetrum*) oder, sofern diese zur Blütenbildung aufgebraucht wird, aus unterseitigen Knospen (*Vaccinium oxycoccus*) hervor; letztere entwickeln sich aus seitlichen und oberseitigen Knospen der oberen Region einer Triebperiode.

Eine basale Innovationszone tritt uns nur am Primärsproß entgegen, den Kriechsprossen fehlt sie.

## 2. Halbsträucher

Als Halbsträucher werden alle Pflanzen von strauchartigem Wuchs bezeichnet, deren Sproßsystem an sich dem der Stauden gleicht, diesen gegenüber aber einen stärkeren Grad der Verholzung zeigt und somit mehrere Vegetationsperioden ausdauert. Nur die krautigen Triebspitzen sterben im Herbst ab. Unterhalb dieser und dicht über der Erde gelegene, in den Achseln von Niederblättern entstehende Innovationsknospen setzen das Sproßsystem fort.

Ausläuferbildende Halbsträucher gibt es in großer Zahl. Ich erwähne aus der heimischen Flora nur, gleichzeitig als Nachtrag für Abschnitt I, folgende Arten:

- a) mit unterirdischen Ausläufern:

*Teucrium chamaedrys*, *Polygala chamaebuxus*, *Artemisia rupestris*, *Ononis spinosa* ssp. *procurrens*.

Die oberirdischen Sprosse sterben nach 2—3 Jahren bis zur Erdgrenze ab.

- b) mit oberirdischen Ausläufern:

- a) mit  $\pm$  orthotropem, sich 0,5—1 m über den Boden erhebendem Sproßsystem:

*Solanum Dulcamara*, *Genista sagittalis* und *Genista sericea*;

- $\beta$ ) mit plagiotropem, sich nur 5—20 cm über den Boden erhebendem Sproßsystem (kriechende Halbsträucher):

*Thymus serpyllum*, *Linnaea borealis*<sup>1)</sup>.

Der Hauptsproß geht zu plagiotropem Wuchs über, die Hauptwurzel ist meist kurzlebig, so daß eine Isolierung der einzelnen Triebe erfolgt.

Von allen diesen Pflanzen, deren Verzweigungsverhältnisse infolge ihrer Zwischenstellung außerordentlich interessant, zum Teil aber noch nicht geklärt sind, soll an dieser Stelle nur *Solanum Dulcamara* behandelt

<sup>1)</sup> Giger (1913) stellt *Linnaea* zu den echten Sträuchern; doch haben die Triebe trotz ihrer Verholzung nur eine geringe Lebensdauer, so daß sie nach wenigen Jahren ganz oder teilweise absterben. Es ist also richtiger, *Linnaea* den Halbsträuchern zuzurechnen.

werden<sup>1)</sup>. Wir greifen diese Pflanze, die als fakultative Liane an Flüssen, in Erlenbrüchen und an sumpfigen Waldstellen verbreitet ist, gerade deswegen heraus, weil wir an ihr eine Erscheinung finden, durch deren Besitz sich auch viele echte Sträucher auszeichnen. Gemeint ist die Fähigkeit der Wurzelsproßbildung, die den ausläuferbildenden Sträuchern fehlt. *S. Dulcamara* ist überhaupt eine der wenigen Pflanzen, bei denen Ausläufer und Wurzelsprosse nebeneinander auftreten. Sonst schließt, wie ich früher (Rauh, 1937a) an anderen Beispielen gezeigt habe, die Entstehung von Stolonen die Erzeugung von Wurzelsprossen gewöhnlich aus und umgekehrt.

Die Verzweigung von *Solanum Dulcamara* ist basiton. Knospen der Kotyledonarregion werden zu langen, dem Boden aufliegenden Ästen, die erst nach 1—2 m zu orthotropem Wuchs übergehen. Auf ihrer Unterseite werden zahlreiche sproßbürtige Wurzeln erzeugt, die mehr oder weniger tief in das Substrat eindringen. Sie und die Hauptwurzel der Keimpflanze sind die Entstehungsorte von Wurzelknospen, die in großer Menge angelegt werden (vgl. Rauh, 1937a, S. 516) und von denen zahlreiche auch zur Entwicklung gelangen. Auf ihrem Austreiben beruht die starke vegetative Vermehrung von *Solanum Dulcamara*. Sie wachsen krautig heran, verholzen nur in den basalen Teilen, während die Triebspitzen den Winterfrösten zum Opfer fallen. Die Erneuerung des Sproßsystems erfolgt aus den erhalten gebliebenen Abschnitten der Laubsprosse und aus Wurzelknospen.

#### IV. Sträucher mit Ausläuferästen

Einen interessanten Fall der Ausläuferbildung zeigen viele *Rubus*-Arten, *Forsythia*, *Cornus sanguinea*, *Ribes*-Arten und *Jasminum nudiflorum*. Es sind keine Ausläufer im eigentlichen Sinne, d. h. von vornherein plagiotrop orientierte Sprosse, sondern ursprünglich orthotrope Schößlinge gehen zu bogigem Wachstum über und krümmen sich derart, daß ihre Triebspitzen den Boden erreichen und Wurzeln schlagen. Damit verbunden ist eine Verdickung der Sproßspitze, die bei *Rubus*-Arten zu einer Art von Knollenbildung führen kann, und eine gleichzeitige negativ geotropische Umstimmung der Triebspitze.

Diese Art der Ausläuferbildung ist nicht allein auf die Holzgewächse beschränkt, sondern findet ihre Parallelen im Bereich der Staudengewächse. Sie ist dort bei *Lithospermum purpureo-coeruleum*, *Lamium Galeobdolon*, *Vinca*-Arten, *Heleocharis palustris* und *Scirpus proliferum* verwirklicht. Raunkiaer stellt diese Pflanzen teils zu den aktiven Chamaephyten (*Vinca*), teils zu den Protohemikryptophyten (*Rubus*-Arten) und Rhizomgeophyten (*Heleocharis palustris*).

##### 1. Staudensträucher

Gute Beispiele für Staudensträucher mit Ausläuferästen finden sich in der Gattung *Rubus*, vor allem in den Untergattungen *Cylactis* (*Rubus saxatilis*) und *Eubatus*, die im mitteldeutschen Gebiet durch die Sektion *Moriferi*, zu der alle echten Brombeeren gehören, vertreten ist.

##### *Rubus saxatilis* L.

Die Steinbeere, eine bezüglich ihres Standortes sehr wenig wählerische Pflanze — sie ist sowohl in der Krummholzregion der Alpen, auf

<sup>1)</sup> Eine umfassendere Untersuchung über Halbsträucher wird an anderer Stelle veröffentlicht werden.

Heiden und Mooren als auch in den verschiedenartigsten Wäldern anzutreffen — ist ein ausgesprochener Geophyt; denn die Innovationsknospen ihrer Triebe liegen in der Erde verborgen. Das oberirdische Sproßsystem überdauert wie das echter Stauden nur eine Vegetationsperiode und stirbt jeweils im Herbst bis zur Erdgrenze ab. Lediglich die stark verholzten, unterirdischen, rhizomartigen Achsenteile perennieren.

Das oberirdische Sproßsystem weist eine interessante Differenzierung in fertile und sterile Triebe auf, die sich nicht nur durch ihre Funktion, sondern auch in der Wuchsrichtung unterscheiden. Wie in Abb. 9 II zum Ausdruck gebracht ist, wachsen die 10—20 cm hohen Infloreszenzsprosse orthotrop und schließen mit einer Terminalblüte (*E*) ihr Längenwachstum ab. Sie beginnen mit einigen zweizeilig gestellten Niederblättern (*Nb*), auf die ohne Übergangsformen wenige Laubblätter (*L*) folgen. Die vegetativen Triebe dagegen (Abb. 9 I) gehen schon nach einer kurzen orthotropen Phase zu bogigem Wachstum über; strecken ihre Internodien (20—30 cm lang) und können eine Länge — besonders in der alpinen Krummholzregion — von über 3 m erreichen. Sie liegen dann natürlich, da Festigungselemente kaum ausgebildet werden, wie oberirdische Ausläufer von Stauden dem Boden auf. Sproßbürtige Wurzeln werden zunächst nicht erzeugt<sup>1</sup>).

In der Blattgröße dieser Ausläufer ist eine deutliche Mesotonie festzustellen. Die größten Laubblätter finden sich in der mittleren, zu bogigem Wachstum übergehenden Sproßregion und nehmen nach der Spitze sukzessiv an Größe ab, bis sie uns nur noch als Hochblätter mit reduzierter Spreite entgegentreten (Abb. 9, IV, *a—f*), die die fortwachsende Terminalknospe einhüllen.

Im Laufe des Sommers, im August bis September, tritt auch Verzweigung ein. Knospen aus den Achseln der Hochblätter treiben zu bleichen, mit Schuppenblättern besetzten Sprossen aus, die positiv-geotropisch dem Substrat zu wachsen (Abb. 9 III). Sobald sie aber die Erdoberfläche erreicht haben, wird die Sproßspitze negativ-geotropisch umgestimmt und richtet sich auf. Gleichzeitig brechen auf ihrer Unterseite, unterhalb eines jeden Knotens, ein bis zwei kräftige, wenig verzweigte sproßbürtige Wurzeln hervor (*sw*), die, wie schon Wiesner (1883) für *Rubus dumetorum* festgestellt hat, durch Kontraktion die Knospe in den Boden ziehen, so daß diese, je nach der Beschaffenheit des Substrates, im Oktober bereits 2—3 cm unter die Bodenoberfläche zu liegen kommt. Später wurzelt auch die Endknospe ein.

Im Herbst stirbt dann das gesamte oberirdische Sproßsystem bis auf die eingewurzelten Knospen ab, die dadurch von der Mutterpflanze isoliert werden. Es entstehen auf diese Weise in jedem Jahr so viel neue Pflanzen, als Knospen eingewurzelt sind. Diese wachsen zu Beginn der nächsten Vegetationsperiode zu Laub- oder Blüentrieben aus; Achselknospen des verdickten hypogäischen Abschnittes tragen zur Bestockung bei.

Der unterirdische Sproßabschnitt, der sich von nun an rhizomartig verhält, ist sehr lange lebensfähig<sup>2</sup>) und bildet eine große

<sup>1</sup>) Die gleiche Differenzierung in orthotrope fertile und in plagiotrope ausläuferbildende, an der Spitze einwurzelnde Triebe zeigt der krautige Blaurote Steinsame (*Lithospermum purpureo-coeruleum*). Vgl. Meusel (Hercynia I, 1, S. 27).

<sup>2</sup>) An einer 0,3 cm dicken unterirdischen, dicht mit Innovationsknospen besetzten Achse konnten beispielsweise 9 Jahresringe gezählt werden.

Zahl von Innovationsknospen (9, II, *Ek*), die wiederum zu fertilen und sterilen Laubtrieben werden.



Abb. 9. *Rubus saxatilis* L. I vegetativer Trieb mit beginnender Ausläuferbildung (A); Nb Nieder-, L Laubblätter; ab abgestorbene Sprosse vorjähriger Jahrgänge; sw sproßbürtige Wurzeln. II blühender, orthotroper Trieb; E Terminalblüte; Ek Erneuerungsknospen. III eingewurzelte Achselknospe, die mit verlängerten Internodien dem Boden zugewachsen ist, sich im unterirdischen Abschnitt verdickt und aufgerichtet (K) hat; N—N Bodenniveau. IV Blattfolge eines Ausläufers.

*Rubus*-Arten aus der Untergattung *Eubatus*, Sektion *Moriferi*.

Alle hierher gehörigen Arten sind gleichfalls als echte Staudensträucher anzusehen, wenn sie in ihrer Wuchsform auch erhebliche Abweichungen von *R. saxatilis* zeigen.

Es unterbleibt vor allem die Differenzierung in sterile und fertile Sprosse. Die Blüentriebe sind orthotrope Seitensprosse bogiger Schößlinge, die im Gegensatz zu denen von *R. saxatilis* bityklisch sind, d. h. erst im zweiten Jahr nach der Blüte bis auf die eingewurzelte Terminalknospe absterben; im ersten leben sie vegetativ als Assimilationsprosse und dienen der vegetativen Vermehrung.

Die Keimpflanze entwickelt eine kräftige Hauptwurzel (Abb. 11, *Hw*), die zeit lebens erhalten bleibt. Der orthotrope Hauptsproß geht nach kurzer Zeit zu bogigem Wachstum über. Auch die Kotyledonarsprosse (*Cok*) treiben früh zu bogigen Schößlingen aus, die den Hauptsproß übergipfeln. Ihre Triebspitze kommt infolge starker Überkrümmung im Hochsommer in die Nähe der Erdoberfläche zu liegen. Schon zu einer Zeit, wo sie sich noch etwa 30—50 cm über dieser befindet, beginnt sie sich zu verdicken. Die Anlagen sproßbürtiger Wurzeln (*sw*) treten schon jetzt als äußerlich sichtbare Höcker hervor. Es bedarf nur noch genügender Feuchtigkeit, um sie zum Austreiben zu veranlassen. Offenbar erfolgt die Wurzelbildung am Ausläufer unter dem Einfluß der Schwerkraft, und zwar so, daß sie einsetzt, sobald das Ausläuferende infolge starker Überkrümmung dem Boden zuwächst<sup>1)</sup>. Das Längenwachstum der Wurzeln tritt aber normalerweise erst bei Berührung des Ausläuferendes mit diesem ein. Sorgt man jedoch für genügend Feuchtigkeit, so wachsen die Wurzelanlagen auch unabhängig vom Boden zu reich verzweigten Wurzeln aus.

Sie entstehen wie bei *R. saxatilis* unterhalb eines Knotens, zunächst nur auf der Unterseite und erreichen innerhalb weniger Wochen eine Länge bis zu 20 cm. Ihre Kontraktion (Abb. 10, *ko*) bewirkt, daß die Winterknospe bis zu 5 cm in den Boden gezogen wird. Es erfolgt eine Rückbildung des Chlorophylls; der eingewurzelte Teil nimmt die Farbe etiolierter Sprosse an und ist mit bleichen Schuppenblättern besetzt. Mit der Einwurzelung geht eine bereits für *R. saxatilis* angegebene Internodienstauchung und Verdickung des hypogäischen Sproßabschnittes Hand in Hand (Abb. 12, I, II), welche letztere oft das Dreifache der Dicke des unmittelbar über der Erde befindlichen Sproßabschnittes erreichen kann (Abb. 10, II). Wiesner (1883) führt diese Verdickung auf eine Umkehr des Wasserstromes, „eine — im Vergleich zur normalen Richtung — entgegengesetzte Bewegung der plastischen Stoffe“ (S. 17) zurück. Die Assimilate, die von den Blättern des absteigenden Schößlingsbogens gebildet werden, werden nicht rückwärts, sondern abwärts der eingewurzelten Terminalknospe zugeleitet. Legt man durch sie einen Schnitt, so kann man sich leicht davon überzeugen, daß Mark, Markstrahlen und sekundäre Rinde mit Stärke vollgepfropft sind, während im epigäischen Teil des Schößlings solche kaum nachzuweisen ist. Die so durch sekundäre Verholzungsvorgänge entstandene knollenförmige Anschwellung dient daher als Speicherorgan für die im nächsten Jahr fortwachsende Terminalknospe und für die zahlreichen, in den Achseln der Schuppenblätter angelegten Innovationsknospen.

Erst im zweiten Jahr tritt Verzweigung der Ausläuferäste ein, die in ähnlicher Weise wie bei *Symphoricarpus* (S. 204) erfolgt.

Die Schößlinge sind zerstreut (nach 2/5) beblättert. Es werden zwar in allen Blattachseln Knospen von gleicher Größe angelegt; sie entwickeln sich aber zu ungleichwertigen Seitenästen. Nur oberseitige und seitliche nämlich werden zu Infloreszenzkurztrieben, während die unterseitigen in Ruhe verbleiben. Die Förderung der Oberseite kommt auch darin zum Ausdruck, daß seriale Beiknospen in absteigender Folge, die in allen Blattachseln angelegt werden, nur dort zur Entwicklung gelangen. Die größten und stärksten Seitenäste stehen, wie nach den bisher behandelten Beispielen zu erwarten ist,

<sup>1)</sup> Es kommt dies besonders deutlich an den bogigen Ästen von *Cornus sanguinea* zum Ausdruck, bei denen schon in einer Entfernung von 1 m und mehr von der Erdoberfläche sproßbürtige Wurzeln zum Durchbruch gelangen. Für die Innovation von *Rubus* ist es aber notwendig, daß die Triebspitzen auf den Boden gelangen, da dieser die Feuchtigkeit zur Entwicklung der Wurzeln liefert, die die Terminalknospe in den Boden verlagern.

stets in der Region der stärksten Krümmung (mesotone Förderung). Zu dieser mesotonen kommt aber noch eine akrotone Förderungszone, die nur nicht so auffällig wie bei Laubtrieben holziger Gewächse hervortritt, da sie unterirdisch liegt. Aus ihr entwickeln sich sowohl Terminalknospe als auch einige Achselknospen der verdickten Zone, die mit verlängerten Internodien abermals zu photophilen bogigen Schößlingen heranwachsen, gegenüber denen vorausgegangener Triebperioden eine deutliche Erstarkung aufweisen und sie an Länge und Dicke überflügeln (Abb. 11). Für *R. thyrsanthus* hat Krause (1880) solche Erstarkungstriebe bis zu 6 m Länge beobachtet. Am Ende des Jahres wurzeln auch sie wieder ein. Jeder Schößlingsbogen entspricht also einer Triebperiode.

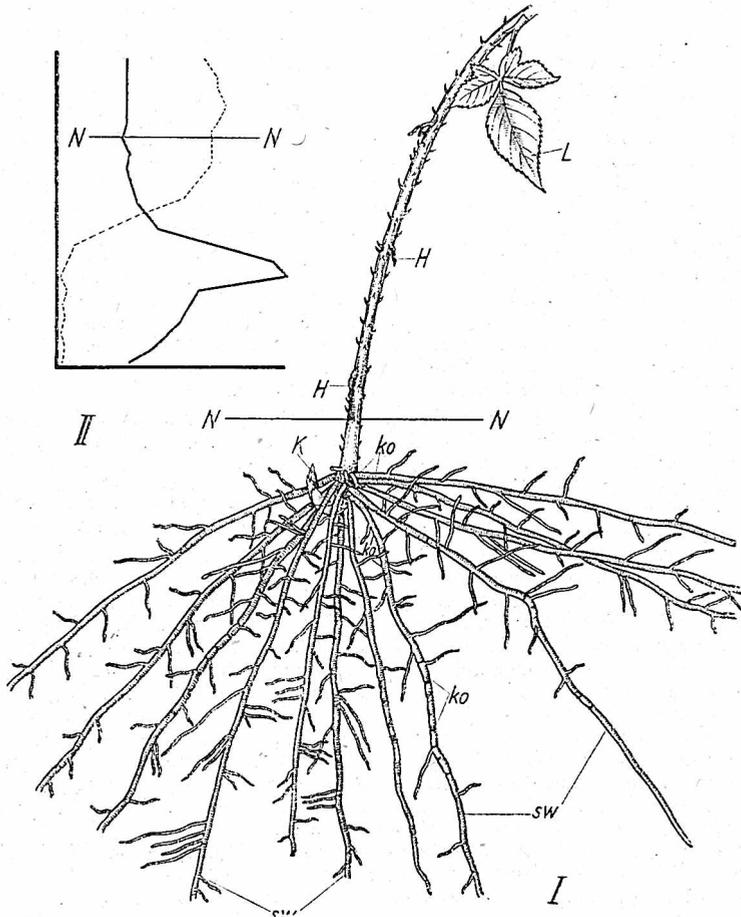


Abb. 10. *Rubus spec.* Eingewurzelte Triebspitze (*K*) eines bogigen Schößlings im November; *ko* Kontraktionszonen der sproßbürtigen Wurzeln *sw*; *L* Laubblätter; *H* Hochblätter; *N-N* Bodenniveau. II Kurve der Internodiendicken einer eingewurzelten Triebspitze (überhöht); gestrichelt die entsprechenden Internodienlängen.

Die Schößlinge von *Rubus* gewähren das gleiche Verzweigungsbild, wie es die Laubtriebe von *Empetrum* (Abb. 7), *Salix*-Arten und *Ulmus* zeigen (vgl. Troll, 1937, Abb. 484; Rauh, 1937a, Abb. 3): An dem mittleren Teil einer Jahresperiode stehen Blütenkurztriebe, oberhalb denen akrotone geförderte Knospen, die bei *Rubus* in die Erde verlagert sind, zu Fortsetzungssprossen werden.

Nach der Blüte sterben die Schößlinge bis auf die eingewurzelten, stark verholzten Achsenteile ab. Die ehemals akrotone Verzweigungszone wird zu einer basalen

Innovationszone dadurch, daß vor allem Erneuerungsknospen (Abb. 11, *Ek*), die an der Basis der lebenden bzw. bis zur Erdgrenze abgestorbenen Schößlinge des verdickten Achsenabschnittes entstehen, zum Austreiben gelangen. Dieser Verzweigungsmodus dürfte im Bereich der Holzgewächse wohl ziemlich einzig dastehen.

Auch die Schößlinge anderer *Rubus*-Arten, namentlich die von *R. Idaeus* zeigen den Übergang zu bogigem Wachstum, erreichen aber nicht den Boden<sup>1)</sup>. Auch sie leben im ersten Jahr vegetativ, sterben dann aber nach der Blüte bis zur Erdgrenze ab. Die Innovation erfolgt aus hypogäischen Achselknospen, vor allem aber aus Wurzelknospen, die an den reich verzweigten Wurzeln entstehen und die ungeheuer schnelle Ausbreitung der Himbeere auf Kahlschlägen bewirken.

Die oben behandelten *Rubus*-Arten lassen sich nur schwer in ein ökologisches Wuchsformensystem, wie es das Raunkiaer'sche ist, einordnen. Bezüglich der Lage der Innovationsknospen sind es Geophyten. Dagegen spricht aber, daß bei den Arten der Untergattung *Eubatus* die oberirdischen Sprosse länger als eine Vegetationsperiode ausdauern. Man faßt sie besser als Übergangsformen zwischen Geophyten und Hemikryptophyten auf. *Rubus Chamaemorus* und *R. saxatilis* dagegen sind echte Geophyten.

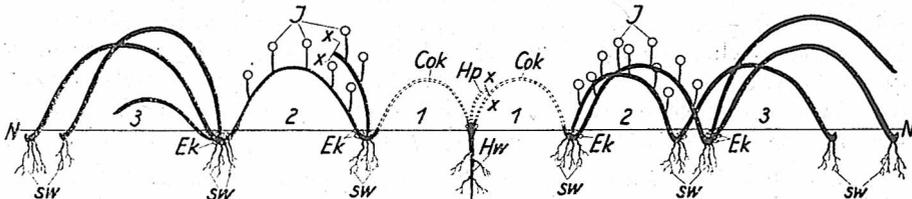


Abb. 11. Wuchsform von *Rubus* aus der Untergattung *Eubatus* schematisch. Jeder Schößlingsbogen entspricht einem Jahrgang (1—3), die mit zunehmendem Alter der Pflanze eine Erstarkung aufweisen. Der 1. Jahrgang (punktiert) ist abgestorben, der 2. hat Blütenkurztriebe (*J*) entwickelt, der 3. lebt vegetativ und ist unverzweigt. *Hw* Hauptwurzel; *Hp* Hauptsproß, der bei *x—x* weggeschnitten gedacht ist, um die Zeichnung zu vereinfachen; *Cok* Kotyledonarsprosse; *sw* sproßbürtige Wurzeln; *Ek* Erneuerungsknospen; *N—N* Bodenniveau.

## 2. Echte Sträucher

Die Bildung von Ausläuferästen bei den echten Sträuchern unterscheidet sich von denen der Staudensträucher darin, daß diese nicht regelmäßig und rhythmisch am Ende jeder Vegetationsperiode eintritt; sie ist vielmehr als eine sekundäre Erscheinung zu betrachten und kommt nur dann zustande, wenn bogig gewachsene Äste, die oft viele Jahrgänge umfassen können, auf den Boden treffen. Es wurzelt dann meist nicht die Triebspitze ein, sondern das Triebende erzeugt, sobald es den Boden erreicht hat, reichlich sproßbürtige Wurzeln, worauf sich die Spitze nach einer mehr oder weniger langen plagiotropen, oberirdischen Phase des Wachstums wieder aufrichtet. Wohl ist eine gewisse Erstarkung der wurzelnden Zone festzustellen, doch tritt diese nicht deutlich hervor, da sie sich auf ein längeres Sproßstück verteilt, an dem keine Internodienstauung erfolgt.

Als Beispiel für diesen Typ soll *Forsythia suspensa* dienen, an der noch einmal die charakteristische Verzweigung bogig gewachsener Schößlingssträucher überhaupt vor Augen geführt werden soll.

Alle *Forsythia*-Arten haben einen strauchigen Wuchs, der dadurch zustande kommt, daß an der Basis des schwachen Primärsprosses

<sup>1)</sup> Es kann dies als Beweis dafür angesehen werden, daß die Überkrümmung der wurzelnden Schößlinge anderer Arten ein aktiver Vorgang ist und keine bloße Lastkrümmung.

Knospen der Kotyledonen und Primärblätter früh zur Entwicklung gelangen und bis zu 1 m langen orthotropen Schößlingen heranwachsen, deren Triebspitzen im Herbst abfrieren. Auch an ihrer Basis treiben in den nächsten Jahren als Innovationssprosse Schößlinge aus, die gegenüber denen vorausgegangener Vegetationsperioden erstarkt sind. Ihre Achselknospen, die gemäß der wirtelig dekussierten Beblätterung in vier Zeilen angelegt werden, von denen zwei in die Median- und zwei in die Transversalebene des Schößlings fallen, lassen in der Größe eine mesotone Förderung erkennen; ober- und unterseitige der Medianen sind aber, was betont werden muß, vollkommen gleich groß ausgebildet.

Im ersten Jahr sind die Schößlinge orthotrop, radiär gebaut und unverzweigt; nur besonders kräftige zeigen ein der Mesotonie der Knospenbildung entsprechendes proleptisches Austreiben von Knospen der mittleren Region. Normalerweise erfolgt Seitenastbildung aber erst im zweiten Jahr. Gleichzeitig damit verbunden ist eine Umkrümmung des ursprünglich orthotropen Schößlings. Sein bogiger Teil nimmt dorsiventrale Struktur an, die sich in einer epitonen Förderung des Holzzuwachses (Abb. 12 IV) und in der Organbildung äußert.

Wie bei *Symphoricarpus* werden die transversalen Knospen zu gleichwertigen, die medianen zu ungleichwertigen Ästen, indem die jeweils auf die Ventralseite fallende Knospe eines Wirtels im Austreiben gehemmt wird, vertrocknet und abfällt (Abb. 12 I, II  $m_1$ ). Die Förderung der Dorsalseite ist außerdem auch daraus ersichtlich, daß seriale Beiknospen in absteigender Folge zur Entwicklung gelangen (Abb. 12, I—II, B). Obwohl diese in allen Blattachsen angelegt werden, verbleiben sie mit Ausnahme der oberseitigen in Ruhe (II, B').

Die Verschiedenheit in der Ausbildung der Seitenäste auf Dorsal- und Ventralseite ist eine Folge negativer Geotropie. Das geht nicht nur daraus hervor, daß orthotrope Schößlinge sich allseitig gleichmäßig verzweigen, sondern auch aus folgenden Beobachtungen. Erfährt der Schößling eine Torsion, so daß die transversalen Knospen aus der Horizontalebene herausgedreht werden, so reagieren sie sofort mit einer ungleichwertigen Seitenastbildung. Die jetzt nach der Ventralseite hin fallenden Knospen liefern kürzere und schwächere Äste, auch wenn sie ursprünglich auf der Oberseite lagen.

Die Seitenäste der mittleren Region besitzen lange Internodien und wachsen flagellenartig (Abb. 12, I,  $t_1'$ ) dem Boden zu. Sobald sie ihn erreicht haben, brechen an den Kanten schwache Seitenwurzeln hervor,

#### Erklärung zu Abb. 12

Abb. 12. *Forsythia suspensa* Vahl. I oberer Teil eines bogigen, zweijährigen Schößlings; die transversalen Seitenäste ( $t1-t5$ ) sind gleichwertig entwickelt;  $t1'$  ist flagellenartig verlängert, wächst dem Boden zu und wurzelt ein. Von den medianen Knospenpaaren sind nur die oberseitigen ( $m1-m5$ ) ausgetrieben, während die unterseitigen ( $m1'-m5'$ ) in Ruhe bleiben; B Beiknospen; ab abgestorbene Triebspitze. II medianes Seitenastpaar vergr. J Infloreszenzkurztriebe; Ek vegetative Endknospe, die in III den Trieb fortgesetzt hat; x-x Jahresgrenze; J<sub>1</sub> Narben der abgefallenen Blütenkurztriebe des 1. Jahres; ak vegetative Knospen in den Achseln des obersten Laubblattpaares. IV Querschnitt durch den bogigen Abschnitt eines zweijährigen (1—2) Schößlings; M Markhöhle (schraffiert der erhalten gebliebene Teil des Markes); sX sekundäres Xylem, sP sekundäres Phloem; pR primäre Rinde; K Kork; o geförderte Ober-, u geminderte Unterseite.

Über die Verzweigung ausläuferbildender Sträucher.

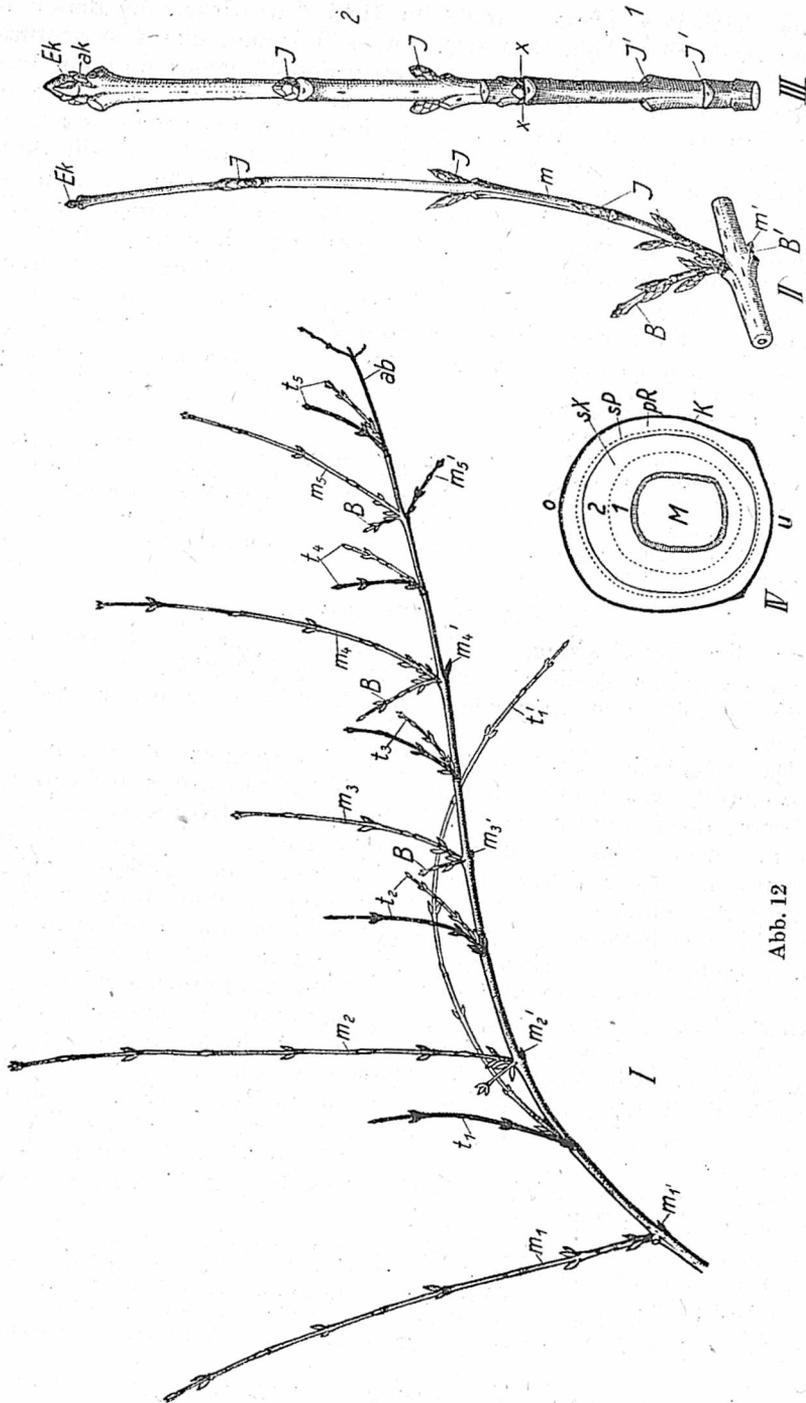


Abb. 12

die das Triebende, dessen Spitze im Herbst abstirbt, am Boden befestigen (vgl. auch Abb. 13 I—II). Achselknospen dieses Abschnittes werden im nächsten Jahre zu orthotropen Schößlingen, an deren Basis kräftige, fleischige Wurzeln erzeugt werden. Eine Ablösung der wurzelnden Triebe von der Mutterpflanze findet aber nicht statt.

Der Unterschied zu *Rubus* besteht also darin, daß nicht die Spitze des Schößlings einwurzelt — so stark ist die Überkrümmung nie —, sondern Seitenknospen seiner mittleren Region (vgl. *Rubus saxatilis*) übernehmen die Ausläuferbildung. Diese erzeugen nun aber selbst keine oder nur sehr schwache Wurzeln, sondern ihre Bildung wird vielmehr von den basalen Teilen der austreibenden Knospen des der Erde aufliegenden Ausläuferabschnittes übernommen.

Die Blüten, die an dreijährigen Schößlingen zur Anlage kommen, stehen seitlich an Seitenästen hauptsächlich der oberen Schößlingsregion. Alle Achselknospen, mit Ausnahme der vegetativen Terminalknospe, werden zu Blütenkurztrieben, die mit 9 Paaren von Niederblättern beginnen.

Nach der Blüte verzweigen sich diese Seitensprosse, indem die Terminalknospe, eventuell auch ein vegetatives Knospenpaar in den Achseln der obersten Laubblätter die Fortsetzung übernimmt (Abb. 12, III). Es kommt also im Verzweigungssystem von *Forsythia* trotz der basalen Innovation und der mesoton-epitonen Verzweigung noch eine akroton-epitone Förderungstendenz zum Durchbruch, die bei anderen *Oleaceen*, z. B. der Esche, das normale Verhalten ist.

#### *Cornus sanguinea* L.

In der Entwicklungsgeschichte und in der Verzweigung zeigt *Cornus sanguinea* ähnliche Verhältnisse wie *Forsythia*. Unterschiede, auf die im folgenden einzugehen sind, bestehen nur in der Ausläuferbildung.

Das vegetative Sproßsystem von *C. sanguinea* ist wie bei *Forsythia* charakterisiert durch bogige Schößlinge mit mesoton-epitoner Förderung der Seitenastbildung. Zur Zeit der Blühreife aber — die Infloreszenzen stehen terminal — verschiebt sich die Mesotonie zugunsten einer Akrotonie. Unterhalb der Infloreszenzregion gelegene Achselknospen werden zu den größten und stärksten Seitenästen, die das Sproßsystem sympodial-dichasial fortsetzen (vgl. Abb. 2 III). Fallen nun diese Knospen in die Mediane<sup>1)</sup> des bogigen Sprosses, so tritt nicht etwa, wie man annehmen könnte, epitone, sondern hypotone Förderung der Verzweigung ein, analog den Verhältnissen, die im floralen Sproßsystem vieler Bäume (z. B. der Roßkastanie) anzutreffen sind. Die auf die Ventralseite fallende Knospe wächst stark heran, während die oberseitige kümmerl oder ganz in Ruhe bleibt. Da sich nun nach jeder Blühperiode der gleiche Vorgang wiederholt und die unterseitigen Äste schräg abwärts wachsen, treffen sie nach einigen Jahren auf den Boden, bilden auf der Unterseite zahlreiche Wurzeln und richten sich nach einiger Zeit wieder auf.

Wie schon an früherer Stelle (S. 219) erwähnt wurde, erfolgt die Anlage der sproßbürtigen Wurzeln nicht erst, wenn die Ausläuferäste den Boden erreicht haben, sondern bereits in mehr als 1 m Entfernung von diesem brechen sie als sichtbare Anlagen hervor. Sie treten auf der Ober- und Unterseite in so großer Zahl auf, daß sie den Eindruck von Lentizellen erwecken. Um solche aber kann es sich schon deshalb nicht handeln, weil

<sup>1)</sup> Die Blattanordnung an den Schößlingen ist die gleiche wie bei *Forsythia*, nämlich wirtelig dekussiert.

zu der Zeit der Wurzelbildung noch keine Korkbildung an den Zweigen erfolgt ist. Erst in Bodennähe, wo genügend Feuchtigkeit vorhanden ist, treiben die unterseitigen Wurzelanlagen zu reich verzweigten Wurzeln aus, die den Ausläuferast am Substrat befestigen.

Außer der Bildung von Ausläuferästen zeichnet sich *Cornus sam-guinea* noch durch den Besitz von Wurzelknospen aus.

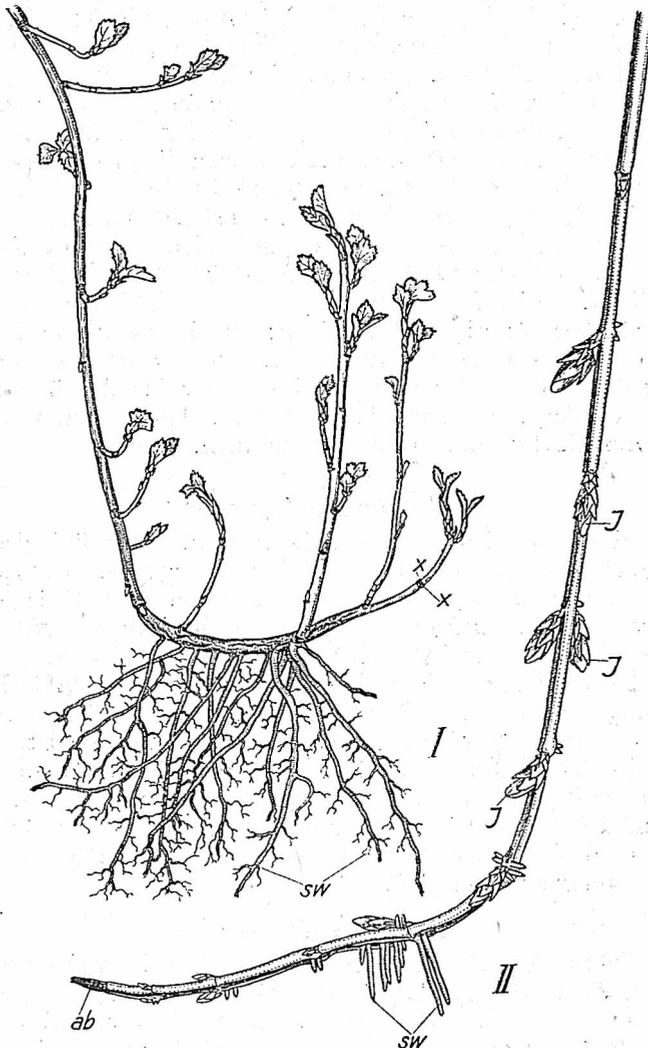


Abb. 13. I *Ribes Grossularia* L. Triebspitze, die dem Boden zugewachsen ist, sproßbürtige Wurzeln (sw) erzeugt und sich nach einer kürzeren Phase plagiotropen Wachstums wieder aufgerichtet hat; x-x Jahresgrenze. II *Jasminum nudiflorum* Lindl. dasselbe; J Infloreszenzkurztriebe; ab abgestorbene Triebspitze.

Weitere Beispiele für Sträucher mit Ausläuferästen sind *Ribes Grossularia* (Abb. 13, I) und *Ribes alpinum*, bei denen diese Erscheinung in der gärtnerischen Praxis zur Vermehrung der Pflanzen ausgewertet wird, ferner *Jasminum nudiflorum* (Abb. 13 II) und *Cotoneaster micro-*

*phylla*. Letztere Pflanze unterscheidet sich von den behandelten Arten darin, daß die Triebspitze der Schößlinge zu Boden geht und einwurzelt, und alle Seitenäste infolge transversal disticher Beblätterung in eine Ebene fallen.

Zusammenfassend ist festzustellen: Die Bildung von Ausläuferästen erfolgt, wie einleitend schon betont wurde, nicht rhythmisch am Ende jeder Vegetationsperiode, sondern nur dann, wenn bogige Schößlinge auf den Boden treffen. Doch ist dies keine zufällige, sondern eine in der Organisation dieser Pflanzen begründete Erscheinung. Damit hängt zusammen, daß sproßbürtige Wurzeln bereits in größerer Entfernung vom Boden angelegt werden. Wachsen diese bei Berührung des Ausläuferastes mit der Erde aus, so erfolgt keine Kontraktion. Die Endknospe des Ausläuferastes wird daher nicht wie bei den Staudensträuchern in den Boden versenkt, sondern nur oberflächlich an ihm befestigt; sie und Achselknospen der wurzelnden Zone überwintern somit hemikryptophytisch. Die dem Boden aufliegenden Triebenden verdicken sich zwar stärker als die rückwärtigen; zu einer der von *Rubus* vergleichbaren Knollenbildung kommt es aber schon deshalb nicht, weil keine Internodienstauchung erfolgt. Da ferner die Ausläuferäste sich vom Muttersproßsystem nicht loslösen, entstehen zusammenhängende Verbände von Mutter- und Tochterindividuen.

## V. Zusammenfassung

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war, die morphologischen Beziehungen zwischen zwei physiognomisch und organisationstypisch verschiedenen Wuchsformengruppen, den Stauden und Holzgewächsen, an Hand von Übergangstypen aufzuzeigen und deren Wuchsformen einer eingehenden vergleichenden Analyse zu unterziehen.

Diese Übergangsformen sind gegeben in den ausläuferbildenden Sträuchern, unter denen zwischen Sträuchern mit Ausläuferästen und solchen mit echten Ausläufern unterschieden worden ist. Letztere treten uns bezüglich ihrer Lage zur Bodenoberfläche als unterirdische (geophile) oder oberirdische (photophile) Ausläufer entgegen.

Nach dem Grad der Verholzung und des Perennierens oberirdischer Sproßteile sind die Bezeichnungen Stauden-, Halb- und echte Sträucher verwendet worden.

### 1. Staudensträucher

Diese stehen den Stauden morphologisch sehr nahe und unterscheiden sich von ihnen nur durch Verholzung der perennierenden unterirdischen Achsenorgane. Die oberirdischen Teile des Sproßsystems dauern in der Regel nur eine Vegetationsperiode aus (*Rubus Chamemorus*, *R. saxatilis*, *Cornus suecica*), in seltenen Fällen auch zwei (*Rubus*-Arten aus der Untergattung *Eubatus*). Die oberirdischen Triebe leben in diesem Fall im ersten Jahr vegetativ, gelangen im zweiten zur Blüte, um anschließend abzusterben. Die Innovationsknospen stehen in den Achseln von Niederblättern und befinden sich entweder im Boden (Geophyten) oder an der Erdgrenze (Hemikryptophyten, z. B. *Cornus suecica*). Wie die Stauden zeichnen sich die Staudensträucher durch die Ausbildung von Erstarkungstrieben aus. Hauptsproß und Primärsproß

sind schwach entwickelt und leben vegetativ als Assimilationstriebe. Erst erstarkte Achselsprosse nächstjähriger Triebperioden übernehmen Blüten- und Fruchtbildung. Das Hauptwurzelsystem ist nur schwach ausgebildet und von kurzer Lebensdauer. Die Ausläufer isolieren sich und leben als selbständige Individuen weiter.

## 2. Halbsträucher

Das oberirdische Sproßsystem zeigt gegenüber den Staudensträuchern einen stärkeren Grad der Verholzung, wenigstens in seinen basalen Teilen. Diese bleiben erhalten und dienen der Erneuerung (Chamaephyten). Auch Halbsträucher besitzen Erstarkungstriebe. Das Hauptwurzelsystem ist meist kräftig entwickelt und ausdauernd.

## 3. Echte Sträucher

Das oberirdische Sproßsystem bleibt der starken Verholzung zufolge in seiner Gesamtheit erhalten (Phanerophyten). Nur die Spitzen krautiger, bis in den Herbst hineinwachsener Schößlinge sterben ab.

Mit den Stauden gemeinsam haben die echten Sträucher a) eine basale Innovationszone, aus der orthotrope Schößlinge und plagiotrope, photo- oder geophile Ausläufer hervorgehen und die nur den Kriechsträuchern fehlt; b) den Besitz von Erstarkungssprossen. Das Primärsproßsystem kann schwach bleiben und nach kurzer Zeit zugrunde gehen (*Vaccinium Myrtillus*, *V. oxycoccus*, *Empetrum nigrum*), oder es ist kräftig ausgebildet und ausdauernd (*Evonymus europaea*, *Cornus sanguinea*, *Forsythia*, *Ribes*). Die Verbindung der Ausläufer mit der Mutterpflanze wird dann normalerweise nicht gelöst.

Was die Verzweigung anlangt, so herrschen, obwohl systematische Verwandtschaft zwischen den behandelten Pflanzen nicht besteht, innerhalb dieser drei Gruppen von Sträuchern sehr einheitliche Verhältnisse. Diese treten besonders klar zutage, wenn die Verzweigung auf die in der longitudinalen Symmetrie der Pflanze liegenden typischen Möglichkeiten bezogen werden.

Die Gesamtverzweigung aller ausläuferbildenden Sträucher ist basiton. Da die Ausläufer und die aufrechten Triebe Verschiedenheiten in der Verzweigung zeigen, sollen beide getrennt voneinander zusammenfassend besprochen werden.

### 1. Verzweigung der Ausläufer

a) Die unterirdischen Ausläufer sind in einen plagiotrop-geophilen, allseitig wurzelnden und in einen orthotrop-photo-philien Abschnitt, der als Laubtrieb über den Boden tritt, gegliedert. Im ersten Jahr leben sie hypogäisch; erst im zweiten erfolgt Umstimmung zu orthotropem Wuchs. Damit verbunden ist eine Internodienstauchung und eine Erstarkung der sich aufrichtenden Ausläuferspitze. In dieser erstarkten Zone werden die Fortsetzungs-sprosse angelegt, die in der Regel aus unterseitigen Knospen (*Vaccinium Myrtillus*, *Daphne striata*, *Symphoricarpus*) hervorgehen, ein bis mehrere Vegetationsperioden plagiotrop wachsen, um sich dann als Laubtriebe über die Erde zu erheben. Die Verzweigung der geophilen Abschnitte der Ausläufer ist also mesoton-hypoton gefördert; ihre

photophilen dagegen lassen eine allseitig akrotone (*Vaccinium Myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. Vitis Idaea*, *Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Daphne striata*, *Syringa vulgaris*) oder — sofern sie zu bogigem Wachstum übergehen (*Symphoricarpus racemosus*) — eine mesoton-epitone Förderungstendenz der Seitenastbildung erkennen.

Treiben auch oberseitige Knospen des Ausläufers aus, so wird bei ihnen die plagiotope Phase unterdrückt; sie entwickeln sich von vornherein zu orthotropen Laubsprossen (*Rubus Chamaemorus*, *Cornus suecica*).

Der geophile Abschnitt des Ausläufers, an dem keine Jahresgrenzen ausgebildet sind, behält lange Zeit krautige Beschaffenheit bei und verholzt überhaupt weniger als der orthotrop-photophile. Die Folge davon ist eine baldige Isolierung von der Mutterpflanze (*Vaccinium Myrtillus*, *V. Vitis Idaea*, *Salix herbacea*). Die Ausläufer leben dann als selbständige Individuen weiter, was ihnen durch die Bildung sproßbürtiger Wurzeln ermöglicht ist.

b) Die oberirdischen Ausläufer sind entweder wie die geophilen in einen schwachen, mit Laubblättern besetzten, plagiotropen und in einen erstarkten orthotropen Abschnitt gegliedert (*Evonymus europaea*, *Betula nana*, *Polarfichte*), oder sie behalten dauernd ihre plagiotope Wuchsrichtung bei (*Vaccinium oxycoccus*, *Empetrum nigrum*). Sie weisen dann in der Längenperiode Übereinstimmung mit den Jahresrhythmen auf und stellen jeweils am Ende einer Jahresperiode ihr Längenwachstum durch Ausbildung einer von Knospenschuppen umhüllten Terminalknospe ein. Jeder Jahrestrieb beginnt daher mit einer Zone chlorophyllloser Niederblätter, auf die an Größe zunehmende Laubblätter folgen.

Tritt Verzweigung der plagiotropen Ausläuferabschnitte ein, so ist diese akroton gefördert: nur die in der oberen Region einer Triebperiode gelegenen oberseitigen und seitlichen Knospen entwickeln sich zu Seitenästen, die nun aber nicht plagiotrop, sondern orthotrop heranwachsen (*Vaccinium oxycoccus*, *Empetrum*). Die unterseitigen Knospen des Ausläufers verbleiben in Ruhe. Sie entwickeln sich aber zu plagiotropen Fortsetzungssprossen, wenn der Ausläufer zu orthotropem Wuchs umgestimmt (*Evonymus europaea*) oder seine Triebspitze zur Infloreszenzbildung (*Vaccinium oxycoccus*) aufgebraucht wird.

Sproßbürtige Wurzeln werden nur auf der Unterseite der Ausläufer erzeugt.

Eine Folge des photophilen Wachstums der Ausläufer ist eine von vornherein stärker einsetzende Verholzung, die dazu führt, daß eine Isolierung vom Primärsproß normalerweise nicht erfolgt. Eine Ausnahme bilden *Empetrum* und *Vaccinium oxycoccus*, da bei ihnen das Hauptsproßsystem schon auf Jugendstadien zugrunde geht.

c) Die Ausläuferäste sind umgebildete orthotrope Schößlinge. Diese gehen schon früh zu bogigem Wachstum über und krümmen sich derart, daß ihre Triebspitze die Erdoberfläche erreicht und sproßbürtige Wurzeln erzeugt. Sie wird entweder durch Wurzelkontraktion in den Boden verlagert (*Rubus*) oder nur oberflächlich an ihm befestigt (*Ribes*

*Grossularia*, *Cornus sanguinea*, *Cotoneaster adpressa*, *C. microphylla*). Im ersteren Fall (*Rubus*) umfaßt der Ausläuferast nur eine, im letzteren (*Ribes Grossularia*, *Cornus*, *Cotoneaster*) mehrere Triebperioden.

Ist die Überkrümmung des Schößlings nicht so stark, daß seine Triebspitze nicht in Bodennähe gebracht wird, so übernehmen Seitenäste seiner mittleren Region die Ausläuferbildung (*Forsythia*, *Jasminum nudiflorum*). Diese wachsen flagellenartig dem Boden zu und erzeugen in ihren Spitzenteilen Wurzeln.

Nach einer  $\pm$  langen Phase plagiotropen Wachstums erfolgt eine mit Erstarkung verbundene geotropische Umstimmung der wurzelnden Triebspitzen.

Die Verzweigung der Ausläuferäste ist, da es sich um normale Laubtriebe handelt, entweder akroton (*Rubus*; *Cornus sanguinea* zur Zeit der Blühreife; *Ribes Grossularia*) oder mesoton (*Forsythia*, *Jasminum*) gefördert. Näheres hierüber im folgenden Abschnitt!

## 2. Verzweigung des orthotropen Sproßsystems

In der Verzweigung des oberirdischen, orthotropen Sproßsystems kommen die Symmetriegesetzmäßigkeiten viel stärker zum Ausdruck als bei den Ausläufern. Die Organbildung wird hier weitgehend von der longitudinalen und lateralen Symmetrie diktiert.

### a) Longitudinale Symmetrie

Die Verzweigung der Gesamtpflanze ist basiton, worauf der strauchige Wuchs beruht. Sie bestockt sich und innoviert aus Knospen der Kotyledonen und basalen Blätter des Primärsprosses. Einige von ihnen, meist dicht unter der Erdoberfläche gelegene, werden zu plagiotropen Ausläufern, andere zu orthotropen Schößlingen. Diese verzweigen sich aber nun ihrerseits, sofern sie orthotrop wachsen, streng akroton (*Evonymus europaea*, *Ribes Grossularia*). Nur die obersten Achselknospen einer Triebperiode werden zu Seitenästen, die rückwärts an Länge und Dicke abnehmen. Basale Knospen eines Jahrganges verbleiben in Ruhe. Mit fortschreitender Erstarkung der Sproßgenerationen nehmen die Seitenäste aufeinanderfolgender Jahre in ähnlicher Weise an Länge zu, wie es sonst innerhalb einer Triebperiode der Fall ist, so daß eine übergreifende Akrotonie zustande kommt (*Evonymus*). Es ist von untergeordneter Bedeutung, ob sympodiales (*Vaccinium Myrtillus*; *Syringa vulgaris*; zur Zeit der Blühfähigkeit: *Ledum palustre*; *Andromeda polifolia*; *Daphne striata*; *Vaccinium Vitis Idaea*; *Vaccinium uliginosum*) oder monopodiales Wachstum (*Evonymus europaea*; *Empetrum*; *Ribes Grossularia*) erfolgt; immer ist die Seitenastbildung akroton gefördert.

Bei einer Reihe von Sträuchern aber, deren Schößlinge meist zu bogigem Wachstum übergehen, herrscht keine akrotonische Förderungstendenz der Verzweigung, sondern eine mesotone: die kräftigsten und größten Seitenäste stehen in der mittleren Region des Schößlings, meist in der Zone der stärksten Krümmung (*Forsythia*, *Jasminum nudiflorum*, *Symphoricarpos*).

## b) Laterale Symmetrie

Die Auswirkung der lateralen Symmetrie ist abhängig von der Achsenstruktur eines Sproßorganes, je nachdem ob es radiären oder dorsiventralen Bau zeigt. Da dieser nun in enger Beziehung zur Wuchsrichtung des Organes steht, tritt die laterale Symmetrie an orthotropen und bogigen Schößlingen in verschiedener Form entgegen.

Erstere sind entsprechend ihrer Wuchsrichtung radiär gebaut. Sie erzeugen demzufolge allseitig gleich große Seitenäste (*Evonymus europaea*, *Ribes Grossularia*).

Anders verhalten sich die zu bogigem Wachstum übergehenden Triebe (*Forsythia*, *Symphoricarpus*, *Rubus*), deren Achsen dorsiventral gebaut sind und eine für Laubhölzer charakteristisch geförderte Ober- und eine geminderte Unterseite erkennen lassen (Epitonie). Diese Epitonie hat zur Folge, daß Achselknospen, die auf die geförderte Oberseite zu liegen kommen, zu sehr kräftigen Seitenästen heranwachsen, während die der Unterseite in Ruhe bleiben oder schwache, nur kurze Zeit lebensfähige Triebe liefern (*Cornus sanguinea*, *Forsythia*, *Symphoricarpus*). Die in die Transversalebene des bogigen Schößlings fallenden Knospen werden zu morphologisch gleichwertigen Seitenästen.

Dorsiventraler Bau der Laubsprosse orthotroper Sträucher äußert sich also in einer epitonen Förderung der Seitenastbildung. Hierin besteht ein Gegensatz zu einer morphologisch einheitlichen Gruppe von Sträuchern, den arktisch-alpinen Spaliersträuchern. Bei ihnen werden trotz epitoner Förderung des Holzzuwachses die kräftigsten Seitenäste gerade auf der Unterseite angelegt, worin sie mit den Bäumen übereinstimmen, während die oberseitigen Knospen nur zu schwachen Seitenästen austreiben. Der größte Teil der Spaliersträucher steht deshalb organisationstypisch den Bäumen auch viel näher als den echten Sträuchern.

Mit der vorliegenden Darstellung ist die Bearbeitung der Holzgewächse keineswegs abgeschlossen; es bedarf noch zahlreicher Untersuchungen, um nur ein einigermaßen vollständiges Bild ihrer Wuchsformen zu erhalten. Gerade die Bäume und Sträucher sind von der Morphologie bisher sehr stiefmütterlich behandelt worden, wie eine vergleichend-morphologische Erforschung der Wuchsformen überhaupt noch in ihren ersten Anfängen steckt. Es ist aber außerordentlich wichtig, dieses Gebiet der Botanik zu fördern, da erst eine genaue Kenntnis der Wuchsformen der Pflanzen die Lösung vieler ökologischer und pflanzengeographischer Probleme erleichtert und ermöglicht.

## VI. Literaturverzeichnis

- Blomqvist, S. G., Till Högbuskformationens Ekologi. Svensk Bot. Tidsskr. 5, 1. 1911.  
 Buchenau, Fr., Bemerkungen über *Cornus suecica* L. Flora XLII, 1859.  
 Du Rietz, G. E., Life-forms of terrestrial flowering plants, I, Acta Phytogeographica Suecica, III, 1, 1931.  
 Giger, E., *Linnæa borealis* L., eine monographische Studie. Beih. Bot. Zentralbl. 30, 2. Abt., 1913.  
 Gleisberg, W., *Vaccinium oxycoccus* L., ein weiterer Beitrag zur Typenfrage der Art. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 40, 1922.  
 Grevillius, A. Y. und O. Kirchner, *Empetraceae*. In Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Lief. 25. Stuttgart 1925.

- Hagerup, O., *Om Empetrum nigrum* L. En naturhistorisk Studie. Botan. Tidsskr. **37**, 1922.
- Hegi, G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 7 Bde., München.
- Henry, A., Knospenbilder. Ein Beitrag zur Kenntnis der Laubknospen. 1. Abt. Dikotyledonen. Nova Acta Leopoldina **22**, 1847.
- Kihlman, A. O., Pflanzenbiologische Schilderungen aus Russisch-Lappland. Helsingfors 1890.
- Kny, L., Über das Dickenwachstum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. 1882.
- Krause, E. H. L., Rubi Rostockiensis. Ver. der Freunde der Naturgesch. in Mecklenburg, **XXXIV**, 1880.
- Lindman, C., Några bidrag till frågan buske eller träd? Kgl. Svensk. Vet. Akad. Årsbok **12**, 1914.
- Mentz, A., The Structure and Biology of Arctic Flowering Plants I, 3. *Empetraceae*, *Empetrum nigrum* L. 1909. Medd. om Grønland, **36**, 1912.
- Meusel, H., Wuchsformen und Wuchstypen der europäischen Laubmoose. Nova Acta Leopoldina, N. F. **3**, 1935.
- Rauh, W., a) Die Bildung von Hypokotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. Nova Acta Leopoldina, N. F. **4**, 1937.  
— b) Beiträge zur Morphologie und Biologie der Holzgewächse. I Entwicklungsgeschichte und Verzweigungsverhältnisse arktisch-alpiner Spaliersträucher. Nova Acta Leopoldina, N. F. **5**, 1937.
- Raunkiaer, C., The life forms of plants. Oxford 1934.
- Schlicke, A., Die dorsiventrale Ausbildung niederliegender Sprosse und ihre Abhängigkeit von äußeren Faktoren. Diss. Berlin 1908.
- Sylvén, N., Om de svenska dikotyledonernas första förstärkningstadium eller från frö till blomning. I. Speciell del K. Svensk. Vet. Akad., Handl. **40**, 2, 1906.
- Troll, W., Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 1. Bd. I. Teil. Berlin 1937.
- Vöchting, H., Über Organbildung im Pflanzenreich 2. Bd., Bonn 1884.
- Wangerin, W., *Cornaceae* im Pflanzenreich, herausgegeben von A. Engler, Leipzig 1910.
- Warming, E., Om Skudbygning, Overvintring og Foryngelse. Naturhist. Forenings Festskrift, Kjøbenhavn 1891.
- , The Structure and Biology of Arctic Flowering Plants I. 1. *Ericineae* (*Ericaceae*, *Pirolaceae*) I. Morphology and Biology. Medd. om Grønland **36**, 1908.
- Om Jordudløbere. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, Naturvidensk. og Mathem. Afd. **8**, R. II, 6, 1918.
- Warming, E.-Graebner, P., Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, 3. Aufl. Berlin, 1918.
- Weber, H., Vergleichend-morphologische Studien über die sproßbürtige Bewurzelung. Nova Acta Leopoldina N. F. **4**, 1936.
- Wigand, A., Der Baum. Braunschweig 1854.
- Wiesner, J., Über das Eindringen der Winterknospen kriechender Brombeersprosse in den Boden. Sitzungsber. der Kgl. Akad. der Wissenschaften, I. Abt. **LXXXVII**, Wien 1883.
- Über das ungleichseitige Dickenwachstum des Holzkörpers in Folge der Lage. Ber. der Dtsch. Bot. Ges. **10**, 1892.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Hercynia](#)

Jahr/Year: 1939

Band/Volume: [AS\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Rauh Werner

Artikel/Article: [Über die Verzweigung ausläuferbildender Sträucher mit besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu den Stauden 187-231](#)