

Die geographische Verbreitung von Rosettenbildung und Laubrhythmus

Untersuchungen an zentraleuropäischen Wiesen-Asteraceen¹

Eckehart J. JÄGER

Zusammenfassung: Jäger, E.J. 2004: Die geographische Verbreitung von Rosettenbildung und Laubrhythmus – Untersuchungen an zentraleuropäischen Wiesen-Asteraceen. *Schlechtendalia* **12**: 101–118.

Im Rahmen von Arbeiten zur Wuchsform und Biologie zentraleuropäischer Wiesenpflanzen wurden an 36 Asteraceen-Arten auch Rosettenbildung und Laubrhythmus untersucht. Bei der frostfreien Überwinterung im Gewächshaus wuchsen die meisten Arten, darunter alle Hapaxanthen und fast alle Ganzrosettenpflanzen, kontinuierlich weiter (keine Dormanz), einige blühten im Winter. Alle diese Arten sind auch am Standort immergrün. 8 Arten stellten das Wachstum von Dezember bis Februar ein, bildeten aber keine Knospenschuppen an den Innovationstrieben und behielten einige sehr kleine grüne Blätter (teilimmergrünes Laub). 6 Arten starben oberirdisch vollkommen ab (sommergrünes Laub) und trieben z.T. Anfang Februar, z.T. erst Anfang März wieder aus. Nur in dieser Gruppe, zu der eher Elemente der Säume, Halbtrockenrasen und wechselfeuchten Rasen gehören, wurde erosulater Wuchs und die Ausbildung von Knospenschuppen beobachtet.

Die Hauptverbreitung der Immergrünen liegt im meridional-temperat-ozeanischen West-Eurasien. In Ostasien sind einige dieser Arten gelegentlich eingeschleppt. Die Arten mit Knospenschuppen, sommergrünem Laub und endogener Winterruhe (tiefer Dormanz) sind entweder submeridional-temperat-kontinental verbreitet, oder sie sind selbst oder durch nahe Verwandte stark in Ostasien vertreten. Die Ursachen der geschilderten Beziehung und die Terminologie des Laubrhythmus und der Rosettenbildung werden diskutiert.

Abstract: JÄGER, E.J. 2004: The geographical distribution of the leaf rosettes and of the types of seasonal leaf rhythm – investigations in Asteraceae of Central European meadows. *Schlechtendalia* **12**: 101–118.

Growth form and seasonal leaf rhythm are investigated in 36 Asteraceae of Central European meadows. During the overwintering in a temperate glasshouse, three types of wintering are recognized. Most species, between them all monocarpic and almost all holorosette plants, were non-dormant. They developed continuously new leaves, some species flowered during the winter months. All these plants are wintergreen also in the open. 8 species stopped growing late in the autumn, but they did not develop bud scales, and maintained some minute leaves alive (semi-wintergreen leaf rhythm). In 6 species all aboveground parts died, growth was not initiated until early February or late in March. This group does not comprise typical meadow plants, but rather representatives of forest border or tall herb vegetation. Only this group comprises some erosulate species that develop perfectly differentiated bud scales.

The distribution centres of the non-dormant evergreens and their relatives are located in mediterranean+temperate-oceanic regions. In Eastern Asia they are only rare aliens. The distribution of summer greens with deep dormancy and bud scales is either submeridional-temperate-continentale, or the plants are widely distributed in Eastern Asia themselves or by close relatives. The reason of this correlation and the terminology of leaf rhythm and rosette growth are discussed.

¹) Herrn Dr. Klaus Werner mit herzlichem Dank zum 75. Geburtstag gewidmet.

1 Einführung

Die Analyse der standörtlichen und geographischen Verbreitung ist eine geeignete Methode, um objektive Hinweise auf die ökologische Funktion und die selektiven Vorteile von Merkmalen der Struktur und der Rhythmik von Pflanzen zu erhalten. Manche Wuchsformtypen sind an bestimmte Bedingungen des Bodens, des Lichtes und der Dynamik (Störung) der Standorte gebunden (EBEL & WERNER 1978, EBEL & MÜHLBERG 1987, YOSHIE 1995, JÄGER & WERNER 2001). Andererseits bestehen auffällige Beziehungen von Merkmalen der saisonalen Rhythmik, der Lebensform, der Ausbildung von Speicherorganen, der Blattform und -struktur und des Bestäubungsmodus zur geographischen Verbreitung und damit zu den Großklima-Typen (DIELS 1918, RAUNKIAER 1934, KUGLER 1975, MEUSEL 1970, JÄGER 1957, 1992, 2001a, BÖTTCHER & JÄGER 1984, GORYŠINA 1972, EBEL & WERNER 1978, DAVITADZE 1983, PISTRICK 1992, WERNER & EBEL 1994, EBEL 1998).

Solche Korrelationen sollen hier anhand der Untersuchung der Rosettenbildung und des jahreszeitlichen Laubrhythmus von 36 Asteraceen der zentraleuropäischen Wiesen diskutiert werden. Im Zusammenhang damit wird die Terminologie der Rosetten und des Laubrhythmus besprochen. Nur bei einer ökologisch sinnvollen Abgrenzung der Merkmalsausprägungen können nämlich Vergleiche von Rhythmik, Struktur und Verbreitung zu aussagekräftigen Ergebnissen führen. Während bei der Abgrenzung von Laubrhythmus-Typen der Gedanke an das Klima der Jahreszeiten stets nahe lag, ist bei der Definition morphologischer Begriffe nicht immer die Funktion im Blickfeld gewesen.

2 Untersuchungsmethodik

Die Untersuchungen an den in Tab. 1 genannten 36 Arten erfolgten in den Jahren 1955–1957 im Rahmen eines Projektes zur Erarbeitung eines Atlas der Grünlandpflanzen, für den schließlich nur die wichtigsten Familien bearbeitet wurden (MÜHLBERG 1956, JÄGER 1957, GLUCH 1964). In verschiedenen Pflanzengesellschaften in 3 Untersuchungsgebieten in Mitteldeutschland (Elster-Luppe-Aue westlich Leipzig, Muschelkalk-Hügelland bei Jena, Bergwiesen bei Benneckenstein in 520–585 m Höhe) wurden im Winter monatlich, im Sommer 14tägig von jeder Art 5 Pflanzen ausgegraben und gezeichnet. An anderen Pflanzen wurden die Blätter markiert und so deren Lebensdauer bestimmt. Die Präparation der Grundorgane diente der Feststellung der Wurzelentwicklung und des (Mindest-)Alters der Pflanzen. Von den meisten Arten wurden Wurzelprofile gegraben (je 5 Exemplare, trockene Präparation) und gezeichnet. Am Standort wurde Samen gesammelt und unmittelbar nach der Reife in Töpfe und in Petrischalen gesät (hell und dunkel), um die Keimdauer, die Licht- und Temperaturbedingungen der Keimung, den Keim-Prozentsatz und die Entwicklung im vegetativen Stadium zu ermitteln. Adulte Pflanzen wurden im September 1956 vom Standort in Töpfe von 20 cm Ø verpflanzt, in ein mäßig warmes Gewächshaus (Verbinder der Warmhäuser, ca. 20 °C) unmittelbar unter das Glasdach gebracht und gleichmäßig feucht gehalten. Die Entwicklung wurde hier wöchentlich protokolliert. Die Pflanzen wuchsen entweder kontinuierlich weiter oder trieben nach einer Ruheperiode von 2 ½ bis 4 Monaten zwischen Anfang Februar und Mitte März wieder kräftig aus.

Hier sollen vor allem die Ergebnisse der frostfreien Überwinterung behandelt werden (Tab. 1, S. 112–113).

Um den Laubrhythmus im Freiland zu ermitteln, sind Beobachtungen zu allen Jahreszeiten nötig. Ende Januar–Anfang Februar, also vor dem Frühljahrsaustrieb, kann am besten beurteilt werden, ob das Laub des Vorjahres durch den Winter kommt, zu dieser Zeit fällt auch schon die Keimung von vielen Frühljahrsphemeren auf. Ende Mai ist das Absterben der Blätter der Frühlingsphemeren und –ephemeroiden und das Auflaufen der Wärmekeimer, Ende Juli das Einziehen der Frühsommergrünen (*Lamprocapnos [Dicentra] spectabilis*, *Papaver orientale*) und die 2. Laubgeneration bei mediterranen Elementen (*Thymus vulgaris*, *Rosmarinus*) oder bei zweiphasig wachsenden Waldstauden (*Waldsteinia ternata*) zu beobachten, Anfang bis Ende September der Austrieb der Herbst-Frühljahrsgrünen und die Keimung der Winterannuellen, Ende Oktober das endogene Vergilben vieler Sommergrüner, bei manchen Arten auch endogener Laubfall (*Polygonatum multiflorum*, *Euphorbia palustris*).

3 Zur Terminologie der Rosettenbildung und des Laubrhythmus

3.1 Rosettenbildung

Unter Rosettenbildung wird allgemein die Zusammendrängung von Blättern durch Ausbleiben der Internodienstreckung verstanden (WAGENITZ 2003), nach TROLL (1937) gehört auch eine begrenzte Laub-Lebensdauer und ein im Vergleich zur Sprossachse größerer Durchmesser zu den wichtigen Merkmalen.

Die linealblättrigen aufrechten Rosetten, die zwar ebenfalls aus Laubblättern an gestauchten Grundsprossen gebildet werden, aber dem von der Rose abgeleiteten Begriff kaum entsprechen (Poaceae, Cyperaceae, Juncaceae, Zwiebel- und Rhizom-Monocotylen wie *Allium schoenoprasum* oder *Muscari armeniacum*, unter den Wiesen-Asteraceen *Tragopogon*), sollten vom Rosettenbegriff ganz ausgeschlossen werden. Sie unterscheiden sich in ihrer Entwicklung (meist basioplastes Blattwachstum!), Funktion und Geographie stark von den Rosetten mit flächigen Blättern. Zu ihnen gehören wesentliche Ädikatoren von Steppen, Savannen, Sümpfen und Hochgrasfluren, aber auch Zwiebel- und Knollenpflanzen der mediterranen Klimate. Auch in der Literatur werden nur solche Monokotyle wie *Luzula sylvatica* oder Zisternenepiphyten wie *Vriesea* und *Bilbergia*, deren Blätter breiter und wenigstens etwas kreisförmig ausgebreitet sind, als Rosettenpflanzen bezeichnet, nicht aber der Schnittlauch oder der Schafschwengel.

Auch wenn man außerdem die Blüten ausschließt, die mit unter den weiten Rosetten-Begriff fallen, werden noch ökologisch recht unterschiedliche Strukturen zusammengefasst: die Riesen-Rosettenstauden der Musaceen, die Schopfrosetten tropischer Hochgebirgspflanzen, interkalare Rosetten bei zweiphasig wachsenden Stauden (*Hieracium sabaudum*, *H. racemosum*, *Euphorbia amygdaloides*, *Helleborus foetidus*; WERNER & EBEL 1994) und bei tropischen Bäumen, die sukkulenten Rosetten von *Agave*-, *Aloe*-, *Orostachys*- und *Sempervivum*-Arten, Schwimmblattrosetten von *Trapa* und *Callitriche*, die genannten Zisternen-Epiphyten-Rosetten der Bromelien und schließlich die **Grundrosetten** von Stauden und hapaxanthen Kräutern.

Nur diese werden in der Fassung von WAGENITZ (2003) mit dem Begriff Rosettenpflanze verbunden, und nur sie sollen hier besprochen werden. Abgesehen vom Vorhandensein oder Fehlen von Blättern am gestreckten Spross (Halbrosetten- oder Ganzrosettenpflanzen) können sie in prostrate und aufrechte Rosetten gegliedert werden.

Die **prostraten Rosetten** haben meist viele (> 10 , selten nur 3, z.B. *Rheum nanum*) oft ungestielte Blätter, die mit deutlichem Blattmosaik die Kreisfläche ausfüllen (Abb. 1a). Die Blätter werden in der Regel im Winter dem Boden aktiv (epinastisch) angedrückt. Schneidet man eine solche Rosette von *Hypochoeris radicata* oder *Cirsium palustre* an der Sprossbasis ab, so krümmen sich die Blätter stark zurück. Im Sommer können sie sich im geschlossenen Rasen aber aufrichten (*Taraxacum*, *Leontodon autumnalis*).

Eine standörtliche Voraussetzung für das Vorkommen prostrater Rosetten ist eine offene Vegetationsdecke. Man findet Pflanzen mit prostraten Rosetten weder im dichten Laubwald noch in der Taiga, auch nicht in Hochstauden- oder Hochgrasfluren, sondern auf Weiden und Scherrasen, an Ruderal- und Segetalstandorten, an Küsten, auf Alluvionen, in Steppen und Halbwüsten, in Felsrasen und in offener Vegetation der subalpinen und alpinen Stufe.

Pflanzen mit **aufrechten Rosetten** (= lockere R., JÄGER 1957; Abb. 1b) weichen im standörtlichen und geographischen Verhalten davon ab. Sie haben in der Regel wenige (3–6) gestielte, (schräg) aufrechte Blätter (*Petasites*, *Viola odorata*). Im dichten Bestand können die Spreiten ans Licht gelangen und die Blätter von Konkurrenten sogar schirmförmig überdecken. Aufrechte Rosetten mit breiten Blättern findet man auch in der Taiga (Farne, *Ligularia*, *Saussurea*), im Laubwald (*Viola mirabilis*, *Hepatica nobilis*, *Asarum*) oder in Staudenfluren (*Arctium*, *Armoracia*, *Petasites*, *Rheum*). In Mähwiesen sind sie häufiger als Pflanzen mit prostraten Rosetten.

Bei **erosulaten Kräutern** ist der belaubte Teil des Stängels gestreckt; gestauchte basale Abschnitte tragen in der Regel Knospenschuppen (Abb. 2). Dieser Wuchstyp, zu dem auch Pflanzen mit hochgestellten Rosetten gehören (*Hieracium sabaudum*), ist vor allem in Gebieten mit kaltem Winter und günstigen hygrothermischen Bedingungen des Frühjahrs und Sommers verbreitet, als schattentolerante Frühjahrssephemeroide im sommergrünen Laubwald (*Anemone*, *Corydalis*, *Podophyllum*), als Sommergrüne in Wäldern und Hochstaudenfluren vor allem der Ostseiten der Nordkontinente und der boreal-kontinentalen Waldgebiete oder Gebirge (*Delphinium*, *Aconitum*, *Solidago*). Auf die Entwicklung wenigblättriger Herbstrosetten bei manchen Erosulaten wurde schon hingewiesen (JÄGER 2001b).

Zwischen Ganzrosettenpflanzen, Halbrosettenpflanzen und Erosulaten gibt es alle Übergänge.

3.2 Laubrhythmus

Zur Klassifizierung des jahreszeitlichen Laubrhythmus gibt es schon eine Reihe von gut ausgearbeiteten Vorschlägen. Unsere Kenntnisse über dieses Merkmal bei den einzelnen Arten sind jedoch sehr unvollkommen (JÄGER 2000a, 2001b). Sogar die als Musterbeispiele für die Rhythmus-Gruppen genannten Arten werden oft falsch

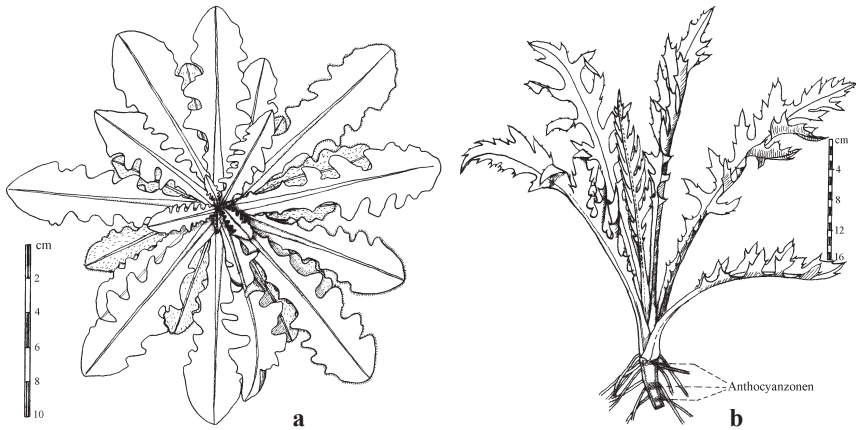


Abb. 1: **a** – Prostrate Rosette von *Hypochoeris radicata*; **b** – aufrechte Rosette von *Cirsium oleraceum* (Jungpflanze im 4. Jahr). E.J. Jäger del.

zugeordnet. Die umfangreichsten Dateien zu diesem Merkmal sind die von JÄGER & WERNER 2001, ELLENBERG et al. (1992) und GRIME et al. (1989).

Bei GRIME et al. (1989) werden für die britischen Gefäßpflanzen 5 Typen unterschieden:

A. Evergreen

1. Always evergreen (vollkommen immergrün, Ea; *Bellis perennis*, *Leontodon autumnalis*, *L. taraxacoides*, *Ilex aquifolium*)
2. Partially evergreen (teilimmergrün, Ep; *Hypericum perforatum*, *Origanum vulgare*, *Sonchus oleraceus*)

B. Seasonal green

3. Aestival green (sommergrün, Sa; *Leontodon hispidus*, *Cirsium arvense*, *Achillea ptarmica*)
4. Hibernal green (wintergrün = herbst-frühjahrsgrün, Sh; *Orchis morio*)
5. Vernal green (winter-frühjahrsgrün, Sv; *Orchis mascula*, *Conopodium majus*).

Hierbei wird konsequent das Kriterium der Dauer des Laubes zugrundegelegt, ohne es mit anderen Kriterien wie Lebensdauer der einzelnen Blätter oder simultanem/sukzedanem Austrieb zu vermischen. Bei ELLENBERG et al. (1992) wird die Gruppe 1 nach der Lebensdauer der Blätter unterteilt in immergrün im engeren Sinn (Lebensdauer der Blätter über 1,5 Jahre) und überwinternd grün (Lebensdauer der Blätter kürzer). Die Gruppen 2 und 4 fehlen bei ELLENBERG et al. (1992), die erstere ist aber in unserer Flora mit vielen Arten vertreten, die zweite wegen des ausgesprochen mediterranen Rhythmus besonders interessant. Teilimmergrün wird bei GRIME et al. (1989) definiert als immergrün oder sommergrün in Abhängigkeit vom Standort oder von der Härte des Winters; langsame, aber unvollkommene Seneszenz, oder Überwinterung mit kleinen, im Herbst gebildeten Blättern.

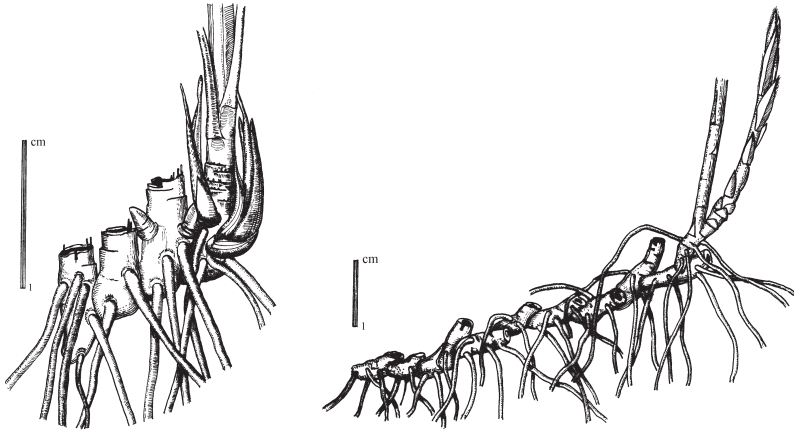


Abb. 2: Rhizome von *Serratula tinctoria* und *Inula hirta* mit Knospenschuppen beim Austrieb im Frühjahr (Anfang April bzw. Ende April). E.J. Jäger del.

In anderen Systemen werden ähnliche Typen unterschieden, z.B. bei **MASSART** (1910), der allerdings die Lebensform und bei den Immergrünen die Laub-Lebensdauer mit zur Gruppenbildung verwendet:

1. Wintergrün (kurzlebige Winterannuelle)
2. Winter-frühjahrsgrün (Frühjahrsgeophyten)
3. Frühjahrsgrün (wie 2, aber Blätter erst im Frühjahr entfaltet)
4. Sommergrün mit 4a Sommerannuelle, 4b Rhizom-, Knollen- und Zwiebelgeophyten, 4c Chamaephyten und Phanerophyten
5. Immergrün mit 5a Zweijährig Hapaxanthe, 5b Perenne, dazu 5b1 Blätter mehrjährig, 5b2 Blätter einjährig, 5b3 Blätter ½ Jahr lebend, Pflanze aber durch Laubneubildung immergrün.

In diesem System lassen sich die Herbst-Frühjahrsgrünen und die sommergrünen bi- oder plurienn Hapaxanthen (*Arctium*, *Angelica archangelica*) nicht zuordnen.

Auch **BARKMAN** (1988) kombiniert in seinem phänologischen System die Blütezeit mit der Zeit der Belaubung (Blütezeit e = immer, n = nie blühend, a = Herbst, Monate 9–10, i = Spätsommer 8–9, s = Sommer 6–7, l = Spätfrühling Mitte 3–Mitte 6, v = Frühling 3–4, w = Winter 11–2). Als primäres Kriterium für die 10 Hauptgruppen verwendet er aber den Laubrhythmus:

- A. Immergrün (Blätter mehrere Jahre ausdauernd)
 1. mit Herbst- und Frühjahrswachstum: Moose und Flechten
 2. mit Frühjahrswachstum (*Lamium galeobdolon*, *Stellaria holostea*)
- B. Halbimmergrün
 3. grün bis zum Frost, in milden Wintern immergrün, soll ELLENBERGS überwinternd grün entsprechen, entspricht tatsächlich aber GRIMES teilimmergrün

4. laubwerfend, aber nur 1–2 Monate kahl, Laubtrieb im (Januar–)Februar (*Corydalis claviculata*)
5. laubwerfend, aber mit grünen, assimilierenden Sprossachsen
- C. Wintergrün (trockenkahl)
 6. Winterannuelle (*Erophila verna*, *Cerastium semidecandrum*)
 7. Geophyten mit Herbstblüte vor der Laubentfaltung (*Scilla autumnalis*)
- D. Frühjahrsgrün (schattenkahl)
 8. grün im Vorfrühling, Absterben vor dem Sommer (*Galanthus nivalis*, *Eranthis*)
- E. Frühjahrs-sommergrün (winterkahl)
 9. grün von März/April bis September/November (5 Untergruppen nach der Blütezeit)
- F. Sommergrün (winterkahl)
 10. sommergrün (ab Mai oder Juni)

Viele der dabei genannten Beispiele werden falsch zugeordnet. So trifft die Angabe „Leaves lasting several years“ (Hauptgruppe A) für mehr als die Hälfte der 27 angegebenen Beispiele nicht zu, es gibt aber keine Gruppe für die Arten, deren Blätter weniger als „several years“ leben. Die wechsel-immergrünen *Cirsium palustre* und *Bellis perennis* und die dauer-immergrüne *Pyrola* stehen mit der sommergrünen *Arnica montana* in der Gruppe der Halbbimmergrünen (Gruppe 3). *Galeobdolon luteum* und *Stellaria holostea* sind als Beispiele für Gruppe 2 ungeeignet, da ihre Blätter nur < 1 Jahr leben, usw. Die Ausgliederung einer Gruppe mit assimilierenden Sprossachsen liegt nahe, hat aber nichts mit Laubdauer zu tun, die Abgrenzung ist auch schwer durchzuführen, weil auch die Zweige laubwerfender Bäume wie *Salix*, *Acer* oder *Malus* im Winter mit grüner Rinde assimilieren. Die Unterscheidung der beiden Gruppen 6 und 7 ist nach dem Kriterium des Laubrhythmus nicht berechtigt. Die Gruppe 8 enthält mit Steppen- und Hochgebirgselementen wie *Crocus* und *Ornithogalum* durchaus nicht nur Schattenkahle. Einen geographischen Anwendungsbereich, der sich auch auf Mittelasien erstreckt, hat das System von **BORISOVA** (1972), in dem ebenfalls 10 Gruppen mit einigen Untergruppen unterschieden werden:

A. Lang Vegetierende

1. Immergrüne (Laubdauer > 1 Jahr, *Picea obovata*, *Arabis caucasica*)
2. Sommer-Wintergrüne (*Geum rivale*; entspricht überwinternd grün bei ELLENBERG) 2a. dasselbe mit exogener Sommerruhe (*Stipa kirghisorum*)
3. Sommer-Wintergrüne mit kurzer Herbstruhe (2. Laubgeneration nach Einsetzen der Herbstregen in Mittelasien; *Plantago lanceolata*, *Achillea filipendulina*)
4. Herbst-Frühjahrsgrüne (*Ranunculus illyricus*)
5. Frühjahrs-Sommer-Herbstgrüne mit Winterruhe (*Polygonatum multiflorum*)
6. Frühjahrs- + Herbstgrüne mit Sommerruhe und aufgezwungener Winterruhe (*Ranunculus ficaria* [wohl subsp. *ficaria*], *Papaver orientale*)

B. Kurz Vegetierende

7. Frühjahrs-Frühsummergrüne (mit Sommer- und Winterruhe, *Adonis wolgensis*, *Ferula*-Arten)
8. Sommer-Herbstgrüne (*Odontites serotina*, *Asclepias*)

C. Ephemere

9. Frühjahrsgrüne (*Corydalis cava*)
10. Sommergrüne (*Orobanche coerulea*)

Hier ist das wesentliche Kriterium die Dauer der Belaubung ohne Unterscheidung von simultaner und sukzedaner Laubentwicklung. Nur bei Gruppe 1 und 2 ist die Laub-Lebensdauer berücksichtigt, allerdings ist dann *Arabis caucasica* nicht richtig zugeordnet, da ihre Blätter nicht länger als 1 Jahr leben. Die kurze Herbstruhe vor dem Einsetzen der Herbstregen in Mittelasien wird in Zentraleuropa weder bei *Plantago lanceolata* noch bei *Achillea filipendulina* beobachtet, sie ist sicher exogen, der Typ 3 entfällt in Zentraleuropa. Die ebenfalls exogene, unter 2a genannte Sommerruhe wurde unter den von uns untersuchten Asteraceen bei *Taraxacum* sect. *Erythrosperma* beobachtet. Bei dieser Sippe starben am selben Standort (sandig-kiesiger Damm), an dem *Taraxacum* sect. *Ruderalia* grün blieb, während einer sommerlichen Dürreperiode alle Blätter oberirdisch ab. Zwischen den Gruppen 4 und 6 besteht kein wesentlicher Unterschied, und auch die Gruppen 8 und 10 könnten zusammengefasst werden, zumal da *Orobanche* als Nichtgrüne unberücksichtigt bleiben kann. Zu diesen Gruppen gehören Parasiten, deren Entwicklung erst auf die der Wirte folgen kann, außerdem Wärmekeimer. Von BARKMAN werden sie in seine Gruppe 10 eingeordnet.

Hingewiesen sei noch auf das mit vielen Beispielen belegte System von SCHARF (1994), das mit 16 Gruppen auch den Triebrythmus (ein- und zweiphasig oder ständig, simultan oder sukzedan) und die periodisch oder episodisch Regengrünen der subtropischen Sommerregengebiete einbezieht. Für diese Gebiete reichen aber unsere Kenntnisse des Verhaltens der Arten sicher noch nicht aus.

Der Überblick über die Vorschläge zeigt, dass für Zentraleuropa mit der Ausgliederung der 5 Gruppen bei GRIME et al. (1989) die wichtigsten Varianten des Verhaltens erfasst werden können. Möglich wäre noch eine Unterscheidung der (Herbst- bis) Frühlommergrünen von den Herbst-Frühjahrsgrünen bzw. der Frühjahrsgrünen nach dem Zeitpunkt des Einziehens im Sommer: Monate (9-)2-4(-5) bzw. (9, 3-)4-6(-7), und die Unterscheidung der Spätsommergrünen [(5-)6-10, Gruppen 8 und 10 bei BORISOVA, Gruppe 8 bei BARKMAN].

Hier wird noch einmal das nach Diskussion mit K. WERNER wenig veränderte Schema wiedergegeben, das den Angaben in der Exkursionsflora Bd. 4 (JÄGER & WERNER 2001, Neuauflage in Vorbereitung) zugrunde gelegt wird:

Hauptgruppe	Laub-Lebensdauer	Bezeichnung	Abkürzung	Beispiel
immergrün (evergreen)	≥ 2 Jahre	dauer-immergrün	dauerigr	<i>Picea abies</i>
	1-1,5(-2) Jahre	jahres-immergrün	jahresigr	<i>Hepatica nobilis</i>
	≤ 1 Jahr	wechsel-immergrün	wechseligr	<i>Betula pennis</i>
	≤ 1 Jahr, überwinternde Blätter ldein, in kalten Wintern absterbend	teilimmergrün	teiligr	<i>Urtica dioica</i>
saisongrün (seasonal gr.)	III-X(-XI)	sommergrün	sogr	<i>Compositaria majalis</i>
	II-V(-VI)	frühjahrsgrün	frigr	<i>Crocus vernus</i>
	IX-V(-VI)	herbst-frühjahrsgrün	hfrigr	<i>Allium vineale</i>
	(evtl. noch: V-X und	spätsommergrün	spätsogr	<i>Odontites vulgaris</i>
	III-IV-VI)	frühlommergrün	frühl.sogr	<i>Papaver orientale</i>

Für die weitere Untergliederung bietet sich der Verlauf der Laubentwicklung an. Simultan wird das sommergrüne Laub z.B. bei *Polygonatum multiflorum* und *Convallaria majalis* gebildet, sukzedan dagegen bei *Solidago canadensis* und *Plantago major*. Bei den simultan treibenden Sommergrünen fällt in der Vegetationsperiode kein Falllaub an, auch ist bei ihnen das Vermögen zur Lauberneuerung nach Schädigung sehr eingeschränkt. Vor allem bei den Immergrünen kann der Austrieb ein- oder zweiphasig sein, einphasig z.B. bei *Picea*, zweiphasig bei *Waldsteinia ternata* oder *Campanula thyrsoides* (JÄGER 2000b), bei *Hedera* und *Vinca* erstreckt er sich \pm kontinuierlich über einen längeren Zeitraum.

Zur Verwendung von „immergrün“ als Oberbegriff im Sinne von ganzjährig grün wie bei GRIME et al. (1989) und MASSART (1910, vgl. JÄGER 2001b) sei noch nachgetragen, dass er in der deutschen Literatur schon seit alter Zeit und bis heute von vielen Autoren ohne Bezug auf die Lebensdauer der einzelnen Blätter verwendet wird. So schreibt z.B. ELSSHOLTZ (1684: 101): „... bey etlichen zu Winterszeit die Fläche gantz vergehet, und nur die Wurtzel lebendig bleibt, welche man dannenhero nennet *Perennes radice restibili*, Wurtzel-Pflantzen, als da ist *Paeonia*, *Aquilegia*, *Thalictrum*..., bey anderen aber bleibt nicht allein die Wurtzel, sondern auch die Fläche, zuförderst aber die Stengel mit den Blättern, und diese werden deßwegen geheissen *Perennes sempervirentes*, Stets-grünende Pflantzen, als da sind *Ruta*, *Salvia*, *Pervinca*, *Barbarea*.“

Bei BARTHOLOTT (1998) werden z.B. *Achillea filipendulina* und viele sich ähnlich verhaltende Arten als immergrün bezeichnet. Im Internet findet man im „Google“ unter dem Suchwort „immergrüne Pflanzen“ gleich als ersten Eintrag („Der Biogärtner“) als Immergrüne u.a. genannt Blaukissen, Gänsekresse, Heiligenkraut, Pfingstnelke und Purpurglöckchen. Weder bei *Barbarea*, noch bei *Achillea filipendulina*, noch bei den zuletzt genannten Arten werden die Blätter älter als 1 Jahr, bei den meisten von ihnen leben sie nur über den Winter länger als ein halbes Jahr (etwa 7–10 Monate) und werden im Sommer schnell ersetzt.

Den Begriff „wintergrün“ möchten wir nicht verwenden, u.a. weil er nicht eindeutig ist (vgl. die Systeme von GRIME, BARKMAN und BORISOVA).

4 Untersuchungsergebnisse

Die Ergebnisse der Untersuchungen an den heimischen Wiesen-Asteraceen können kurz tabellarisch zusammengefasst werden. Tab. 1 enthält zuerst die Arten, die bei der Überwinterung im Haus kontinuierlich weiter wuchsen, bei denen also keine winterliche Dormanz beobachtet wurde. Sie entsprechen dem *Asperula*-Typ bei DIELS (1918). Die zweite Gruppe stellte im Gewächshaus das Wachstum ein und trieb erst im Februar-März wieder aus. Die Pflanzen verloren im Gewächshaus zwar die meisten Blätter, aber einige kleine blieben erhalten oder wuchsen im Winter nach, diese Arten verhielten sich also teilwintergrün. Die 3. Gruppe umfasst diejenigen Arten, deren oberirdische Teile vollkommen abstarben und die auch Knospenschuppen ausbildeten. Sie ähneln darin dem *Polygonatum*-Typ bei DIELS (1918). Von den nicht im Gewächshaus überwinterten Arten wird in der Tabelle nur die Rosettenbildung, der im Freiland

beobachtete Laubrythmus und die Verbreitung aufgeführt. Die Verbreitung wird in Form der Arealdiagnosen aus JÄGER & WERNER (2001) angegeben, mit „affin.“ die Verbreitung des Verwandtschaftskreises (Aggregat, Untergattung). Es bedeutet m – meridional, sm – submeridional, temp – temperat, b – boreal, mo – montan, c1-10 die pflanzengeographischen Ozeanitätsstufen von der ozeanischsten bis zur kontinentalsten.

5 Diskussion

5.1 Vorbemerkungen

Wenn Beziehungen zwischen Struktur und Rhythmik einerseits und Standort oder Areal andererseits herausgearbeitet werden sollen, sind einige Vorbemerkungen nötig:

1. An einem Standort und in einem geographischen Gebiet kommt bei den Pflanzen nicht nur ein Struktur- oder Rhythmus-Typ vor, sondern ein ganzes Spektrum. Ein Beispiel für das gemeinsame Auftreten zweier Arten, die sich in Wuchsrhythmus und Wuchsform konträr verhalten und sich auch in ihren Arealen weitgehend ausschließen, ist das Vorkommen des sommergrünen, erosulaten, subozeanisch bis kontinental-temperat-borealen *Cypripedium calceolus* und des herbst-frühjahrsgrünen, halbrosettigen, mediterran-atlantischen *Himantoglossum hircinum* in Thüringen (JÄGER 2000a). Das genannte Spektrum ist jedoch für jeden Standort und für jedes pflanzengeographische Gebiet spezifisch. Bei den Lebensformen hat RAUNKIAER (1934) mit der Errechnung der prozentualen Zusammensetzung diese Tatsache nachgewiesen. Für verschiedene Standorte haben EBEL & MÜHLBERG (1987) charakteristische Wuchsformenspektren erarbeitet.
2. „Man darf nicht vergessen, dass derselbe Zweck auf sehr verschiedene Weise erreicht werden kann in der organischen Natur, und dass wir uns in dem Überwinterungsschutz von manchen vorgefassten Meinungen lossagen müssen.“ (DRUDE 1896: 65). So wird es stets überraschende Abweichungen geben, deren Erklärungen besonderes Interesse verdienen. Beispielsweise fällt unter den sonst an warme und temperat-ozeanische Gebiete gebundenen immergrünen Sukkulenten die Gattung *Orostachys* durch ihr Vorkommen im extrem kontinentalen Zentralasien auf, aber zugleich zeigt sie ganz besondere anatomische und wohl auch physiologische Eigenschaften, die anderen Sukkulenten fehlen (EBEL et al. 1991) und ihr die Überwinterung im extrem kalten, schneearmen Klima ermöglichen.

Beziehungen von Rhythmik und Strukturen zur geographischen Verbreitung sind aber nicht von der Hand zu weisen. Der Laubrythmus von Gehölzen ist schon seit dem frühen 19. Jahrhundert zur Jahres-Temperatur- oder Niederschlagskurve in Beziehung gesetzt worden, z.B. von GRISEBACH (1838) für die regengrünen Wälder oder später von DRUDE (1896) für die Zunahme der immergrünen Gehölze mit zunehmender Ozeanität in Westeuropa. Bei den krautigen Pflanzen waren solche Beobachtungen bisher spärlich.

3. Die Interpretation einer aufgefundenen Korrelation zwischen den biologischen Eigenschaften und ihrer standörtlichen oder geographischen Bindung bedarf sinnvoller Merkmalsabgrenzungen und großer Vorsicht hinsichtlich kausaler Schlussfolge-

rungen. Beispielweise konnte EBEL (1998) zeigen, dass Schild-blättrigkeit an ein wenigstens zeitweise humides Klima gebunden ist (was wegen des ausgedehnten Randmeristem-Wachstums einleuchtet). Diese Beziehung tritt besonders dann klar hervor, wenn Gattungen wie *Lupinus* ausgeschlossen werden, deren Spreitenbasis zwar eine Querzone aufweist, deren gefingerte Spreite aber nicht im eigentlichen Sinne schildförmig ist. Die Bindung der Lebensformen an bestimmte Klimagebiete wird im Falle der Chamaephyten noch deutlicher, wenn Zwergsträucher und Halbsträucher unterschieden werden, was bei RAUNKIAER (1934) nicht geschah.

5.2

Laubrhythmus

Bei den untersuchten Asteraceen ist die Beziehung des Laubrhythmus zur geographischen Verbreitung in den meisten Fällen eindeutig: Arten mit Arealschwerpunkt im Mittelmeergebiet oder nahen Verwandten in diesem Raum (Gruppe 1 in Tab. 1) und höchstens vereinzelt synanthropem Vorkommen in Ostasien sind immergrün und haben keine Knospenschuppen. Schwer zu beurteilen ist die ursprüngliche Verbreitung von *Taraxacum* sect. *Ruderalia* (*Taraxacum officinale* auct.), die heute von allen Kontinenten angegeben wird. Von dem zentral- bis mittelasiatischen Mannigfaltigkeitszentrum der Gattung hat sich die junge Sippe offensichtlich weit entfernt. Auch das weite eurosibirische Areal von *Achillea millefolium* (im weiten Sinne auch in Amerika) ist für die Gruppe ungewöhnlich. Die ursprüngliche Verbreitung ist auch bei dieser Art kaum abzugrenzen. In Zentralasien wird die Art durch *A. asiatica* vertreten, deren rhythmisches Verhalten unbekannt ist. Schließlich weicht auch *Achillea nobilis* mit ihrem subkontinentalen europäischen Areal vom geographischen Verhalten der übrigen immergrünen Arten ab. In Westurasien können aber in den subkontinentalen warmgemäßigten Gebieten durchaus auch immergrüne Pflanzen gedeihen, während das im kontinentalen Zentral- und Ostasien wegen der kalten Wintertemperaturen und der Schneearmut eine seltene Ausnahme ist.

In der zweiten Gruppe sind meist teilimmergrüne Arten mit endogener winterlicher Wachstumsruhe vereinigt. Diese Arten fehlen im wintermilden südlichen Mittelmeergebiet, sie kommen dort höchstens in den Gebirgen vor. Auch in der wintermilden Atlantischen Florenprovinz fehlen die meisten von ihnen, oder sie kommen dort hauptsächlich synanthrop vor, wie z.B. *Picris hieracioides*, dessen Areal in großer Breite bis nach Ostasien reicht, also auch in die Gebiete mit winterlich sehr ungünstigen Wachstumsbedingungen. Eine Ausnahme bildet in dieser Gruppe *Leontodon hispidus*, der eindeutig sommergrün ist (Abb. 3; aestival green auch nach GRIME et al. 1989), aber selbst und mit seiner Verwandtschaft (sub)ozeanisch europäisch verbreitet ist, zudem noch als Ganzrosettenpflanze ein Merkmal der Westseitenelemente aufweist. Es kann aber darauf hingewiesen werden, dass die gesamte sect. *Leontodon* wie die übrigen Arten der Gruppe 2 im Mittelmeergebiet nur die Gebirge besiedelt.

Die dritte Gruppe umfasst die Arten, die im Überwinterungsversuch eine deutliche winterliche Dormanz aufwiesen. Sie gleichen sich auch im sommergrünen Laubrhythmus, in der Ausbildung von Knospenschuppen und dem meist erosulaten Wuchs-

Tab. 1: Verhalten der untersuchten Arten bei der Überwinterung im Gewächshaus, Rosettenbildung (ros = Ganzrosettenpflanze, hros = Halbrosettenpflanze, eros = Erosulate), Knospenschuppen und Verbreitung (Arealdiagnosen nach JÄGER & WERNER 2001; affin. = verwandte Arten).

Art	Ros	Knospenschuppen	Überwinterung im Gewächshaus	Verbreitung
1. Gruppe: Kontinuierliches Blattwachstum im Gewächshaus				
<i>Bellis perennis</i>	ros	-	Kontinuierlich wachsend, vereinzelt blühend	m-temp-c1-4EUR affin.: red
<i>Leucanthemum vulgare</i>	hros	-	Kontinuierlich wachsend, Elite Mitte April	sn-b-c1-6EUR-WSIB affin.: S-EUR
<i>Leontodon autumnalis</i>	ros	-	Kontinuierlich wachsend, nicht blühend	m/mo-b-EUR-WAS affin.: S-EUR
<i>Leontodon saxatilis</i>	ros	-	Kontinuierlich wachsend, vereinzelt blühend	m-temp-c1-3EUR affin.: S-EUR
<i>Hypochaeris radicata</i>	ros	-	Kontinuierlich wachsend, nicht blühend	m-temp-c1-4EUR affin.: S-EUR
<i>Taraxacum</i> sect. <i>Ruderalia</i>	ros	-	Kontinuierlich wachsend, vereinzelt blühend	austr-trop/mo-m-b-c1-7CIRCOPOL ?
<i>Taraxacum</i> sect. <i>Erythrosperma</i>	ros	-	Kontinuierlich wachsend, vereinzelt blühend	m(mo)-sn-temp-c1-6EUR-WAS affin.: S-EUR
<i>Achillea millefolium</i>	hros	-	Kontinuierlich wachsend, nicht blühend	m/mo-b-c1-8EUR-SIB affin.: EUR?
<i>Achillea nobilis</i>	hros	-	Kontinuierlich wachsend, Elite Anfang Mai	m-temp-c3-8EUR-WAS affin.: med-orient
<i>Cirsium palustre</i>	hros	-	Kontinuierlich wachsend, nicht blühend	sn/mo-b-c1-5EUR-(WSIB) affin.: EUR
<i>Tragopogon pratensis</i>	hros	-	Kontinuierlich wachsend, Anfang März blühend	m-temp-c1-4EUR affin.: EUR-WAS
<i>Crepis biennis</i>	hros	-	Kontinuierlich wachsend, Elite Ende Dezember	sn-temp-c1-4EUR affin.: S- u. M-EUR, (Orient)
<i>Carlina vulgaris</i>	hros	-	Wachstum herabgesetzt, Rosette kleiner, im März stärker treibend	sn-temp-c1-4EUR affin.: S- u. M-EUR
2. Gruppe: Überwinterung mit wenigen wirzigen Blättern, Wachstumsruhe				
<i>Cirsium oleraceum</i>	hros	-	1-3 Blätter (2-4 cm lang) überwintern, Austrieb Ende Februar	sn-temp-(b)-c2-5EUR-(WSIB) affin.: (S- u.) M-EUR/mo
<i>Cirsium tuberosum</i>	hros	-	Ruhe Anf. Dez. bis Mitte März, 1-3 kleine Blätter überwintern	sn-temp-c2-3EUR affin.: (S- u.) M-EUR/mo
<i>Cirsium oarum</i>	hros	-	wie <i>C. tuberosum</i>	m/mo-temp-c4-6EUR-WSIB affin.: subcont S- u. M-EUR
<i>Cirsium acule</i>	hros	±	Ruhe Anf. Dezember - Ende Febr., Laub stirbt ab	sn/mo-temp-c2-4EUR ?
<i>Centaurea scabiosa</i>	hros	-	Ruhe Anf. Dezember - Ende Febr., wenige Blättchen grün	sn/mo-b-c1-7EUR-WSIB affin.: SO-EUR-MA S
<i>Centaurea jacea</i> subsp. <i>annatifolia</i>	hros	-	Ruhe Mitte Dezember - Ende Februar	sn-temp-c2-6EUR affin.: subcont S- u. M-EUR
<i>Picris hieracifolia</i>	hros	±	Ruhe Ende November - Mitte Februar, im Winter vereinzelt 1 kleines Blättchen	m/mo-temp-c1-8EUR AS affin.: EUR AS
<i>Leontodon hispidus</i>	ros	-	Ruhe Dezember - Februar < 2 cm lange Winterblättchen	m/mo-temp-c1-5EUR affin.: sn/mo EUR

Art	Ros	Knospen- schuppen	Überwinterung im Gewächshaus	Verbreitung
3. Gruppe: Oberirdisch ganz abgestorben, Knospenschuppen, feste Winterruhe				
<i>Arnica montana</i>	hubs	+	Ruhe Anfang Dezember –Mitte März	sr/mno-temp/demo-c2-4EUR affin.: NAM-OAS-arctAS
<i>Serratula tinctoria</i>	hubs	+	Ruhe Mitte Nov. – Mitte März, einzelne winzige Blättchen überwintern	sr-temp-c1-5EUR affin.: m/mno-temp EURAS
<i>Inula hirta</i>	eros	+	Ruhe Ende Oktober – Anf. März	sr-temp-c4-6EUR-WSIE affin.: EURAS
<i>Inula salicina</i>	eros	+	Ruhe Mitte Oktober – Ende Februar	m/mno-temp-(b)-c2-8EURAS affin.: EURAS
<i>Achillea ptarmica</i>	eros	+	Ruhe Anfang Oktober – Ende Januar	sr-b-c1-5EURAS affin.: sr-b-c3-8EURAS+AM
<i>Cirsium arvense</i>	eros	+	Ruhe Dezember – Ende Februar	m-b-c1-9EURAS affin.: AS
Nicht im Gewächshaus überwintert				
<i>Crepis capillaris</i>	hubs	-	immergrün	m-temp-c1-4EUR
<i>Centaurea jacea</i> s.str.	hubs	-	teilimmergrün	sr-b-c2-6EUR
<i>Centaurea pseudophrygia</i>	hubs	-	sommergrün	sr/mno-temp/(m)-c2-5EUR
<i>Achillea setacea</i>	hubs	-	teilimmergrün	m-temp-c4-8EUR-WAS
<i>Taraxacum sect. Palustris</i>	ros	-	teilimmergrün	(m/mno)-sr-b-c1-3EUR-(WAS)
<i>Crepis mollis</i>	hubs	+	sommergrün	sr/mno-temp/demo-c2-4EUR
<i>Crepis paludosa</i>	hubs	+	sommergrün	sr/mno-bc2-5EUR, affin.: SIE
<i>Inula britannica</i>	hubs	+?	sommergrün	m/mno-bc2-9EURAS
<i>Cirsium helenioides</i>	hubs	+	sommergrün	sr/mno-bc2-6EUR-SIE

typ. Nur *Arnica montana* und *Serratula tinctoria* sind Halbrosettenpflanzen. In ihrer Verbreitung sind alle Arten der Gruppe entweder selbst bis nach Ostasien verbreitet (*Inula salicina*, *Cirsium arvense* s.l.), oder sie gehören zu Verwandtschaftskreisen, die auch in Zentral- und Ostasien verankert sind, z.B. *Achillea ptarmica*, die zu einem auch in Ostsibirien und im Fernen Osten stark vertretenen Aggregat gehört. In die Gruppe 3 gehören sicherlich auch die nicht im Haus überwinterten sommergrünen Arten *Crepis mollis*, *C. paludosa*, *Inula britannica* und *Cirsium helenioides* mit den gleichen chorologischen Eigenschaften.

Bei gleicher zonaler Lage der Areale spiegelt sich also der West-Ost-Gegensatz des Klimas bei den Stauden deutlich in der Rhythmik der Belaubung. Die Angaben in Tab. 1 zeigen, dass dieser Zusammenhang in vielen Fällen erst bei Berücksichtigung der Areale des ganzen Verwandtschaftskreises deutlich wird. Das zeigen auch die Untersuchungen von MÜHLBERG (1956), der bei den meisten von ihm untersuchten Gräsern keine Winter-Dormanz und immergrüne Belaubung fand. Eine feste Winterruhe hatten hier *Molinia coerulea* (mit der verwandten ostasiatischen Gattung *Moliniopsis*!) und *Melica uniflora*, die in ihrer Verwandtschaft ebenfalls nach Ostasien verweist. Beide Arten sind sommergrün und bilden speichernde Grundinternodien aus. Eine entsprechende Beziehung wurde für *Sedum* s.l. von BÖTTCHER & JÄGER (1984) beschrieben. Im Gegensatz zu den immergrünen europäischen Arten um *S. acre* sind die in Ost- und Zentralasien besonders zahlreichen Arten der Untergattungen *Hylotelephium* und *Rhodiola* streng sommergrün. Auch unter den von GLUCH (1964) mit frostfreier Überwinterung untersuchten europäischen Fabaceen haben die meisten keine Winter-

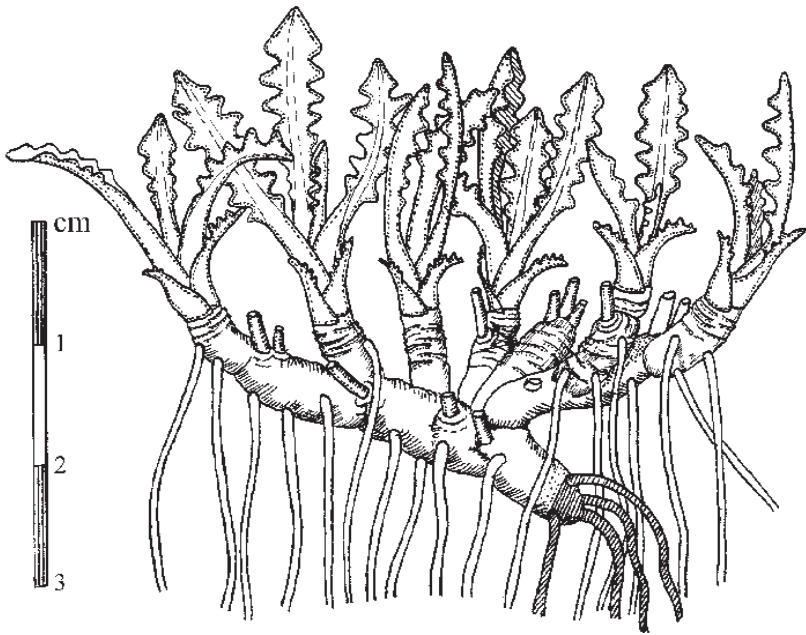


Abb. 3: Rhizom von *Leontodon hispidus* beim Austrieb im Frühjahr, Knospenschuppen fehlen. Tote Blattreste abpräpariert. E.J. Jäger del.

dormanz, die wenigen Ausnahmen sind aber entweder kontinental europäisch-asiatisch (*Medicago falcata*) oder disjunkt west- + osteurasisch verbreitet (*Lathyrus vernus*-agg.) YOSHIE & YOSHIDA (1989) und YOSHIE (1995) fanden bei der frostfreien Überwinterung von 42 Gefäßpflanzen des kühlt temperaten Japan 3 Gruppen mit verschiedenen rhythmischen Verhalten:

Gruppe A, Hemikryptophyten mit unbegrenztem Triebverhalten, ohne Knospenschuppen und ohne winterliche Dormanz,

Gruppe B, Hemikrypto-, Geo- und Chamaephyten mit begrenztem Triebverhalten, nicht präformierter, später Blüte, unvollkommen differenzierten Knospenschuppen und flacher winterlicher Dormanz und

Gruppe C, Geophyten mit vollkommen differenzierten Knospenschuppen, präformierten Blütenknospen, scharf abgesetztem, determiniertem Laubtrieb und tiefer Dormanz (ohne Kälteeinwirkung > 300 Tage).

Die Autoren weisen auf eine Beziehung zum Standort und zum Strategietyp hin: Die Arten der Gruppe A besiedeln als Ruderalstrategen offene, gestörte Standorte, die Vertreter der Gruppe B sind als Konkurrenzstrategen (Licht-Konkurrenz) in Hochstaudenfluren verbreitet, die Gruppe C umfasst Stress-Strategen, die im Laubwaldschatten vegetieren. Ebenso deutlich wie die Standortsbindung ist aber auch die geographische Beziehung: Die

Laubwaldpflanzen der Gruppe C sind als meist alte, isolierte Gattungen des arktotertiären Waldes heute auf die 3 klimatisch definierten (JÄGER 1992) Reliktgebiete dieses Vegetationstyps beschränkt, entweder sind sie auf Ostasien beschränkt (*Chloranthus*, *Glaucidium*) oder auch in Ostamerika verbreitet (*Pachys-andra*, *Trillium*), seltener auch in Europa (*Erythronium*, *Gagea lutea*-agg.). Die Arten dieser Gruppe fehlen in unseren Untersuchungen, sie sind auch in Zentral-europa im Laubwald vertreten. Die Hochstauden der Gruppe B, die unserer Gruppe 2 und 3 entsprechen, sind wie die unseren vorwiegend auf den monsunal beeinflussten Ostseiten der Nordkontinente verbreitet (*Artemisia japonica*, *Anaphalis margaritacea*, *Solidago altissima*, *Aster novi-belgii*, die beiden letzteren in Japan synanthrop aus dem östlichen Nordamerika). Bei den Pflanzen ohne Winterruhe (Gruppe A, entspricht unserer ersten Gruppe) kann der Rhythmus nicht nur auf die Strategie als Ruderalpflanzen, sondern auch auf ihre Herkunft aus dem westlichen Eurasien zurückgeführt werden (*Plantago lanceolata*, *Taraxacum officinale*, *Rumex acetosella*, *Trifolium repens*, *Hypochoeris radicata*).

DAVITADZE (1983) fand unter 90 synanthropen Arten der kolchischen Flora einen ähnlichen Bezug zwischen später Blütenanlage, erosulatem Wuchs und ostasiatischer Herkunft, während sich die aus dem Mediterrangebiet stammenden Synanthropen durch Rosettenbildung, frühe Blütenanlage und in manchen Fällen durch sommerliche Dormanz auszeichneten. Auch dieser Autor findet sowohl in der Standortsbindung als auch in der geographischen Herkunft Parallelen zum Wuchsverhalten.

DIELS (1918) hatte auf eine Beziehung der von ihm unterschiedenen 3 Rhythmustypen (*Polygonatum*-Typ mit tiefer Winter-Dormanz, *Leucojum*-Typ mit Sommerdormanz und aufgezwungener Winterruhe, *Asperula*-Typ ohne Dormanz) zur Verbreitung größerer Verwandtschaftskreise hingewiesen. Er führte z.B. das Fehlen einer endogenen Winterruhe bei *Asperula odorata* auf die tropische Herkunft der Rubiaceen zurück. In diesem taxonomischen Rahmen bestätigt sich die Beziehung nicht. Es gibt durchaus Rubiaceen mit Winterruhe (z.B. *Galium boreale*). Der Laubrhythmus ist in der Evolution ein ziemlich plastisches Merkmal, er kann sogar bei verschiedenen Herkünften oder Unterarten einer Art unterschiedlich sein. Beispielsweise ist *Asarum europaeum* subsp. *europaeum* jahres-immergrün, die subsp. *caucasicum* dagegen sommergrün. *Ranunculus ficaria* subsp. *bulbilifer* ist frühjahrsgrün, die subsp. *ficaria* auch in Kultur in Zentraleuropa herbst-frühjahrsgrün. Auch innerhalb des Areals einer Art kann sich der Laubrhythmus ändern. Frühjahrsgeophyten wie *Scilla siberica* und *Ranunculus ficaria* sind in Osteuropa 4–6 Wochen kürzer belaubt als in Westeuropa. Die in West- und Zentral-europa immergrünen Arten *Glechoma hederacea*, *Stellaria holostea* und *Asperula odorata* bringen in Osteuropa ihr Laub nicht durch den Winter (GORYSINA 1972). Wenn allerdings die Rhythmus-Eigenschaften ihren Ausdruck auch in der Morphologie finden (Knospenschuppen, geophytischer Wuchs), dann ist die rasche Veränderung in der Evolution unwahrscheinlich, die phylogenetischen Einschränkungen (constraints) sind dann größer. Eine winterliche Dormanz ist deshalb auch bei *Asarum e.* subsp. *caucasicum* wahrscheinlich, ebenso die endogene Sommerruhe bei allen Unterarten von *Ranunculus ficaria*.

5.3 Rosettenbildung

Für den Wuchstyp der immergrünen prostraten Rosetten, die wenigstens in der kalten Jahreszeit dem Boden anliegen, sind mehrere ökologische Vorteile denkbar (vgl. JÄGER 2001b):

1. Im Winter Schutz vor Frostrocknis durch bessere Luftfeuchtebedingungen und Windschutz im Klima der bodennahen Luftschicht, bessere Tages-Temperaturbedingungen für die Assimilation. Schutz vor Starkwinden und Schneeschliff besonders im Hochgebirge, ähnlich wie bei Polsterpflanzen.
2. Größere Weidefestigkeit, da die Blätter vom Weidevieh schlecht erfasst werden können, bessere Trittfestigkeit, da die Blätter nicht niedergebrochen werden können.
3. Bessere Lichtversorgung durch Blattmosaik und durch aktives Niederdrücken des Laubes und Schaffung eines Lichtschachtes im Rasen.
4. Unterdrückung des Aufkommens von Konkurrenten durch die dichte Laubdecke.

In der geographischen Verbreitung wird bei der Auszählung des prozentualen Anteils von Pflanzen mit immergrünen prostraten Rosetten an den Floren eine Bindung an Jahreszeitenklimate mit nicht zu kaltem, humidem Winter erkennbar, also an die Etesiengebiete und an die temperat-ozeanischen Westseitenklimate. Daneben besiedeln sie auch die Hochgebirge. In den Gebieten mit mediterranem Klima ist mit dem Merkmal der herbst- bis frühjahrgrünen prostraten Rosetten bei Halbrosettenpflanzen sehr oft Blattdimorphismus mit kleineren, stärker geteilten oder stärker bereiften Stängelblättern verbunden. Die Pflanzen sind besonders dort im Vorteil, wo wegen ungünstiger Sommerbedingungen (Dürre) der winterliche Stoffgewinn entscheidend ist. In kontinentalen Gebieten ist der Anteil der prostraten Rosetten geringer, und die Belaubung ist auf den Sommer beschränkt.

Die angegebenen Funktionen der Rosetten können die Erklärung eines West-Ost-Gefälles bei den Rosettenpflanzen sein. Das betrifft nicht nur die immergrünen prostraten Rosetten, deren Anteil an den Floren der Westseiten um ein Vielfaches größer ist als in Ostasien, sondern auch Ganzrosetten- und Halbrosettenpflanzen mit aufrechten Rosetten. Wenn in einem Verwandtschaftskreis sowohl Rosettenpflanzen als auch Erosulate auftreten, so ist bei den Rosettenpflanzen eine stärker westseitige (oder Hochgebirgs-)Verbreitung die Regel, bei den Erosulaten eine stärkere Konzentration auf die vom monsunalen Klimarhythmus beeinflussten Ostseiten (Tab. 2). Entsprechend der geringeren Ausdehnung des Kontinentes ist das Gefälle in Amerika weniger steil als in Eurasien, gleichwohl aber deutlich erkennbar.

Tab. 2: Verwandtschaftskreise mit Rosettenstauden auf den Westseiten und erosulaten Stauden auf den Ostseiten der Nordkontinente

Westseiten	Ostseiten
<i>Sedum</i> s. str.	<i>Hylotelephium</i> , <i>Rhodiola</i>
<i>Trifolium pratense</i>	<i>T. hypericaster</i>
<i>Veronica</i> s. str.	<i>Pseudolysimachium</i>
<i>Campanula</i>	<i>Adenophora</i>
<i>Helianthus botanideri</i>	<i>H. autumnale</i>
<i>Achillea</i> subgen. <i>Achillea</i>	<i>Achillea</i> subgen. <i>Parnassia</i>
<i>Senecio</i> sect. <i>Senecio</i>	<i>S. nemorensis</i> -Gruppe
<i>Atractylis</i>	<i>Atractylodes</i>
<i>Cnicus</i> sect. <i>Epyrachnis</i>	<i>C.</i> sect. <i>Onotrophe</i> (<i>C. arvensis</i> -Gruppe)

Eindrucksvoll ist auch der Übergang von Rosettenbildung zu erosulatem Wuchs bei den folgenden Hieracien, die nach HESS et al. (1972) mit Zwischenarten eine kontinuierliche Reihe bilden:

<i>H. murorum</i>	sm/mo-bc1-(5) EUR	igr Halbrosettenpflanze mit 1–3 Stängelblättern
<i>H. laevigatum</i> mit	sm/mo-bc1-6 CIRC POL	sommergrüne Halbrosettenpflanze mit ∞ StgBl
<i>H. umbellatum</i>	sm/mo-bc2-8 CIRC POL	sommergrüne Erosulate mit ∞ StgBl

Die Möglichkeiten solcher pflanzengeographisch-ökomorphologischer Untersuchungen sind noch wenig ausgeschöpft. Für ökophysiologische, aber auch phylogeographische Arbeiten können sie Hinweise auf die Funktion und die Veränderung der Struktur und des Verhaltens der Pflanzen geben.

Literatur

- BARKMAN, J. J. 1988: New systems of plant growth forms and phenological plant types. In: WERGER, M.J.A., AART, P.J.M. VAN DER, DURING, H.J. & VERHOEVEN J.T.A. (eds.): Plant form and vegetation structure. The Hague. S. 9–44.
- BARTHLOTT, W. (Hrsg.) 1998: Dumonts große Pflanzen-Enzyklopädie. Köln.
- BORISOVA, I.V. 1972: Sezonnaja dinamika rastitel'nogo soobščestva. Polevaja Geobotanika **4**: 5–48.
- BÖTTCHER, W. & JÄGER, E. 1984: Zur Interpretation der Verbreitung der Gattung *Sedum* s.l. (Cras-sulaceae) und ihrer Wuchstypen. Wissenschaftliche Zeitschrift der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe, **33**(1): 127–141.
- DAVITADZE, M.J. 1983: Rhythmik, Morphologie und geographische Herkunft der Adventivflora der südlichen Kolchis. Flora **173**: 349–358.
- DIELS, L. 1918: Das Verhältnis von Rhythmik und Verbreitung bei den Perennen des europäischen Sommerwaldes. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft **36**: 337–351.
- DRUDE, O. 1896: Deutschlands Pflanzengeographie. Stuttgart.
- EBEL, F. 1998: Die Schildblättrigkeit krautiger Angiospermensippen in ihrer Beziehung zu Standort und Verbreitung. Flora **193**: 203–224.
- EBEL, F. & MÜHLBERG, H. 1987: Vergleichend-morphologische Untersuchungen an Pflanzen-Taxa eines Trocken- und Feuchtbiotops. Hercynia N.F. **24**: 408–424.
- EBEL, F. & WERNER, K. 1978: Über Wuchsform, Entwicklung und Rhythmik von *Aetheorhiza bulbosa* (L.) Cass. (Asteraceae). Flora **167**: 283–288.
- EBEL, F., HAGEN, A. & KÜMMEL, F. 1991: Zur Wuchsrhythmik von *Orostachys spinosa* (L.) Sweet (Crassulaceae). Wissenschaftliche Zeitschrift der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe, **40**(6): 57–68.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULISSEN, D. 1992: Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica **8**: 1–258.
- ELSSHOLTZ, J.S. 1684: Vom Garten-Baw. Berlin, Leipzig, Köln.
- GLUCH, W. 1964: Wuchsformen und Wuchstypen einheimischer Fabaceen-Stauden. Dissertation, Universität Halle, Manuskript.
- GORYŠINA, T.K. 1972: Sravnitel'no-geografičeskij očerk sezonnyh ritmov razvitija i fotosinteza u travjanistyh rastenij listopadnyh lesov. Botaničeskij Žurnal **57**: 446–456.
- GRIME, J.P., HODGSON, J.G. & HUNT, R. 1989: Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. London.
- GRISEBACH, A. 1838: Über den Einfluss des Klimas auf die Begrenzung der natürlichen Floren. Linnaea **12**: 159–200.

- HESS, H.E., LANDOLT, E. & HIRZEL, R. 1967–1972: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete, Bd. 1–3. Basel.
- JÄGER, E.J. 1957: Über Wuchsform, Wuchsrhythmus und Verbreitung der heimischen Wiesen-Asteraceen. Diplom-Arbeit, Universität Halle, Manuskript.
- JÄGER, E.J. 1992: Kausale Phytochorologie und Arealodynamik. Habilitations-Schrift, Universität Halle.
- JÄGER, E.J. 2000a: A database on biological traits of the German flora – state of the art and need of investigation of the vegetative structures. Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz 9: 53–59.
- JÄGER, E.J. 2000b: Wuchsform und Lebensgeschichte der Strauß-Glockenblume (*Campanula thyrsoides* L.) und ihrer subsp. *carniolica* (Sünderm.) Podl. Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft 69/70: 93–100.
- JÄGER, E.J. 2001a: Auswertungsmöglichkeiten von Pflanzenverbreitungsmustern. Leopoldina (R. 3) 46: 287–299.
- JÄGER, E.J. 2001b: Kommentare zur Neubearbeitung der Exkursionsflora von Deutschland, Band 4 (Kritischer Band). 1. Zur Verbreitung und Biologie der Arten. Schlechtendalia 7: 17–28.
- JÄGER, E.J. & WERNER, K. (Hrsg.) 2001 („2002“): Werner Rothmaler, Exkursionsflora von Deutschland. Bd. 4: Kritischer Band. Heidelberg, Berlin.
- KUGLER, H. 1975: Die Verbreitung anemogamer Arten in Europa. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 88: 441–450.
- MASSART, J. 1910: Esquisse de la géographie botanique de la Belgique. Bruxelles.
- MEUSEL, H. 1970: Wuchsformenreihen mediterran-mitteuropäischer Angiospermen-Taxa. Feddes Repertorium 81: 41–59.
- MÜHLBERG, H. 1956: Entwicklungsrhythmus und Wuchsform einiger perennierender Gräser. Diplom-Arbeit, Universität Halle, Manuskript.
- PISTRICK, K. 1992: Phenological variability in the genus *Allium*. In: HANELT, P., HAMMER, K. & KNÜPFER, H. (eds.): The genus *Allium* – taxonomic problems and genetic resources. Proceedings of the International Symposium Gatersleben, June 11–13, 1991. Institut für Pflanzengenetik und Kulturpflanzenforschung Gatersleben.
- RAUNKIAER, C. 1934: The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford.
- SCHARF, U. 1994: Der Laubrhythmus zentraleuropäischer Stauden. Diplom-Arbeit, Universität Halle, Manuskript.
- TROLL, W. 1937: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Band 1. Berlin.
- WAGENITZ, G. 2003: Wörterbuch der Botanik, 2. Auflage. Heidelberg, Berlin.
- WERNER, K. & EBEL, F. 1994: Zur Lebensgeschichte der Gattung *Helleborus* L. (Ranunculaceae). Flora 189: 97–130.
- YOSHIE, F. 1995: Interhabitat variation in growth characteristics of temperate herbaceous perennials. Canadian Journal of Botany 73: 735–745.
- YOSHIE, F. & YOSHIDA, S. 1989: Wintering forms of perennial herbs in the cool temperate regions of Japan. Canadian Journal of Botany 76: 3563–3569.

Anschrift des Verfassers

Eckehart J. Jäger, Martin-Luther-Universität, FB Biologie, Institut für Geobotanik und Botanischer Garten, Neuwerk 21, D-06099 Halle/Saale, BR Deutschland.
(E-mail: jaeger@botanik.uni-halle.de)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schlechtendalia](#)

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Jäger Eckehart Johannes

Artikel/Article: [Die geographische Verbreitung von Rosettenbildung und Laubrythmus Untersuchungen an zentraleuropäischen Wiesen-Asteraceen 101-118](#)