

Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz	N.F. 17	1	123–136	1998	Freiburg im Breisgau 22. Mai 1998
--	---------	---	---------	------	--------------------------------------

Biomechanische, anatomische und morphologische Untersuchungen verschiedener Wuchsformtypen der Gattung *Lonicera* L.*

von

CHRISTOPHER TRAISER, PATRIK REIDELSTÜRZ & THOMAS SPECK,
Freiburg i. Br. **

Zusammenfassung: Acht *Lonicera*-Arten wurden biomechanisch und funktionsanatomisch untersucht. Hierbei wurden Arten ausgewählt, die aus verschiedenen Untergattungen bzw. Sektionen der Gattung *Lonicera* stammen. Analysiert wurden Arten mit selbsttragend strauchiger Wuchsform (*L. nigra*), lianenartig winder Wuchsform (*L. periclymenum*, *L. alseuosmoides*, *L. reticulata*) und Arten mit halb-selbsttragender, spreizklimmender Wuchsform (*L. xylosteum*, *L. myrtilus*, *L. sempervirens*, *L. alpigena*). Ein Vergleich der Veränderung der biege- und torsionsmechanischen Eigenschaften im Verlauf der Ontogenie und der diesen Eigenschaften zugrunde liegenden Achsenanatomie zeigt Variationen, wie sie für Pflanzen der verschiedenen Wuchsformtypen charakteristisch sind. Auffällig ist die ausgeprägte Variabilität der Wuchsform innerhalb der verschiedenen Arten, die nicht nur bei den Spreizklimmern, sondern auch bei Arten mit selbsttragender bzw. lianenartiger Wuchsform auftritt. Als Ergänzung zu den biomechanisch/funktionsanatomischen Untersuchungen wurden photogrammetrische Analysen der Wuchsform durchgeführt.

Abstract: Eight *Lonicera* species were biomechanically and anatomically studied. Species from different subgenera and sections of the genus *Lonicera* were selected. We have analysed species that cover the entire range of growth habits found in this genus: species with self-supporting growth habit (*L. nigra*), lianescent winding growth habit (*L. periclymenum*, *L. alseuosmoides*, *L. reticulata*) and species with semi-self-supporting growth habit (*L. xylosteum*, *L. myrtilus*, *L. sempervirens*, *L. alpigena*). A comparison of the variations of bending and torsional mechanical properties during ontogeny shows patterns typical for plants with the different growth habits. The same holds for the variations of the underlying stem anatomy. Remarkable is the high variability of growth habits within the different species which is not only found in the semi-self-supporting species, but also in the self-supporting shrub and in the lianas. Our results can be interpreted as an "opportunistic" mode of growth, that allows plants to produce axes with different mechanical properties according to the environmental constraints. As an addition to the biomechanical and anatomical examinations stereophotogrammetric analyses of the growth habit were performed.

* Abschlußbericht eines vom Prof.-Friedrich-Kiefer-Fonds im Jahr 1996 geförderten Forschungsvorhabens.

** Anschriften der Verfasser: C. TRAISER, M.Sc., und PD Dr. T. SPECK, Botanischer Garten der Universität Freiburg, Schänzlestr. 1, D-79104 Freiburg i.Br.; Dipl.-Forstwirt P. REIDELSTÜRZ, Abteilung Fernerkundung und Landschaftsinformationssysteme, Forstwissenschaftl. Fakultät der Universität Freiburg, Tennenbacherstr. 4, D-79106 Freiburg i.Br.

1. Einleitung

Die Gattung *Lonicera* L. (Caprifoliaceae) zeichnet sich durch eine hohe morphologische Variabilität der Wuchsform aus, wobei die Arten typischerweise basiton verzweigt sind, und so der „strauchigen Wuchsform“ nach TROLL (1959; siehe auch BARTELS 1993) entsprechen (Abb. 1). Zur funktionellen Charakterisierung der unterschiedlichen Wuchsformtypen in dieser Gattung wurden acht Arten biomechanisch sowie funktionsanatomisch untersucht. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen wurden mit den Daten einer morphometrischen Analyse verglichen.

Zur biomechanischen Charakterisierung wurden Biege- und Torsionsversuche an verschiedenen alten Zweigstücken, d.h. unterschiedlichen Ontogeniestadien, durchgeführt. Von den mechanisch getesteten Achsen wurden die Anteile der verschiedenen Achsengewebe am Gesamtquerschnitt und am Flächenträgheitsmoment ermittelt. Um die Korrelation dieser Daten mit der Wuchsform der jeweiligen Art zu überprüfen, wurden dreidimensionale Stereophotographien der Pflanzen erstellt und photogrammetrisch ausgewertet (Traiser, Reidelstürz & Speck 1997).

2. Auswahl der untersuchten Arten

Die Gattung *Lonicera* wird unter Einbeziehung chemotaxonomischer Merkmale (FRÖHNE & JENSEN 1992) systematisch wie folgt eingeordnet (HEGI 1996):

Unterklasse:	Cornidae
Ordnung:	Dipsacales
Familie:	Caprifoliaceae
Tribus:	Lonicereae
Gattung:	<i>Lonicera</i>

Die Gattung *Lonicera* wird nach REHDER (1903) in zwei Untergattungen mit 4 Sektionen und 24 Subsektionen unterteilt. In Tabelle 1 sind neben den Untergattungen und Sektionen nur die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Arten aufgeführt.

Tab. 1: Gliederung der Gattung *Lonicera* L.:

1. Untergattung: <i>Chamaecerasus</i> (1.–20. Subsektion)	Aufrechte, selten windende Sträucher; Laubblätter stets deutlich voneinander getrennt; mehr oder weniger lang gestielte, 2-blütige Teilblütenstände in den Achsen von Laubblättern
1. Sektion: <i>Isoxylosteum</i> (1.–2. Subsektion)	Aufrechte, selten niederliegende Sträucher (<i>L. myrtillos</i>)
2. Sektion: <i>Isika</i> (3.–15. Subsektion)	Aufrechte oder fast niederliegende Sträucher (<i>L. alpigena</i> , <i>L. nigra</i>)
3. Sektion: <i>Coeloxylosteum</i> (16.–17. Subsektion)	Aufrechte Sträucher (<i>L. xylosteum</i>)
4. Sektion: <i>Nintooa</i> (18.–20. Subsektion)	Windende Sträucher (<i>L. alseuosmoides</i> , <i>L. reticulata</i>)
2. Untergattung: <i>Periclymenum</i> (21.–24. Subsektion)	windende Sträucher, selten buschig wachsend; Laubblattpaare im Bereich des Blütenstandes verwachsen; Blüten an den Zweigenden in Quirlen sitzend (<i>L. sempervirens</i> , <i>L. periclymenum</i>)

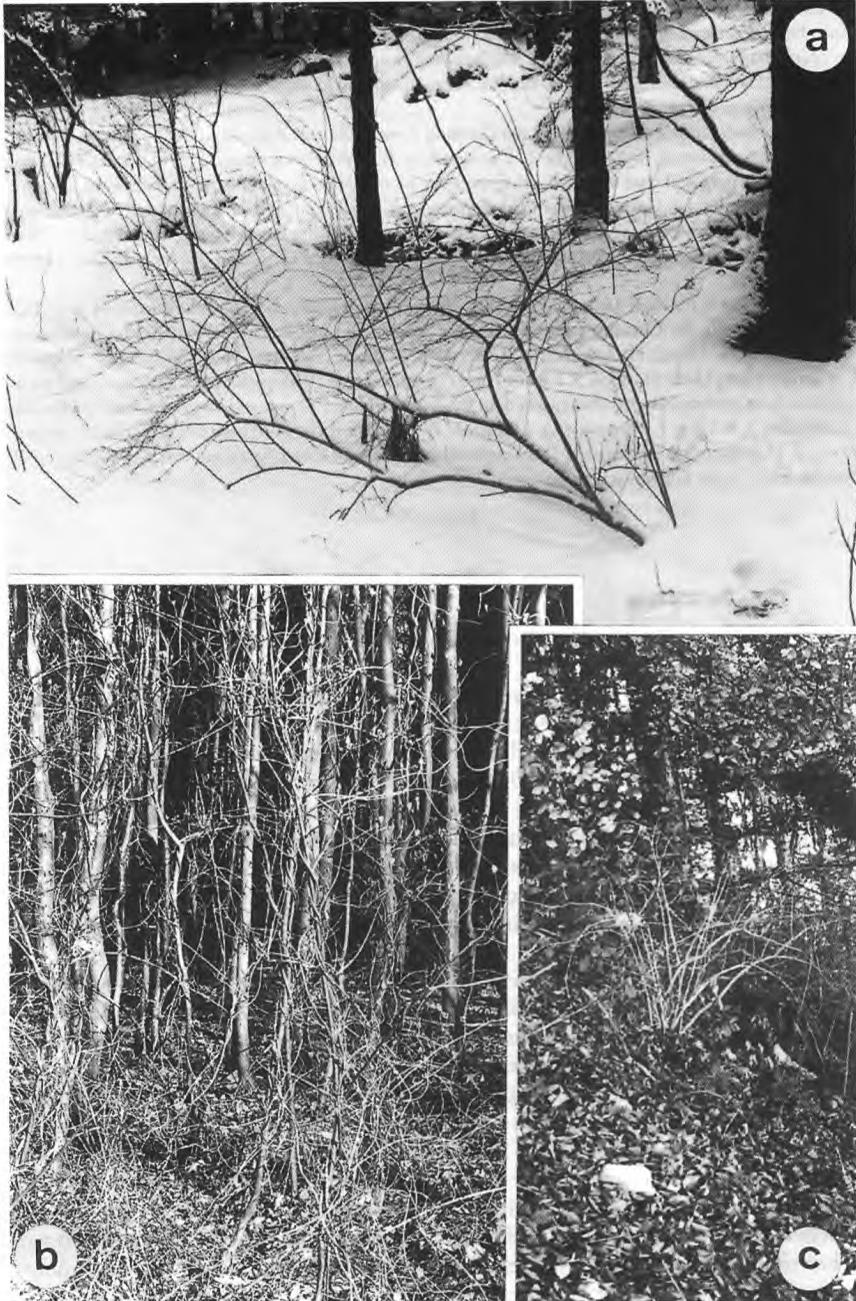


Abb. 1: Charakteristische Wuchsformen ausgesuchter *Lonicera*-Arten. (a) Schwarze Heckenkirsche (*Lonicera nigra*), selbsttragender Strauch; (b) Waldgeißblatt (*Lonicera periclymenum*), nicht selbsttragende, windende Liane; (c) Rote Heckenkirsche (*Lonicera xylosteum*), halb-selbsttragender „interner“ Spreizklimmer.

Die Gliederung der Gattung belegt, daß neben der Blütenbiologie der Wuchsform eine große systematische Bedeutung zukommt. Generell lassen sich die Arten der Gattung *Lonicera* dem Lebensformtyp der Nanophanerophyten zuordnen. Die Wuchsform der verschiedenen *Lonicera*-Arten entspricht, nach klassischer Definition (TROLL 1959) basiton verzweigten, nicht in Stamm und Krone gegliederten, strauchförmigen Holzgewächsen.

Die 1. Untergattung *Chamaecerasus* der Gattung *Lonicera* ist mit Ausnahme der 4. Sektion *Nintooa* durchweg strauchförmig, während die 2. Untergattung *Periclymenum* und die 4. Sektion der 1. Untergattung lianenartig windend wachsen. Aufgrund der bestehenden systematischen Gliederung, die eine Trennung in die beiden Untergattungen nahelegt und der 4. Sektion *Nintooa* eine abgeleitete Stellung in der Untergattung *Chamaecerasus* zuweist, muß eine zumindest zweimal unabhängig stattgefundene, konvergente Entwicklung des Wuchsformtyps der Liane innerhalb der Gattung *Lonicera* gefordert werden (TRAISER 1997).

Die acht Arten für diese Untersuchungen wurden so ausgewählt, daß alle Sektionen und möglichst viele Subsektionen der Gattung *Lonicera* vertreten waren. Die untersuchten Pflanzen der heimischen Arten *L. alpigena* (Alpen-Heckenkirsche, 2. Sektion), *L. nigra* (Schwarze Heckenkirsche, 2. Sektion), *L. xylosteum* (Rote Heckenkirsche, 3. Sektion) und *L. periclymenum* (Waldgeißblatt, 2. Untergattung) stammen von ihren natürlichen Standorten aus dem Raum Südbaden. Die vier anderen Arten sind in Ostasien (*L. myrtilus*, 1. Sektion; *L. alseuosmoides*, 4. Sektion; *L. reticulata*, 4. Sektion) bzw. Nordamerika (*L. sempervirens*, 2. Untergattung) beheimatet. Das Untersuchungsmaterial dieser Arten stammt aus verschiedenen Botanischen Gärten Süddeutschlands.

3. Ergebnisse

3.1 Biomechanische Untersuchungen

Die acht *Lonicera*-Arten wurden bezüglich ihrer biege- und torsionsmechanischen Eigenschaften untersucht. Die ausgewählten Achsenabschnitte wurden zunächst biegemechanisch getestet, wobei die Belastungen auf den linear-elastischen Bereich beschränkt blieben (vgl. SPECK 1994, SPECK & ROWE 1998). Anschließend wurde in einer Torsionsmessapparatur die Torsionssteifigkeit der selben Zweigabschnitte ermittelt. Für eine ausführliche Darstellung der biomechanischen Untersuchungsmethoden sei verwiesen auf SPECK (1994) und SPECK, ROWE & SPATZ (1996). Um eine Charakterisierung der Veränderung der mechanischen Eigenschaften im Verlauf der Ontogenie zu ermöglichen, wurden die untersuchten Arten jeweils in drei Altersklassen eingeteilt.

Für eine Auswertung der biomechanischen Untersuchungen wurden für jede der getesteten Arten die experimentell gemessenen Werte des Biegeelastizitätsmoduls und des Torsionsmoduls gegen das axiale Flächenträgheitsmoment bzw. das polare Flächenträgheitsmoment aufgetragen (vgl. Abb. 2–4). Die Flächenträgheitsmomente sind mit dem Altersstadium der Pflanzenachse korreliert und nehmen – wie auch die Querschnittsflächen – bei Pflanzen mit sekundärem Dickenwachstum mit zunehmendem Alter zu. Die Flächenträgheitsmomente gewichten neben der Querschnittsfläche der einzelnen Gewebe auch deren Querschnittsform und vor allem die Anordnung der Gewebe im Achsenquerschnitt. Pauschalisiert gilt, daß bei gleicher Querschnittsfläche die Flächenträgheitsmomente eines Gewebes umso höher sind, je peripherer das Gewebe angeordnet ist. Je höher das Flächenträgheitsmoment eines Gewebes ist, desto größer ist der Einfluß des Gewebes auf die mechanischen Eigenschaften einer Pflanzenachse. Hierbei wird die Pflanzenachse als Verbundstruktur betrachtet, die aus verschiedenen Geweben mit unterschiedlichen Materialeigenschaften aufgebaut ist. Eine Bestimmung der Flächenträgheitsmomente und ihrer Veränderung im Verlauf der Ontogenie erlaubt es, die Ände-

rungen der Achsenanatomie mit den Veränderungen der biegemechanischen Eigenschaften (axiales Flächenträgheitsmoment) und der torsionsmechanischen Eigenschaften (polares Flächenträgheitsmoment) zu korrelieren. Die relevanten mechanischen Materialkenngrößen sind das Biegeelastizitätsmodul (für die Steifigkeit bei Biegebeanspruchung) und das Torsions- oder Schubmodul (für die Steifigkeit bei Torsions-, d.h. Verdrehbeanspruchung) (NIKLAS 1992, SPECK, ROWE & SPATZ 1996).

Wie für selbsttragende Stäucher charakteristisch (SPECK 1994; SPECK & ROWE 1998), steigt auch bei der eindeutig selbsttragenden, strauchförmigen Schwarzen Heckenkirsche (*L. nigra*, Abb. 1a) das Biegeelastizitätsmodul im Verlauf der Ontogenie zunächst steil an, um dann – im Bereich des aufrechten Strauches – in alten Ontogeniestadien auf hohem Niveau mehr oder weniger konstant zu bleiben (Abb. 2a). Auch das Torsionsmodul nimmt mit zunehmendem Alter der Achsen signifikant zu (Abb. 2b). Bei den Abbildungen sollte berücksichtigt werden, daß durch den doppelt logarithmischen Auftrag in dieser und allen folgenden Diagrammen die tatsächlich auftretenden Änderungen optisch eher unterschätzt werden.

Auffällig ist die bei einigen sehr alten Achsen zu beobachtende drastische Abnahme des Biegeelastizitätsmoduls, welcher bei diesen Achsen (Abb. 2a, Δ) auf Werte absinkt, wie sie für die sehr biegsamen, jungen einjährigen Zweige typisch sind. Für eine Pflanze mit selbsttragender Wuchsform ist eine solche Verringerung des Biegeelastizitätsmoduls in alten Ontogeniestadien sehr überraschend. Die ökologische Ursache hierfür ist, daß diese beiden Achsen ausläuferähnliche horizontal verlaufende Sprosse darstellen, die der vegetativen Ausbreitung dienen. Diese häufig dem Boden aufliegenden Ausläufer sind völlig anderen und deutlich geringeren mechanischen Beanspruchungen ausgesetzt als aufrechte selbsttragende Achsen gleichen Durchmessers. Die torsionsmechanischen Eigenschaften dieser Achsen konnten nicht getestet werden, da sie für die uns zur Verfügung stehende Testapparatur zu groß waren. Die „Fähigkeit“, Achsen gleichen Durchmessers mit völlig unterschiedlichen mechanischen Eigenschaften zu bilden, ist ein erster Beleg für die hohe Variabilität der Wuchsform innerhalb der verschiedenen *Lonicera*-Arten.

Die lianenartig windende Art *L. periclymenum* (Waldgeißblatt, Abb. 1b) zeigt die für alle bisher untersuchten Lianen typische deutliche Abnahme des Biegeelastizitätsmoduls im Verlauf der Ontogenie (Abb. 3a) (SPECK 1994, SPECK & ROWE 1998). Auch das Torsionsmodul nimmt – allerdings weniger stark – im Verlauf der Ontogenie ab (Abb. 3b). Vergleichbare Veränderungen der mechanischen Eigenschaften finden sich auch bei den anderen von uns untersuchten, lianenartig wachsenden *Lonicera*-Arten, *L. alseuosmoides* und *L. reticulata*.

Interessant ist, daß bei einigen sehr alten Achsen von *L. periclymenum* eine geringfügige Zunahme des Biegeelastizitätsmoduls zu beobachten ist (Abb. 3a, Δ). Auch dieser Befund läßt sich durch eine Untersuchung der Funktion dieser Achsenabschnitte erklären. Im vorliegenden Fall handelt es sich bei den beiden relativ biegesteifen Achsen um die untersten Achsenabschnitte einer großen und alten Pflanze, die eine zumindest teilweise selbsttragende Stammfunktion übernommen haben. Auch dies ist ein Hinweis auf die hohe Plastizität der Wuchsform bei den verschiedenen *Lonicera*-Arten. Das Torsionsmodul dieser Achsen konnte wiederum aufgrund des zu großen Achsendurchmessers nicht getestet werden. Auch von anderen Lianenarten, wie z.B. von *Wisteria sinensis* (Glyzine) und von *Vitis sylvestris* (Weinrebe) ist bekannt, daß die untersten Stammbereiche eine Zunahme des Biegeelastizitätsmoduls zeigen können, wodurch die Stammbasis zumindest teilweise selbsttragend wird (NIKLAS 1992, SPECK & ROWE 1998).

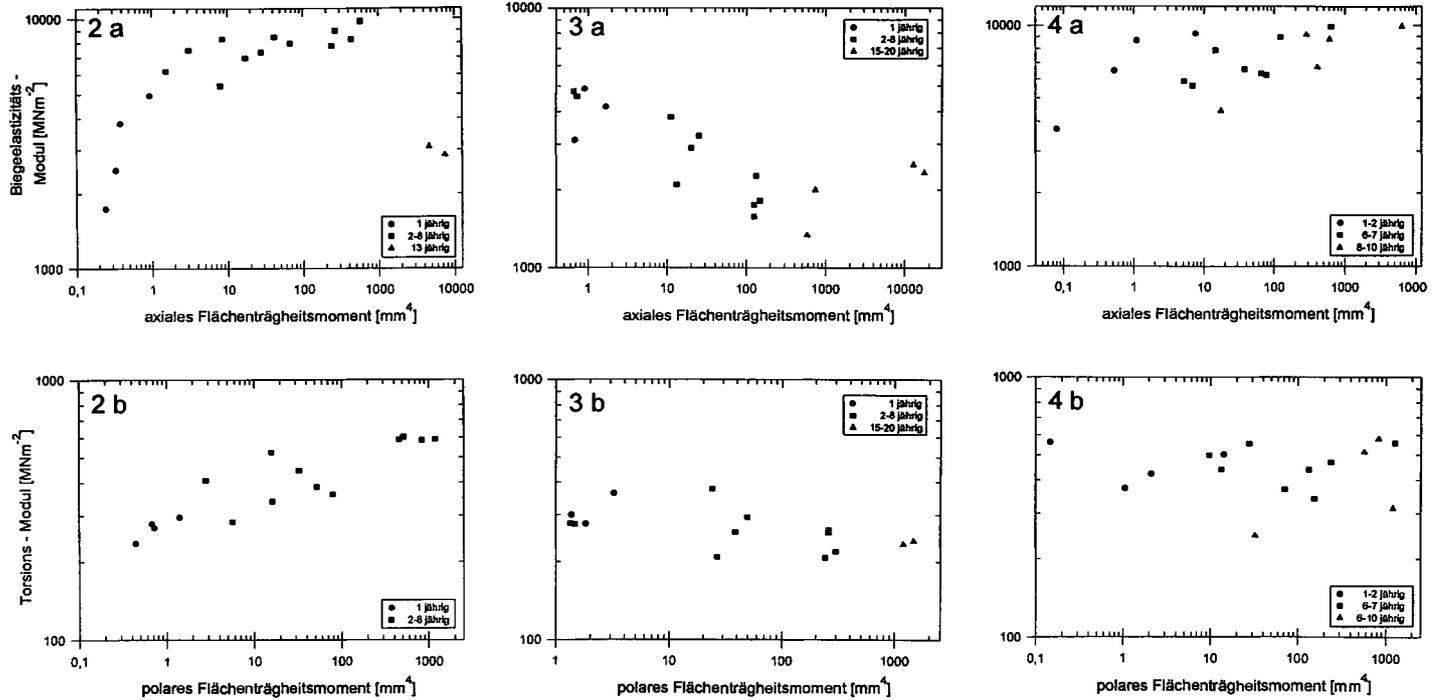


Abb. 2–4: Veränderung des Biegeelastizitätsmoduls (Abb. 2a - 4a) und des Torsionsmoduls (Abb. 2b–4b) im Verlauf der Ontogenie: bei der Schwarzen Heckenkirsche (*Lonicera nigra*), einer selbststängenden *Lonicera*-Art (Abb. 2), beim Waldgeißblatt (*L. periclymenum*), einer lianenartig windenden *Lonicera*-Art (Abb. 3) und bei der Roten Heckenkirsche (*L. xylosteum*), einer halb-selbststängenden, spreizklimmenden *Lonicera*-Art (Abb. 4). Der Auftrag ist in allen Abbildungen doppelt logarithmisch.

Eine Vielzahl der getesteten *Lonicera*-Arten zeigt im untersuchten Altersbereich annähernd konstante Biegeelastizitätsmoduli und Torsionsmoduli. Bei diesen Pflanzen verändern sich folglich die biege- und die torsionsmechanischen Eigenschaften im Verlauf der Ontogenie nicht, was für den Wuchsformtyp der Spreizklimmer charakteristisch ist (SPECK & ROWE 1998). Exemplarisch ist dies bei der Roten Heckenkirsche (*L. xylosteum*, Abb. 1c) zu sehen (Abb. 4a u. b). Interessant ist, daß viele der spreizklimmenden *Lonicera*-Arten bezüglich ihrer Wuchsform eine extreme Plastizität zeigen. Sie können sich in Abhängigkeit von den ökologischen Randbedingungen in alten Ontogeniestadien sich eher in Richtung Selbstträger oder aber eher in Richtung Liane entwickeln. Ein Beispiel ist *L. sempervirens*, die bezüglich ihrer Wuchsform am ehesten als Spreizklimmer mit der Möglichkeit zur lianenartigen Wuchsform interpretiert werden kann, wobei die Wuchsform sehr variabel ist. Bei dieser Art können sowohl die mechanischen als auch andere Eigenschaften im Verlauf der Ontogenie sehr stark von Umweltfaktoren beeinflusst werden (CHIU & EVERS 1992). Die beiden Arten *L. myrtilus* und *L. alpigena* stellen bezüglich ihrer mechanischen Eigenschaften fast typische Spreizklimmer dar. Bei der Alpen-Heckenkirsche (*L. alpigena*) ist allerdings in alten Ontogeniestadien eine leichte Zunahme von Biegeelastizitätsmodul und Torsionsmodul zu beobachten, also eine Tendenz hin zum selbsttragenden Wuchsformtyp. Bei *L. myrtilus* kann man von einem „internen Spreizklimmer“ sprechen, da die Zweige der meist niederwüchsigen Pflanzen eng vernetzt sind und sich innerhalb einer Einzelpflanze gegenseitig mechanisch stützen. Ähnliche Tendenzen sind auch bei der Roten Heckenkirsche (*L. xylosteum*) zu beobachten, die zudem – wie die Schwarze Heckenkirsche (*L. nigra*) – die Fähigkeit besitzt, sich über horizontal am Boden liegende Äste vegetativ auszubreiten.

Wie diese Beispiele zeigen, zeichnet sich die Gattung *Lonicera* durch ein breites Spektrum verschiedener Wuchsformtypen aus. Auch innerhalb einer Art scheint die Wuchsform häufig recht variabel zu sein, d.h. die Pflanzen sind in der Lage, in opportunistischer Weise auf Umweltfaktoren zu reagieren, wie z.B. auf das Fehlen oder das Vorhandensein von Stützstrukturen, was bei vielen Arten eine hohe Plastizität der Wuchsform zu Folge hat.

3.2 Funktionsanatomische Untersuchungen

Für die funktionelle Analyse der Achsenanatomie und ihrer Veränderung im Verlauf der Ontogenie wurden drei verschiedene Gewebetypen unterschieden: (1) Rinde (incl. Phloem, Borke und Epidermis), (2) Holz (primäres und sekundäres Xylem) und (3) Markgewebe. Außerdem wurde als vierte Größe der Markhohlraum vermessen. Für alle vier Gewebetypen wurde der Anteil an der Gesamtquerschnittsfläche sowie am axialen und am polaren Flächenträgheitsmoment bestimmt und für die verschiedenen Altersklassen verglichen (SPECK 1994; SPECK, ROWE & SPATZ 1996). Zur mikroskopischen Vermessung der verschiedenen Gewebetypen wurden die Sproßquerschnitte mit Phloroglucin/Salzsäure gefärbt. Bei dieser Färbemethode färben sich die mechanisch sehr stabilen lignifizierten, d.h. verholzten Gewebetypen (wie Holz und Sklerenchym) rot an und lassen sich somit von anderen, nicht lignifizierten Gewebetypen unterscheiden. Um Gewebeschrumpfungen, wie sie bei der Herstellung von Dauerpräparaten (z.B. durch die Entwässerung) auftreten können, zu vermeiden, wurden für diese funktionsanatomischen Untersuchungen Frischschnitte verwendet. Das Hauptinteresse dieser Untersuchungen lag in einer quantitativen Analyse der Veränderung der Gewebeanteile im Sproßquerschnitt während

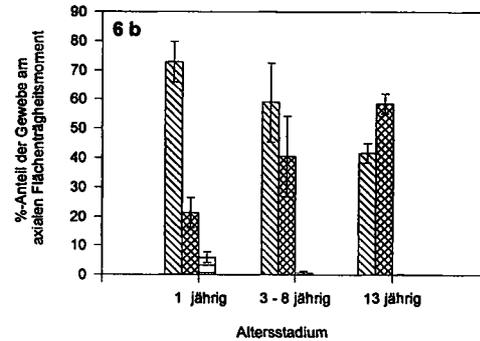
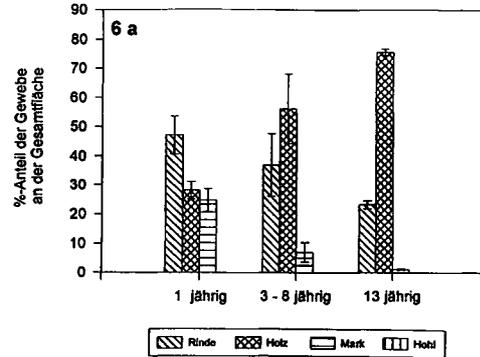
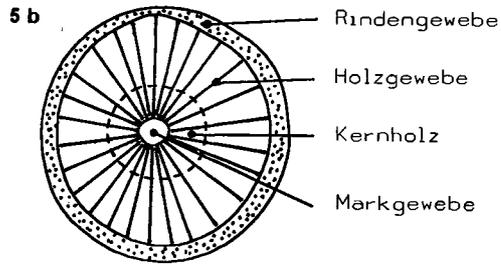
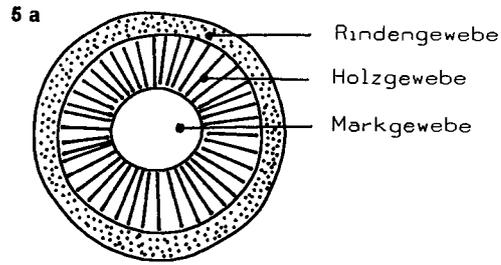


Abb. 5 u. 6: Schwarze Heckenkirsche (*Lonicera nigra*, selbsttragender Strauch).
 Abb. 5: Achsenquerschnitte mit den bei den funktionsanatomischen Untersuchungen unterschiedenen Gewebetypen,
 (a) junges Ontogeniestadium und (b) altes Ontogeniestadium.
 Abb. 6: Veränderung der prozentualen Anteile der verschiedenen Achsengewebe im Verlauf der Ontogenie,
 (a) an der Querschnittsfläche und (b) am axialen Flächenträgheitsmoment.

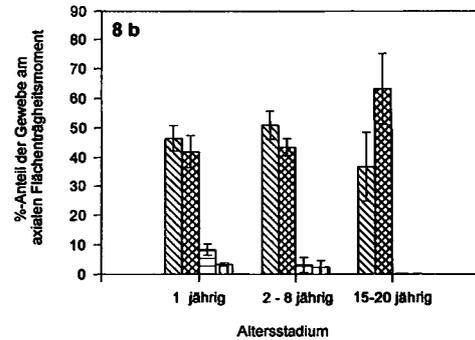
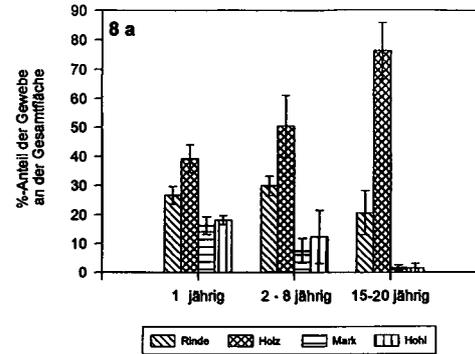
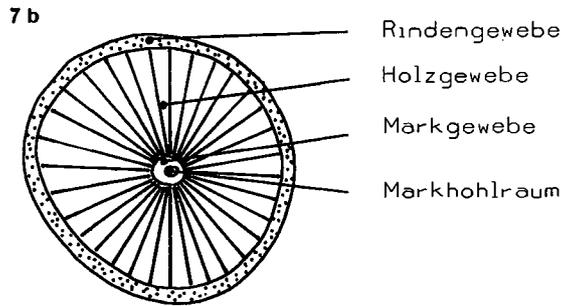
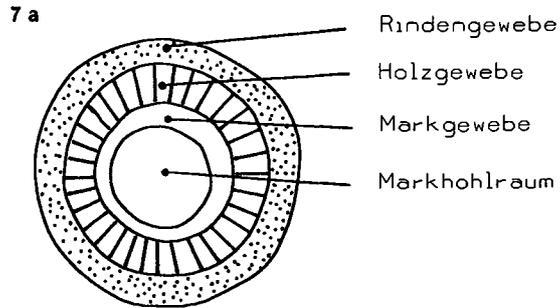


Abb. 7 u. 8: Waldgeißblatt (*Lonicera periclymenum*, nicht selbsttragende, windende Liane).

Abb. 7: Achsenquerschnitte mit den bei den funktionsanatomischen Untersuchungen unterschiedenen Gewebetypen, (a) junges Ontogeniestadium und (b) altes Ontogeniestadium.

Abb. 8: Veränderung der prozentualen Anteile der verschiedenen Achsengewebe im Verlauf der Ontogenie, (a) an der Querschnittsfläche und (b) am axialen Flächenträgheitsmoment.

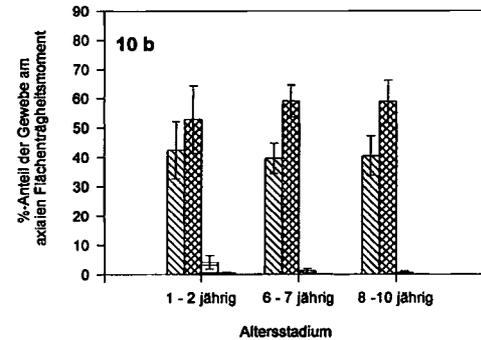
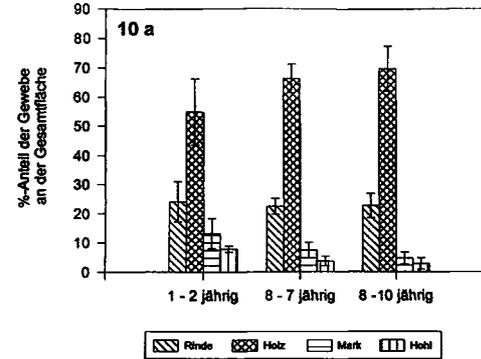
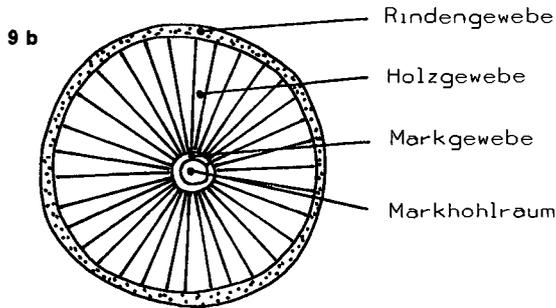
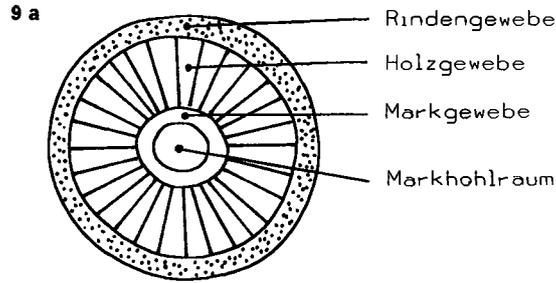


Abb. 9 u. 10: Rote Heckenkirsche (*Lonicera xylosteum*, halb-selbsttragender Spreizklimmer).

Abb. 9: Achsenquerschnitte mit den bei den funktionsanatomischen Untersuchungen unterschiedenen Gewebetypen, (a) junges Ontogeniestadium und (b) altes Ontogeniestadium.

Abb. 10: Veränderung der prozentualen Anteile der verschiedenen Achsengewebe im Verlauf der Ontogenie, (a) an der Querschnittsfläche und (b) am axialen Flächenträgheitsmoment.

der Ontogenie, was durch eine vergleichende Auswertung der drei Altersklassen möglich wird.

Für selbsttragende und lianenartig wachsende Arten ließen sich im Verlauf der Ontogenie signifikante Veränderungen der Gewebeverteilungen im Sproßquerschnitt nachweisen. Bei dem selbsttragend wachsendem Strauch *L. nigra* kommt es in älteren Ontogeniestadien zu einer signifikanten Abnahme des Anteils von Rinde und Mark an der Querschnittsfläche sowie am axialen und am polaren Flächenträgheitsmoment, während gleichzeitig der Anteil des Holzes deutlich zunimmt (Abb. 5 u. 6). Auffällig ist, daß bei den horizontal über den Boden kriechenden, sehr alten Achsen dieser Art die Bildung von Kernholz zu beobachten ist (Abb. 6b). Die Zunahme des Beitrags des biegesteifen Holzes zum axialen und polaren Flächenträgheitsmoment ist die strukturelle Ursache für die beobachtete deutliche Zunahme des Biegeelastizitätsmoduls und des Torsionsmoduls im Verlauf der Ontogenie bei der Schwarzen Heckenkirsche (vgl. Abb. 2). Vergleichbare Veränderungen der Achsenanatomie konnten bei allen bisher untersuchten selbsttragenden Bäumen und Sträuchern nachgewiesen werden (SPECK 1994, SPECK & ROWE 1998).

Alle untersuchten lianenartig wachsenden *Lonicera*-Arten zeigen eine mehr oder weniger ausgeprägte Abnahme des Anteils von Rinde, Mark und Markhohlraum im Verlauf der Ontogenie, während der Beitrag des Holzes deutlich zunimmt (Abb. 7 u. 8). Vermutlich ist, wie bei anderen untersuchten Lianenarten, der nach der Verankerung an einer Stützstruktur gebildete Holztyp deutlich biege- und torsionsflexibler als der vor der Verankerung, d.h. in den Suchertrieben und in der selbsttragenden Wuchsphase von Jungpflanzen dieser Arten gebildete Holztyp. Die Differenzierung eines „lianentypischen“, flexiblen Holztyps könnte die beobachtete Abnahme von Biege- und Torsionsmodul im Verlauf der Ontogenie erklären (vgl. Abb. 3). Es muß in weiteren Untersuchungen allerdings noch überprüft werden, ob diese für andere Lianenarten nachgewiesene Veränderung des Holztyps (vgl. SPECK 1994, SPECK & ROWE 1998) auch bei den lianenartig windenden *Lonicera*-Arten zutrifft und welches die strukturellen Ursachen für die Flexibilität dieses Holztyps sind.

Wie für Spreizklimmer charakteristisch (SPECK 1994, SPECK & ROWE 1998), bleiben auch bei der Roten Heckenkirsche (*L. xylosteum*) und den anderen spreizklimmenden *Lonicera*-Arten die Anteile der verschiedenen Achsengewebe am axialen und polaren Flächenträgheitsmoment in allen Ontogeniestadien nahezu unverändert (Abb. 10b). Lediglich die Beiträge von Mark und Markhohlraum zeigen – ausgehend von bereits in jungen Stadien sehr niedrigen Werten (ca. 4 %) – eine geringfügige Abnahme. Die annähernd gleichbleibende Gewebeverteilung im Verlauf der Ontogenie ist die strukturelle Ursache für die in den biomechanischen Untersuchungen nachgewiesenen nahezu konstanten Werte von Biegeelastizitätsmodul und Torsionsmodul bei den untersuchten spreizklimmenden *Lonicera*-Arten (vgl. Abb. 4).

3.3 Morphologische Untersuchungen

Als Ergänzung zu den biomechanisch/funktionsanatomischen Untersuchungen wurden photogrammetrische Auswertungen der Wuchsform der untersuchten Arten durchgeführt. Durch eine Analyse des Krümmungsverhaltens der Zweige verschiedener *Lonicera*-Arten wird eine über die Unterscheidung der Wuchsformgrundtypen: selbsttragend, spreizklimmend, lianenartig (vgl. SPECK 1994, SPECK & ROWE

1998), hinausgehende quantitative Feininterpretation der Wuchsform möglich. Für diese Untersuchungen wurden aus Stereophotographien der Sträucher dreidimensionale digitale Modelle mit Hilfe eines CAD-Programms erstellt (HILDEBRANDT 1996). In den 3D-Modellen der Pflanzen lassen sich Winkel, absolute und relative Zweiglängen sowie Höhenwerte der betreffenden Zweigabschnitte ermitteln (TRAISER 1997).

Für die Analyse des Krümmungsverhaltens wurde an verschiedenen Punkten der Zweige ein Lot in das 3D-Modell projiziert und der Schnittpunkt zwischen Zweig und Lot ermittelt. Zu jedem Schnittpunkt wurden drei Daten erfaßt (Abb. 11):

1. die absolute Höhe über dem Boden (im Beispiel: 0,5 m)
2. die Länge der Zweigbasis bis zum Schnittpunkt (im Beispiel: 0,55 m)
3. der Winkel zwischen dem Lot und dem apikalen Zweigabschnitt (im Beispiel: 55°)

Das Ergebnis der Analyse des Krümmungsverhaltens des spreizklimmenden Strauchs *L. xylosteum* ist in Abbildung 11 dargestellt. In diesem Diagramm sind in Polarkoordinatendarstellung die Winkel von 0° bis 180° gegen die relative Zweiglänge aufgetragen. Im Zentrum des Diagramms liegt das basale Ende des Zweigs, an den Koordinatenachsen befinden sich die Zweigspitzen. Bei den hier dargestellten Untersuchungen an Zweigen 1. Ordnung wurden die Winkel in Abschnitte von jeweils 10° eingeteilt, d.h. es wurden Winkelbereiche von 0°–10°, 10°–20°, 20°–30° etc. unterschieden. Für alle untersuchten Zweige wurden für jeden Winkelbereich die Mittelwerte der relativen Zweiglänge berechnet und im Diagramm gegen den entsprechenden Winkelbereich aufgetragen. Diese Art der Darstellung ermöglicht es, das Krümmungsverhalten einzelner Zweige einer Pflanze oder verschiedener Pflanzenarten quantitativ zu analysieren und zu vergleichen.

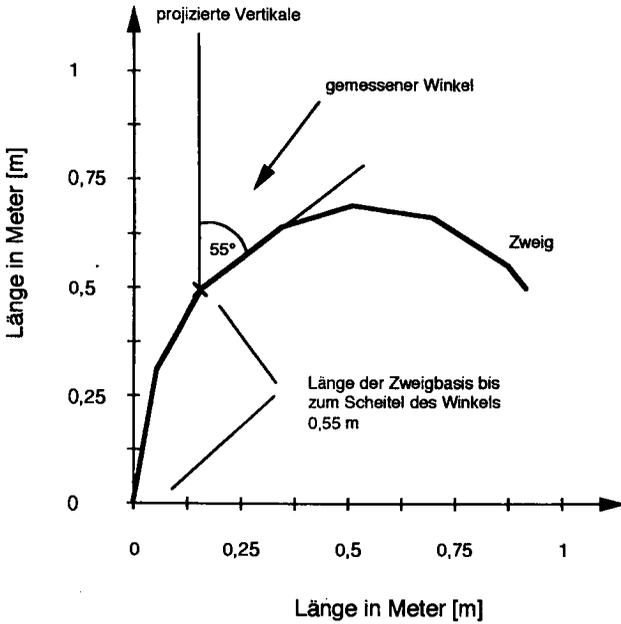
Für das Krümmungsverhalten der Zweige von *L. xylosteum* läßt sich zeigen, daß die an der Zweigbasis steil aufstrebenden Äste (kleiner Winkel) mit zunehmender relativer Länge immer stärker in die Horizontallage übergehen (zunehmend größerer Winkel; bei Horizontallage beträgt der Winkel 90°). Bei einer relativen Länge zwischen 0,85 und 0,9 erreichen die Äste einen Winkel von 90°. Die verbleibenden „überhängenden“ apikalen Zweigstücke, mit einer relativen Länge von 0,9 bis 1, zeigen Winkel bis maximal 130°.

Das Krümmungsverhalten der Zweige höherer Ordnung gleicht dem der Zweige erster Ordnung. Somit zeigt sich bei der spreizklimmend wachsenden *L. xylosteum* wie schon in den biomechanischen und funktionsanatomischen Untersuchungen auch in der quantitativen Analyse der Wuchsform eine in allen Ontogeniestadien relativ konstante Art des Wachstums.

4. Diskussion

Der Wachstumsmodus des „Strauches“ sensu TROLL (1959) scheint in der Gattung *Lonicera* genetisch fixiert zu sein (vgl. BARTELS 1993), da weder krautige noch baumförmige Arten bekannt sind. Innerhalb des Wachstumsmodus' „Strauch“ ist jedoch die gesamte biomechanische Bandbreite von selbsttragenden Sträuchern über spreizklimmend wachsende Arten bis hin zu Lianen verwirklicht. Die zahlreichen zwischen den Wuchsformgrundtypen vermittelnden Arten zeugen von der hohen biomechanischen und damit auch morphologischen Variabilität der Gattung *Lonicera*.

a



b

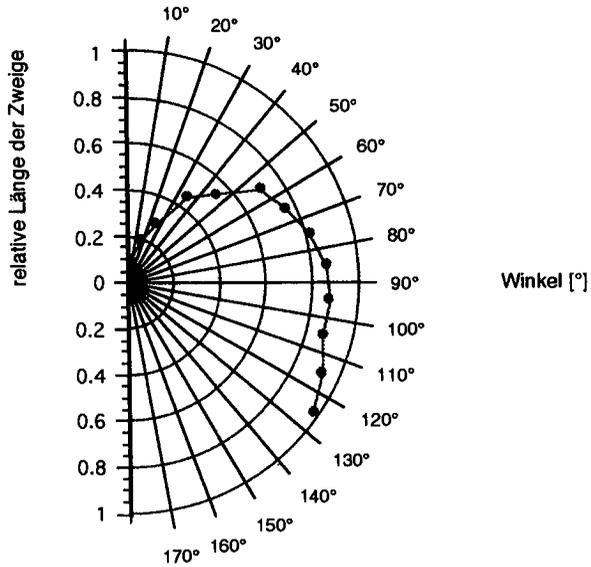


Abb. 11: (a) Modell eines Zweigs mit dem im CAD-Programm ermittelten Winkel und der zugehörigen Länge der Zweigbasis;
 (b) Polarkoordinaten-Darstellung des Krümmungsverhaltens von Zweigen 1. Ordnung des spreizklimmenden Strauchs *Lonicera xylosteum* (Rote Heckenkirsche).

Diese große Variabilität drückt sich aber nicht nur auf Artniveau mit verschiedenen Wuchsformen aus, sondern auch auf individueller Ebene in der Fähigkeit einiger Arten, im Laufe der Ontogenie den Habitus verschiedenen Umwelanforderungen anzupassen. Durch diese Fähigkeit der biomechanischen „Umkonstruktion“, z.B. von aufrecht wachsenden zu horizontal dem Boden aufliegenden Zweigen (bei der Schwarzen und der Roten Heckenkirsche), eröffnet sich für die dazu befähigten Arten die Möglichkeit der vegetativen Ausbreitung. Bei anderen Arten wird durch die variable Wuchsform die „Bandbreite“ der von ihnen gebildeten ökologischen Nischen deutlich erweitert (z.B. bei *L. sempervirens*).

Danksagung: Dem Badischen Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V. sei für die Förderung dieser Untersuchungen durch ein Stipendium aus dem Professor-Friedrich-Kiefer-Fonds (1996) bestens gedankt. Herrn Prof. Dr. D. Vogellehner und Herrn Prof. Dr. H.-Ch. Spatz danken wir für viele hilfreiche Diskussionen. Für die Bereitstellung von Pflanzenmaterial danken wir Herrn PD Dr. M. Jenny, Palmengarten Frankfurt, und Dr. S. Schneckenburger, Botanischer Garten der TH Darmstadt.

Schrifttum

- BARTELS, H. (1993): Gehölzkunde: Einführung in die Dendrologie. – 1. Aufl., 336 S., UTB 1720, Ulmer Verlag (Stuttgart).
- CHIU, S.-T. & EVERS, F.W. (1992): Xylem structure and water transport in a twiner, scrambler, and a shrub of *Lonicera* (Caprifoliaceae). *Trees – Structure and Function*, 6: 216-224.
- FROHNE, D. & JENSEN, U. (1992): Systematik des Pflanzenreichs – unter besonderer Berücksichtigung chemischer Merkmale und pflanzlicher Drogen. – 4. Aufl., 344 S., G. Fischer Verlag (Stuttgart, Jena, New York).
- HEGI, G. (1966): Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Band VI, Teil 2: *Lonicera*, 1–14. – Verlag Paul Parey (Berlin, Hamburg).
- HILDEBRANDT, G. (1996): Fernerkundung und Luftbildmessung: für Forstwissenschaft, Vegetationskartierung und Landschaftsökologie. – 1. Aufl., 676 S., Verlag H. Wichmann (Heidelberg).
- NIKLAS, K.J. (1992): Plant Biomechanics – an engineering approach to plant form and function. – 1. Aufl., 607 S., University of Chicago Press, (Chicago, London).
- REHDER, A. (1903): Synopsis of the genus *Lonicera*. – Missouri Botanical Garden, 14th Annual Report: 27–323.
- SPECK, T. (1994): Bending stability of plant stems: ontogenetical, ecological, and phylogenetical aspects. – *Biomimetics*, 2 (2): 109–128.
- SPECK, T. & ROWE, N.P. (1998): A quantitative approach to analytically defining size, form and habit in living and fossil plants. – In: *The Evolution of Plant Architecture*, A.R. HEMSLEY & M. KURMANN (eds.), Linnean Society, London and Royal Botanic Gardens Kew (Kew) (in press).
- SPECK, T., ROWE, N.P. & SPATZ, H.-C. (1996): Pflanzliche Achsen – hochkomplexe Verbundstrukturen mit erstaunlichen mechanischen Eigenschaften. – In: *BIONA-report 10 – Technische Biologie und Bionik 3*, W. NACHTIGALL & A. WISSER (eds.): 101–131, Akad. Wiss. u. Lit., Mainz, Gustav Fischer Verlag (Stuttgart, Jena, New York).
- TRAISSER, C. (1997): Ein Vergleich von *Lonicera*-Arten mit unterschiedlichem Wuchsformtyp im Hinblick auf biomechanische, anatomische und morphologische Eigenschaften. – Unveröffentlichte Magister-Arbeit (Universität Freiburg): 76 S.
- TRAISSER, C., REIDELSTÜTZ, P. & SPECK, T. (1997): Biomechanical, anatomical and morphological analysis of different growth habits in the genus *Lonicera*. – In: *Plant biomechanics – conference proceedings II: posters*, G. JERONIMIDIS & J.F.V. VINCENT (eds.): 17–18, Centre for Biomimetics, The University of Reading (Reading).
- TROLL, W. (1959): Allgemeine Botanik: Ein Lehrbuch auf vergleichend-biologischer Grundlage. – 3. Aufl., 927 S., Ferdinand Enke Verlag (Stuttgart).

(Am 27. Februar 1998 bei der Schriftleitung eingegangen.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz e.V. Freiburg i. Br.](#)

Jahr/Year: 1998-2001

Band/Volume: [NF_17](#)

Autor(en)/Author(s): Speck Thomas, Traiser Christopher, Reidelstürz Patrik

Artikel/Article: [Biomechanische, anatomische und morphologische Untersuchungen verschiedener Wuchsformtypen der Gattung Lonicera L. \(1998\) 123-136](#)