

Wuchsform und Anatomie heimischer *Sedae*

Verena MORAWETZ

Ziel der Arbeit ist es, eine umfassende Wuchsformbeschreibung ausgewählter Arten der Tribus *Sedae* zu liefern. Dazu wurden morphologische, anatomische und vegetationsökologische Daten erhoben und in einen ökomorphologischen Zusammenhang gebracht.

Untersucht wurden die Arten *Sedum acre*, *S. album*, *S. rupestre*, *S. sexangulare*, *S. thartii*, *Hylotelephium maximum* und *Phe'dimus spurius*. Bei *Sedum* und *Phe'dimus* handelt es sich um immergrüne, perennierende Legtriebstaude. Die Vermehrung erfolgt hauptsächlich vegetativ durch Fragmentation. Bei *Hylotelephium* handelt es sich dagegen um sommergrüne, perennierende Speicherwurzel-Rhizom-Staude. Anatomische Untersuchungen ergaben, dass das Dickenwachstum der Achsenorgane durch die Ausbildung eines oder mehrerer Holzfaserringe charakterisiert ist. Das Mesophyll der sukulenten Laubblätter besteht aus einem peripher gelegenen Assimilationsparenchym und einem zentralen, die Fascikel umgebenden Wassergewebe. Die Wurzeln besitzen ein geringes sekundäres Dickenwachstum. Die Speicherwurzeln bei *Hylotelephium maximum* bestehen aus einem Speicherparenchym, in welches konzentrische Fascikel eingelagert sind. Vegetationsökologische Erhebungen ergaben, dass die untersuchten Arten Bestandteil von Pionierrasen der Klasse Koelerio-Corynephoretea sowie von Trockenrasengesellschaften der Klasse Festuco-Brometea sind. Weiters kommen die Arten in Ruderalgesellschaften der Klasse Artemisietea vulgaris und in Saumgesellschaften der Klasse Rhamno-Prunetea vor.

MORAWETZ V., 2006: Growth form and anatomy of Austrian *Sedae*.

The morphological forms of the crassulacean species *Sedum album*, *S. rupestre*, *S. thartii*, *S. acre*, *S. sexangulare*, *Hylotelephium maximum* and *Phe'dimus spurius* were observed for one year. The growth form analysis of the 6 chamaephytic species shows a mainly vegetative propagation. In contrast, *Hylotelephium maximum*, a geophyte, is far less propagative. Additionally, populations of the above-mentioned species were analysed in their habitat with regard to degree of coverage. The species increase their phytomass largely during spring. Especially *S. album*, *S. rupestre* s.lat, and *Phe'dimus spurius* can nearly double their cover. The radication of all observed species is homorhizic. Anatomical examination shows that the older upper root-parts in *Hylotelephium maximum* consist of a starch-enriched storage parenchyma, which contains concentric fascicles with a central xylem. The secondary thickening of the stems of all mentioned species is characterized by the development of one or more libriform fiber rings. The leaf type is represented by isobilateral cylindrical or flat leaves. The mesophyll consists of a peripheral part with roundish chlorophyllose cells and an inner part of isodiametric water-storing cells surrounding the fascicles.

Keywords: *Sedae*, *Sedum*, ecomorphology, anatomy, growth form analysis.

Einleitung

Die Gattung *Sedum* s. lat. wurde bisher in der Literatur nur lückenhaft behandelt. Einige Arbeiten behandeln physiologische (z. B. KIRCHSTEIN 1996) oder systematische (z. B. EGGLI 2003) Aspekte. Eine ausführliche ökologisch-morphologische Abhandlung der Gattung fehlt bisher. Die Daten von BÖTTCHER (1982) erscheinen überprüfungsbedürftig. Für eine sippenspezifische Charakteristik ist es notwendig ökologische Daten mit morphologischen und anatomischen zu verknüpfen. Ein derartiger Versuch ist bereits von BÖTTCHER & JÄGER (1984) unternommen worden. Allerdings beschränkt sich deren Arbeit auf eine grobe Gliederung der holarktisch vorkommenden *Sedum* s. lat.-Arten. Genauere ökomorphologische und anatomische Daten zu einzelnen Arten fehlen aber gänzlich. In der vorliegenden Arbeit wird versucht, einige dieser Wissenslücken zu schließen und

eine ausführliche und exakte Wuchsformbeschreibung nach KÄSTNER & KARRER (1995) zu liefern. Grundlage für die ökomorphologische Thematik dieser Arbeit liefern morphologische Daten im Kontext mit der Jahresrhythmik, sowie anatomische und ökologische Daten. Es soll dadurch eine Datengrundlage über Wuchsverhalten, Ökologie und Sippenpezifika der Gattung *Sedum* s. lat. (Tribus *Sedeeae*) geschaffen werden. Die Arbeit soll damit einen kleinen Beitrag zur genaueren Charakterisierung der heimischen Vegetation leisten.

Material und Methoden

Untersucht wurden die Arten *Hylotelephium maximum* (\equiv *Sedum maximum*), *Phedimus spurius* (\equiv *Sedum spurium*), *Sedum acre*, *Sedum album*, *Sedum thartii* (\equiv *Sedum montanum* subsp. *orientale*), *Sedum rupestre* s. str. (\equiv *Sedum reflexum* var. *rupestre*) und *Sedum sexangulare* (\equiv *Sedum mite*). Die beiden Arten *Sedum thartii* und *Sedum rupestre* s. str. sind nahe verwandt und wurden bisher meist zu *S. rupestre* s. lat. zusammengefasst. Die Klassifikation der Gattung *Sedum* und der verwandten Gattungen ist seit jeher problematisch und einem ständigen Wandel unterworfen. Die vorliegende Arbeit orientiert sich nach der neuesten Klassifikation von 'T HART (1995), welche einen engeren Gattungsbegriff postuliert. Demzufolge wird die zuvor von BERGER (1930) weitgefassete Gattung *Sedum* s. lat. in mehrere Gattungen einschließlich *Sedum* s. str. aufgeteilt. Diese Gattungen bilden nun zusammen die Tribus *Sedeeae*.

Für die Analyse der Keimlingsentwicklung wurden Samen angesät. In Zeitintervallen von mehreren Tagen bzw. Wochen wurden einzelne Pflanzen entnommen und mit Hilfe eines Stereomikroskopes gezeichnet. Das Pflanzenmaterial für die morphologischen und anatomischen Untersuchungen wurde aus natürlichen Beständen entnommen. Um den zeitlichen Verlauf der Wuchsformausbildung zu zeigen, wurde das Pflanzenmaterial 4× von den jeweiligen Fundorten entnommen. Die Entnahme erfolgte Ende März/Anfang April, Ende Mai/Anfang Juni, Anfang bis Mitte Juli und Ende Oktober. Die Aufsammlung der einzelnen Arten erfolgte die gesamte Vegetationsperiode stets an den gleichen Fundorten, welche sich alle in Niederösterreich befinden:

1. *Hylotelephium maximum*: Silbersberg bei Gloggnitz, über Schiefer
2. *Phedimus spurius*: Silbersberg bei Gloggnitz, über Schiefer
3. *Sedum acre*: Türkensturz bei Seebenstein (Bucklige Welt), über Karbonaten der Mitteltrias
4. *Sedum album*: Mödlinger Klause (Kalkwienerwald), über Hauptdolomit
5. *Sedum rupestre*: Imbach im Kremstal (Waldviertel), über Paragneis
6. *Sedum sexangulare*: Hohe Wand (Kalkvoralpen), über Dachsteinkalk
7. *Sedum thartii*: Mödlinger Klause (Kalkwienerwald), über Hauptdolomit

Im Zuge der anatomischen Untersuchungen wurden Querschnitte von Achse, Wurzel sowie von den Blättern angefertigt. Die Färbung der Schnitte erfolgte zum Großteil mit Safranin und Astrablau. Analysiert wurden die Präparate mit einem Durchlichtmikroskop im Hellfeldverfahren. Die Ergebnisse wurden zeichnerisch und fotografisch dokumentiert.

Für die ökologischen Erhebungen wurden pro Art ein oder zwei Fundorte ausgewählt, auf welchen Dauerbeobachtungsflächen von 1 m² angelegt wurden. Die aufzunehmenden Parameter waren: 1. Vegetationsaufnahmen (Artenlisten) von den Untersuchungsflächen, 2. visuelle Deckungsschätzungen in 1% Sprüngen von allen Pflanzenarten auf den Flä-

chen, 3. zeichnerische Deckungsschätzung der jeweiligen *Sedae*-Art auf den Flächen. Die benötigten Aufnahmeparameter wurden auf den Flächen in der Zeit von Frühjahr 2004 bis Frühjahr 2005 (Anfang April, Mitte Juni, Anfang September, Ende Oktober und Anfang April 2005) erhoben.

Ergebnisse

Morphologie

Keimlingsentwicklung: Die untersuchten Arten zeigen eine epigäische Keimung. Die Primärwurzel stirbt wenige Tage nach dem Auskeimen ab und wird durch eine sprossbürtige Bewurzelung ersetzt. Nach etwa 3 Monaten legt sich der Primärspross um und es bilden sich die ersten Seitensprosse. Die junge Pflanze entwickelt sich dadurch zu einem Legtrieb (Abb. 1). Bei *Hylotelephium maximum* beginnen sich die achsenbürtigen Wurzeln sowie das Hypocotyl mit etwa 2 Monaten zu verdicken. Zugleich legt sich das Hypocotyl um und gelangt in den Boden.

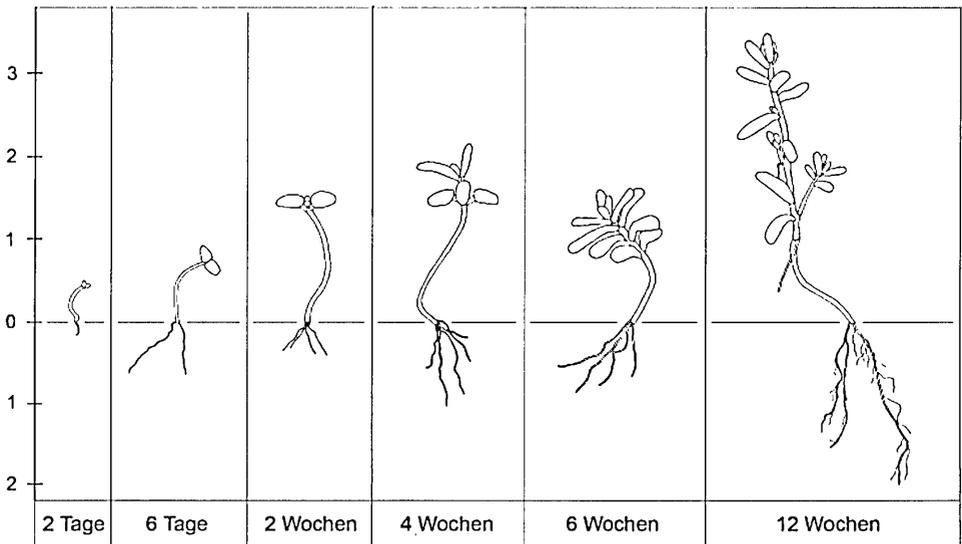


Abb. 1: Keimlingsentwicklung von *Sedum album*. Die Keimung erfolgt epigäisch. Innerhalb der ersten Woche stirbt die Primärwurzel ab und es bilden sich sprossbürtige Wurzeln. Nach ca. 12 Wochen beginnt sich der Spross umzulegen und die ersten Seitentriebe zu bilden. Maßstab in cm. – Development of a *Sedum album*-seedling. Seedlings show an epigeal germination. Within the first week of growth the primary root dies and is replaced by adventitious roots. After approximately 12 weeks the stems become prostrate and lateral shoots start growing. Scale: cm.

Dauerachsensystem: Die Sprossverkettung erfolgt bis zum Eintritt in die generative Phase monopodial. Nach der Blüte stirbt der die Infloreszenz tragende Teil des Primärsprossverbandes ab. Der verbleibende Teil des Sprosses legt sich um und wächst plagiotrop weiter. Noch in derselben oder in der darauf folgenden Vegetationsperiode werden aus einer oder mehreren Achselknospen Erneuerungstriebe gebildet, die das Sprossystem fortsetzen und im weiteren Verlauf wieder zur Blühreife gelangen. Nach der Anthese sterben die generativen Achsenabschnitte wieder ab. Die vegetativen Teile

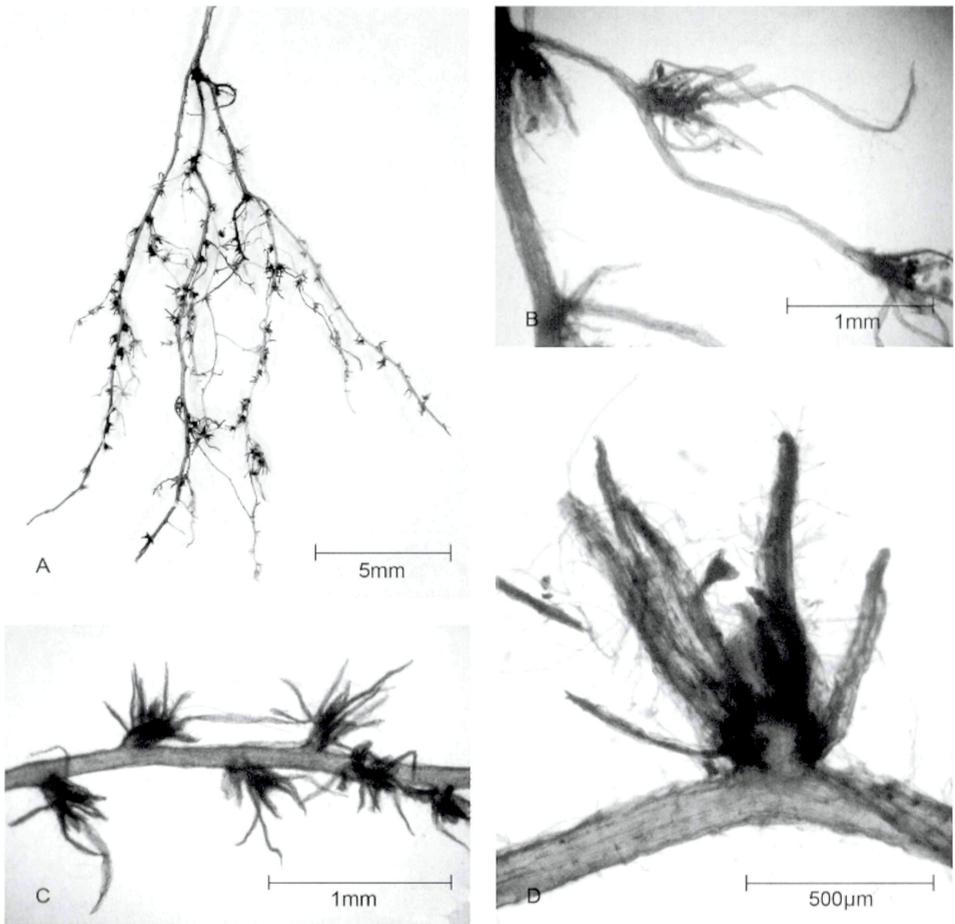


Abb. 2: Wurzeln mit „Wurzelbüschel“. A *Sedum sexangulare*. B *Sedum thartii*. C *Sedum album*. D *Hylotelephium maximum*. Ein spezielles Merkmal der Wurzeln sind die büschelig zusammengefassten Kurzwurzeln, welche entlang der Haupt- und Nebenwurzeln entspringen. – Roots with „root-bunches“. A *Sedum sexangulare*. B *Sedum thartii*. C *Sedum album*. D *Hylotelephium maximum*. A special characteristic of the roots are small bunches that are composed of many short roots.

des Achsensystems legen sich wiederum zum Teil um und bilden Fortsetzungstriebe. Dieser Vorgang wiederholt sich jährlich, wodurch ein sympodiales Achsensystem entsteht. Bei *Hylotelephium maximum* ist insofern eine Abweichung vorhanden als der gesamte oberirdische, orthotrope Teil des Sprosssystems jährlich nach der Anthese abstirbt. Der im Boden befindliche Teil des Sprosses, der Bodentrieb, ist durch die Einlagerung von Stärke zu einem Rhizom verdickt. Im Frühjahr treiben aus den unter der Erde überwinternden Erneuerungsknospen (Achselknospen) des Vorjahressprosses ein oder mehrere neue Grundtriebe aus. Diese entwickeln sich wiederum zu erosulaten Blühtrieben. Das Muster der Verzweigung ist also auch hier ab der ersten Reproduktion sympodial.

Laubblätter: Die Blattstellung ist bei *Hylotelephium maximum* und *Phedimus spurius* dekussiert. Bei allen anderen untersuchten Arten liegt Dispersion vor. Die Blätter

sind, da es sich um blattsukkulente Pflanzen handelt, fleischig-dick. Genauer handelt es sich um sitzende Rund- bzw. Flachblätter.

Bewurzelung: Die Radikation ist bei allen Arten sekundär homorhiz. Die sprossbürtigen Wurzeln entstehen in den Achselknospen, welche dadurch aber nicht an der Bildung von Seitensprossen gehindert werden. Es handelt sich um Knospenbewurzelung. Bei *Hylotelephium maximum* sind nur die unterirdischen Achsenteile bewurzelt. Die am Rhizom entspringenden, homorhizen Wurzeln sind als Speicherwurzeln ausgebildet. Sie sind im proximalen Bereich verdickt und häufig gegliedert. Bei allen untersuchten Arten entspringen entlang der Haupt- und Nebenwurzeln büschelig zusammengefasste Wurzelorgane. Diese Organe sehen bei makroskopischer Beobachtung wie Wurzelknospen aus. Bei genauerer, mikroskopischer Betrachtung erkennt man aber, dass es sich hierbei ausschließlich um Wurzeln handelt. Einzelne dieser, zu Büscheln zusammengefassten Wurzeln, können in die Länge wachsen und so zur Bildung von weiteren Nebenwurzeln führen (Abb. 2).

Wuchsformanalyse: Bei *Sedum* und *Phedimus* handelt es sich um Chamaephyten, genauer gesagt, um immergrüne, perennierende Legtriebstauden. Die Vermehrung erfolgt hauptsächlich vegetativ durch Fragmentation. Die untersuchten Arten sind rasenbildend (Abb. 3). – Bei *Hylotelephium* sind die Bodentriebe zu einem Rhizom verdickt. Die erosulanten Blühtriebe entstehen jährlich neu aus den Erneuerungsknospen am Rhizom. Es handelt sich um Geophyten, bzw. um sommergrüne, perennierende Speicherwurzel-Rhizom-Stauden. Diese Art ist nicht rasenbildend und besitzt aufgrund der Wuchsform eine viel geringere Ausbreitungsfähigkeit als die behandelten *Sedum*- und *Phedimus*-Arten.

Anatomie

Achsen: Im Bereich der orthotropen Sprossenden befinden sich die Achsen im primären Zustand (Abb. 4/1). Das primäre Abschlussgewebe liegt als einschichtige Epidermis vor. An die Epidermis schließt sich nach innen eine ein bis mehrere Zellreihen umfassende Hypodermis an, welche, wie die Epidermis, kollenchymatisch ist. Das Rindenparenchym besitzt ein ausgedehntes Interzellulärsystem. Das Leitgewebe besteht aus mehreren kollateral offenen Gefäßbündeln welche in einem Ring angeordnet sind. Das Leitgewebe wird nach außen von einem gerbstoffreichen Kollenchym umgeben. Im Grundgewebe befinden sich zahlreiche Gerbstoffidioblasten. Im Zuge des sekundären Dickenwachstums bilden sich innerhalb des Xylems mehrere Librifasergruppen. Die Bildung der Fasern schreitet fort bis ein geschlossener Holzfaserring entsteht (Abb. 4/2). Durch die weitere Bildung von Librifasern wächst der Faserring in die Breite und es können dabei stellenweise einige Gefäße sowie Holzparenchym mit eingeschlossen werden (Abb. 6). In mehrjährigen Legtrieben kann sich in weiterer Folge ein zweiter oder manchmal ein dritter Librifaserring bilden. Diese sind jeweils durch Holzparenchym und Gefäße getrennt (Abb. 4/3). Die primäre Rinde zeigt, um der mitunter beträchtlichen Dickenzunahme des Leitgewebes folgen zu können, eine ausgeprägte Dilatationstätigkeit. Die bereits älteren Legtriebe besitzen durchwegs ein sekundäres Abschlussgewebe in Form eines Oberflächenperiderms. Das Phellogen bildet sich epidermal in einigen Bereichen des Achsenumfangs und setzt sich dann fort bis ein geschlossener Phellogenmantel entsteht. Die kollenchymatische Hypodermis bleibt auch nach der Peridermbildung erhalten. Die Position der Schnitte 4/1–4/3 ist in Abbildung 5 dargestellt.

Wurzeln: Bei den Wurzeln im primären Zustand wird das Abschlussgewebe von einer Rhizodermis mit zahlreichen Wurzelhaaren gebildet. Nach innen folgt das Rindenparenchym. Der Leitgewebezyylinder ist oligoarch (di-, tri- und/oder tetrarch) aufgebaut.

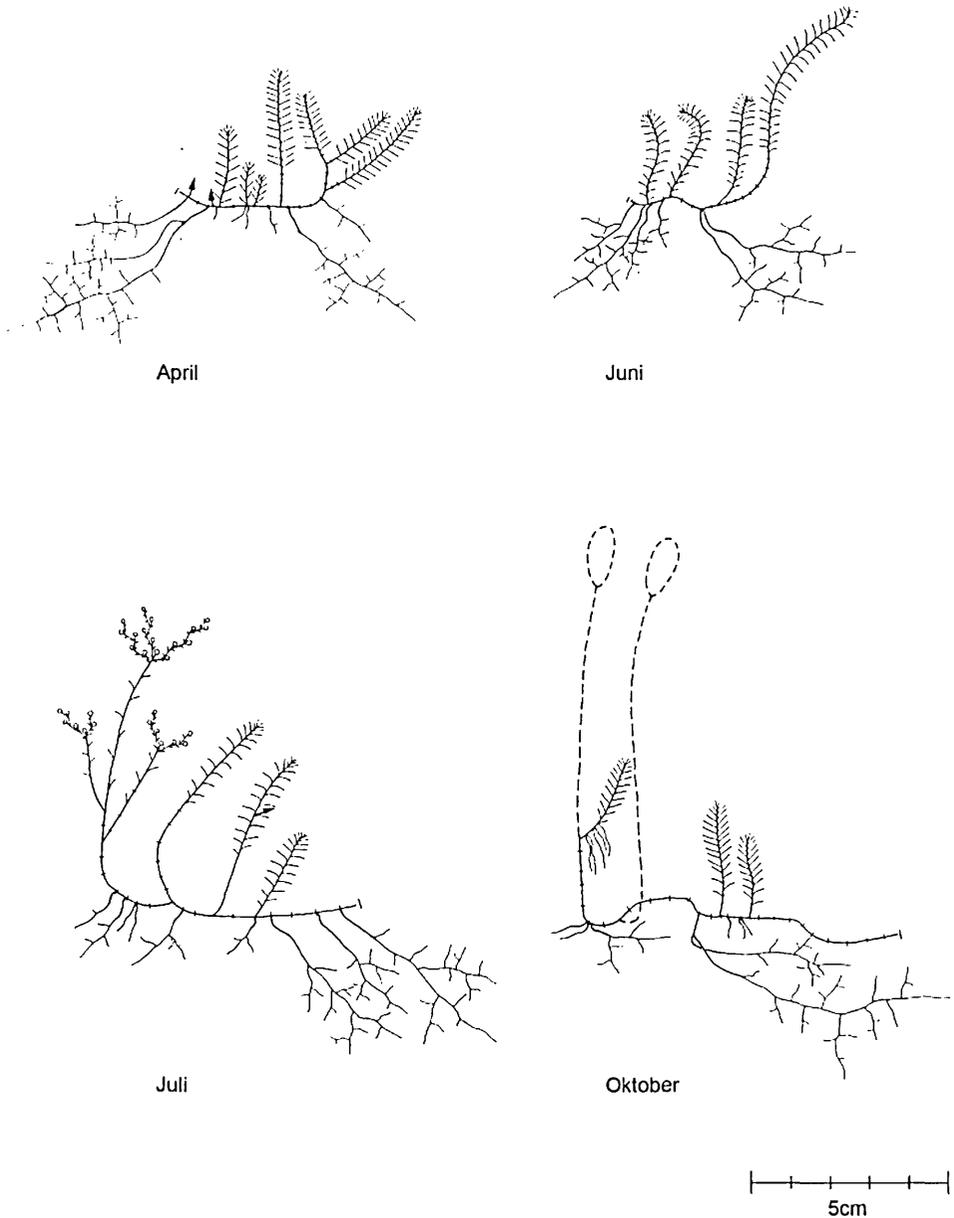


Abb. 3: *Sedum sexangulare*. Veränderung der Wuchsform während einer Vegetationsperiode. – *Sedum sexangulare*. Change in growth form during one year.

Die Anzahl der Xylemstrahlen kann dabei innerhalb einer Art schwanken. Mit dem Einsetzen des sekundären Dickenwachstums bildet sich ein geschlossener Kambiumring. Das Phloem ist in ein Kollenchym eingebettet welches vom Kambium nach außen abgegeben wird. Perizykel und Endodermis sind bei keiner der Arten deutlich vom um-

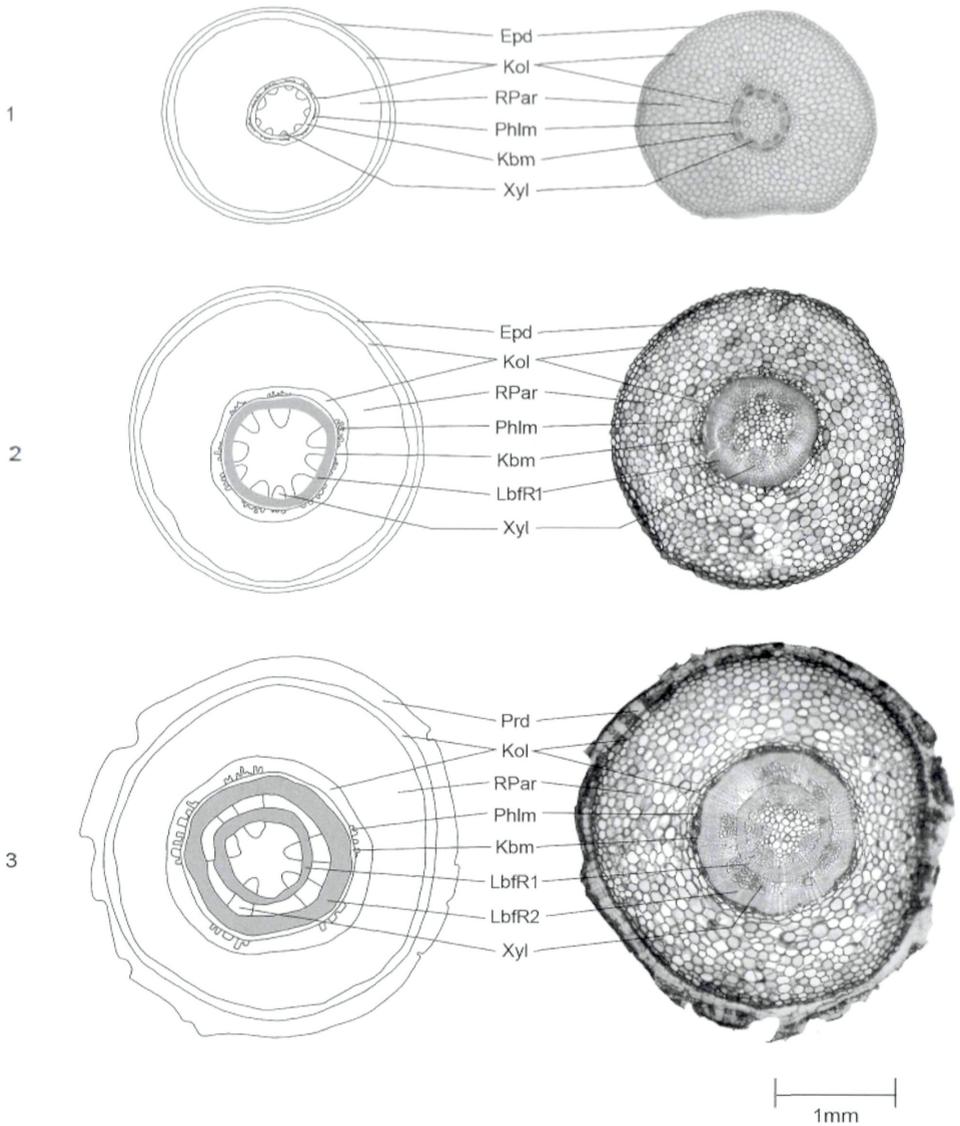


Abb. 4: *Sedum rupestre*. Schnittreihe durch eine vegetative Achse. Das sekundäre Dickenwachstum der Achsen ist durch die Entwicklung von Libriformfaserringen charakterisiert. Epd Epidermis, Kbm Kambium, Kol Kollenchym, LbfR Libriformfaserring, Phlm Phloem, RPar Rindenparenchym, Xyl Xylem. – *Sedum rupestre*. Cross-sections of the stem. The secondary thickening of the stems is characterized by the development of libriform fiber rings. Kbm cambium, Kol collenchyma, LbfR libriform fiber ring, Phlm phloem, RPar cortex, Xyl xylem.

gebenden Gewebe abgehoben. Aufgrund des nur begrenzten sekundären Dickenwachstums bleibt die primäre Wurzelrinde erhalten. Die Epidermis wird sehr bald durch ein Oberflächenperiderm ersetzt. In älteren Wurzeln kann das gesamte Rindenparenchym kollenchymatisch werden.

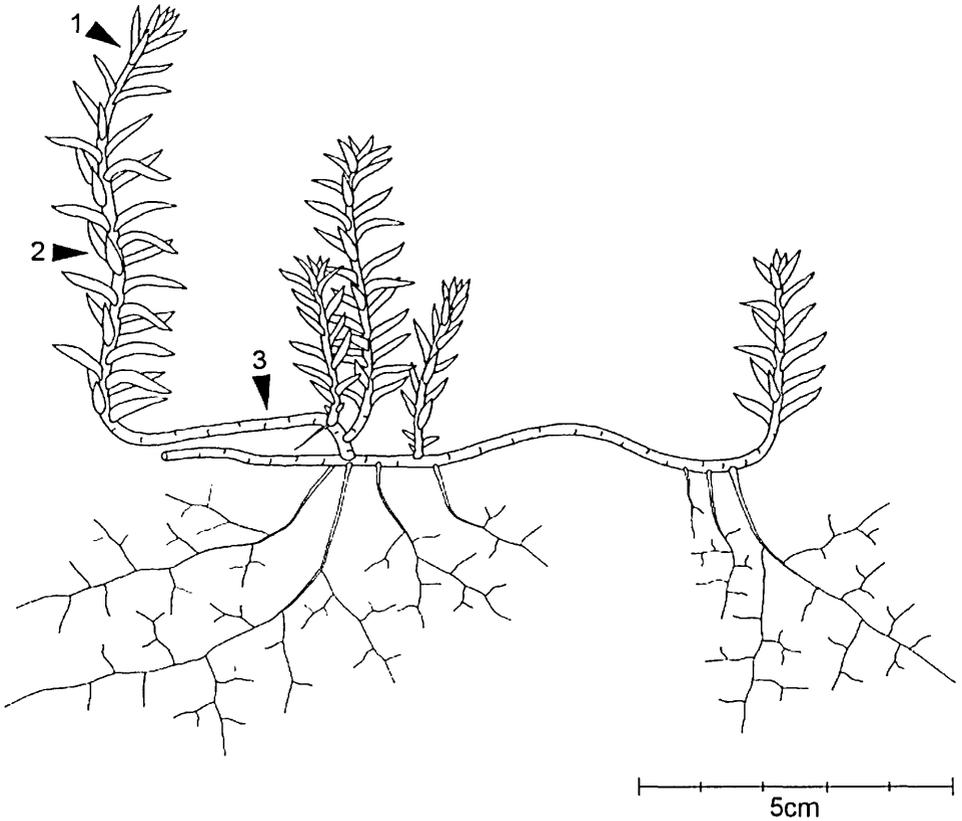


Abb. 5: *Sedum rupestre*, Schnittpositionierung. – *Sedum rupestre*, position of the cross-sections.

In den proximal, verdickten Teilen der Speicherwurzeln von *Hylotelephium maximum* weicht der Gewebeaufbau deutlich von jenem im distalen Bereich ab (Abb. 7). Das Leitgewebesystem besteht hier nicht aus einem kompakten Zylinder. Es setzt sich vielmehr aus mehreren zerstreut liegenden Gefäßbündeln zusammen. Es handelt sich dabei um konzentrische Gefäßbündel mit zentralem Xylem. Die Xylemelemente werden von einem stärkereichen Parenchym umgeben. Nach außen werden die Gefäßbündel von einem Kambiumring begrenzt. Phloem konnte innerhalb dieser Gefäßbündel keines gefunden werden. Diese Leitbündel sind in ein umfangreiches Speicherparenchym eingebettet. Die Zellen dieses Parenchyms sind voll gepackt mit Stärkekörnern. Das Abschlussgewebe bildet auch hier ein Oberflächenperiderm. Die Entstehung dieser anormalen Gewebeverteilung innerhalb der speichernden Wurzelteile kann durch Schnitte aus dem Übergangsbereich proximal verdickte Wurzelteile/distale Wurzelabschnitte nachvollzogen werden. Ausgehend von der normal organisierten sekundären Wurzel kommt es im Bereich der Stele zu Einschnürungen durch das Kambium. Es entstehen mehrere Xylempakete, welche von Kambium umgeben sind. Parallel dazu tritt eine starke Vermehrung des Rindenparenchyms auf. In den Rindenzellen wird Stärke in Form von Stärkekörnern eingelagert. Das Phloem wird im Zuge dieser Vorgänge vermutlich zum Teil zerdrückt und ist daher in den verdickten Wurzelteilen nicht mehr erkennbar.

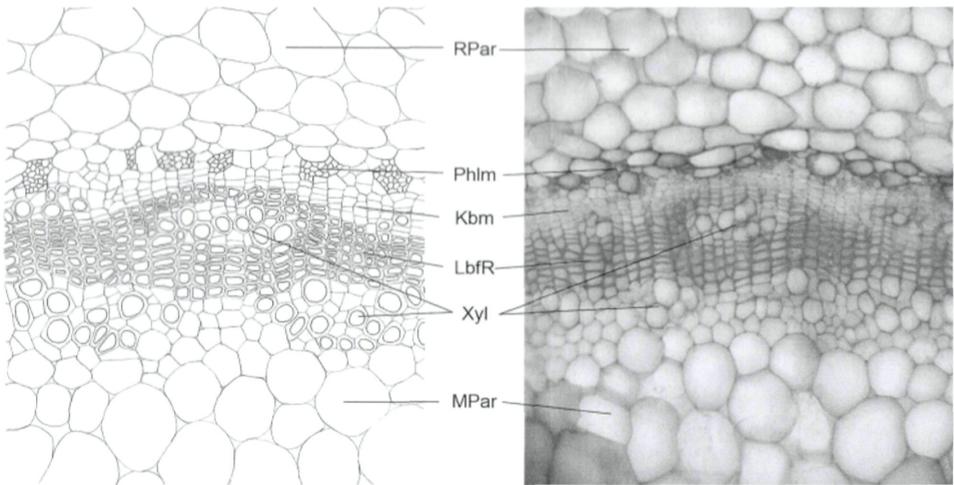


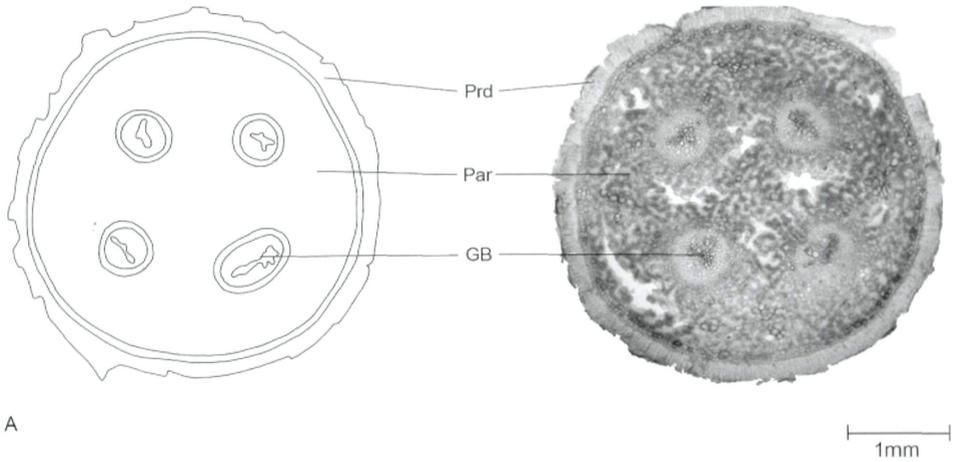
Abb. 6: *Hylotelephium maximum*. Achsenquerschnitt. Libriformfaserring mit eingeschlossenen Gefäßen und Holzparenchym. – *Hylotelephium maximum*. Cross-section of a stem. Libriform fiber ring with enclosed xylem cells.

Laubblätter: Die Laubblätter sind sukkulent und stellen das wichtigste Anpassungsmerkmal der *Sedae* an xerotherme Standorte dar. Der Blatttyp entspricht dem eines äquifazialen Rund- bzw. Flachblattes. Das Grundgewebe bzw. das Mesophyll ist der Ort der Wasserspeicherung. Es gliedert sich in ein peripher gelegenes Assimilationsparenchym mit rundlichen, chloroplastenreichen Zellen und in ein zentrales, die Leitbündel umgebendes Wassergewebe aus zartwandigen, isodiametrischen Zellen, welche wenige bis keine Chloroplasten enthalten.

Ökologie

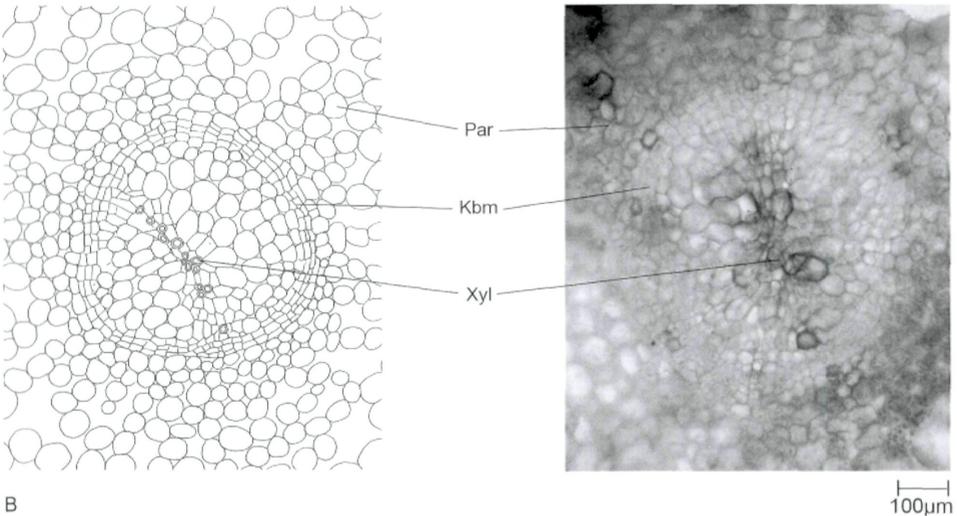
Standortsökologisches Verhalten: Grundsätzlich sind alle *Sedae* an zeitweilige Trockenheit angepasst. Durch diese Fähigkeit kommen sie in der mitteleuropäischen Flora meist auf azonalen Extremstandorten vor. *Sedum album* besiedelt von allen untersuchten Arten die extremsten Standorte. Es handelt sich dabei meist um Felswände. Durch die geringe Bodenauflage und die meist starke Hangneigung besitzen diese Standorte ein sehr geringes Wasserrückhaltevermögen und sind daher extrem trocken. *Sedum thartii* und *S. rupestre* besiedeln meist Standorte mit stärkerer Bodenauflage sowie geringerer Hangneigung. *Sedum acre* wächst sowohl auf natürlich flachgründigen Standorten mit anstehendem Gestein als auch auf ähnlichen, ± ruderalisierten Standorten wie Mauerrufen, Asphalttritzen oder Bahngleisanlagen. *Sedum sexangulare* wächst bevorzugt in Trockenrasengesellschaften, in denen die Art eine besonders hohe Flächendeckung erreichen kann. *Hylotelephium maximum* bevorzugt dagegen durchwegs tiefgründigere, ± frischere Böden in teilweise relativ schattigen Lagen. Häufige Vorkommen sind Waldränder bzw. Saumgesellschaften.

Deckung: Die Deckung steigt bei allen Arten von April 2004 bis Juni 2004 deutlich an. Besonders *S. album*, *S. thartii* und *Phedimus spurius* zeigen bis Juni einen massiven Anstieg der Deckungswerte. Von September bis November kommt es dann zu einem merkbaren Rückgang der Deckung, was auf das Absterben der Blühtriebe am Ende der Vegetationsperiode zurückzuführen ist. Bis April 2005 erfährt die Deckung wieder ei-



A

1mm



B

100µm

Abb. 7: *Hylotelephium maximum*. Querschnitt durch eine Speicherwurzel. Die Speicherwurzeln besitzen konzentrische Gefäßbündel mit zentralem Xylem, welche in ein stärkereiches Speicherparenchym eingebettet sind. A Gewebeverteilung im proximalen Bereich einer Speicherwurzel. B Detailausschnitt eines konzentrischen Gefäßbündels. GB Gefäßbündel, Kbm Kambium, Par Parenchym, Prd Periderm, Xyl Xylem. – *Hylotelephium maximum*. Cross-section of a storage root. The storage roots consist of a starch-enriched storage parenchyma which contains concentric fascicles with a central xylem. GB fascicle, Kbm cambium, Par parenchyma, Prd periderm, Xyl xylem.

nen Anstieg, sodass die Deckungswerte innerhalb dieses Jahres auf den meisten Flächen insgesamt zugenommen haben.

Pflanzengesellschaften: Die Analyse des Vegetationsanschlusses der *Sedae*-Bestände richtet sich nach MUCINA et al. (1993). *Sedum album* wurde in den Gesellschaften *Alyso alyssoidis-Sedetum albi* (Fundort Mödlinger Klause) und *Medicagini*

minimae-Festucetum valesiacae (Mödlinger Klause, Rohr im Gebirge) gefunden. Die Beobachtungsflächen mit *Sedum acre* konnten den Assoziationen *Alyssa alyssoidis-Sedetum albi* (Hohe Wand), *Echio-Melilotetum* (Hohe Wand) und *Medicagini minimae-Festucetum valesiacae* bzw. *Teucrio montani-Seseliatum austriaca* (Türkensturz) zugeordnet werden. *Sedum sexangulare* kommt in den Gesellschaften *Alyssa alyssoidis-Sedetum albi* (Mödlinger Klause, Hohe Wand) und *Medicagini minimae-Festucetum valesiacae* (Mödlinger Klause) vor. *Sedum thartii* wurde in der Assoziation *Medicagini minimae-Festucetum valesiacae* mit engem Kontakt zum *Seslerio-Pinetum nigrae* (Mödlinger Klause) gefunden. Die Flächen mit *Sedum rupestre* wurden in die Assoziationen *Melica transsilvanica-Festuca rupicola*-Gesellschaft und *Jasione montanae-Dianthetum deltoidis* (Imbach bei Krems) gestellt. *Phedimus spurius* wurde in der Gesellschaft *Melica transsilvanica-Festuca rupicola* (Silbersberg bei Gloggnitz) gefunden. *Hylotelephium maximum* kommt in den Gesellschaften *Melica transsilvanica-Festuca rupicola* mit Kontakt zum *Ligustro-Prunetum* (Silbersberg bei Gloggnitz) und im *Geranio sanguinei-Quercetum pubescentis* mit Übergängen zum *Viola albae-Fraxinetum* (Leopoldsberg bei Wien) vor.

Diskussion

Die bisher umfangreichste morphologische Bearbeitung der Gattung *Sedum* s. lat. liefert BÖTTCHER (1982). *Sedum acre*, *Sedum sexangulare*, *Sedum rupestre* s. lat. und *Phedimus spurius* werden in seiner Arbeit als immergrüne, rasenbildende, blattsukkulente Chamaephyten mit kurzlebiger, homorhizer Bewurzelung beschrieben. *Hylotelephium maximum* nennt er eine sommergrüne, geophytisch-hemikryptophytische, blattsukkulente Staude mit Speicherwurzeln. Diese Ergebnisse decken sich weitgehend mit der vorliegenden Arbeit. Auf das für die *Sedum*- und *Phedimus*-Arten so charakteristische klonale Wachstum durch Fragmentation geht BÖTTCHER nicht genauer ein. KRUMBIEGEL (2002) definiert Fragmentation als „durch Zerfall der Mutterpflanze oder Abtrennung selbständig lebensfähiger Sprosssteile erfolgende vegetative Vermehrung.“

Die homorhizen Wurzeln der *Sedum* und *Phedimus*-Arten entwickeln sich zuerst als Luftwurzeln, um erst dann in den Boden zu wachsen. Diese Luftwurzeln stellen nach WERNER (1927) besondere Anpassungen an den raschen Wechsel von extremer Trockenheit und kurzzeitiger Feuchtigkeit dar. Die Wurzeln besitzen zunächst keine Wurzelhaare und ihre Epidermis ist von einer Kutikula bedeckt. Sobald die Wurzeln mit dem Bodenwasser in Berührung kommen, zersetzt sich die Kutikula und eine Wurzelhaarbildung setzt ein. Es erfolgt daher ein Übergang von trockenresistenten Wurzeln zu Saugwurzeln. Die in der vorliegenden Arbeit als Wurzelbüschel beschriebenen Wurzelstrukturen könnten mit dieser Anpassung im Zusammenhang stehen. Jedenfalls kommen diese Wurzelorgane nur an bereits verzweigten, im Boden befindlichen Wurzelsystemen zur Ausbildung. An Luftwurzeln konnten keine derartigen Strukturen gefunden werden. Dies deutet darauf hin, dass diese Wurzelbüschel, aufgrund der Oberflächenvergrößerung, eine weitere Anpassung zur raschen Wasseraufnahme darstellen. BERGER (1930) schreibt über diese Wurzelorgane: „Diese Auswüchse sind, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, umgewandelte Wurzeln und werden als Kurzwurzeln bezeichnet.“

In der von KÄSTNER & KARRER (1995) vorgeschlagenen Wuchsform-Typologie sind die chamaephytischen Arten unter der Bezeichnung Sukkulenten-Legtriebstaude angeführt. Damit sind prostrate Triebssysteme mit fleischig verdickten Blättern gemeint. Bei der typologischen Zuordnung von *Hylotelephium maximum* zu einem Typ ergeben sich einige

Widersprüche. *Sedum telephium* wird in dieser Typologie als Wurzelknollenstaude im Normaltyp angeführt. Definiert wird Wurzelknollenstaude als Grundsporn mit knollig verdickten, achsenbürtigen Wurzeln. Einzuwenden wäre hierbei, dass die verdickten Wurzeln nach TROLL (1954) als Speicherwurzeln und nicht als Wurzelknollen zu bezeichnen sind. Eine weitere Schwierigkeit ergibt sich dadurch, dass *Hylotelephium maximum* neben den Speicherwurzeln auch die unterirdischen Achsenteile zur Überdauerung sowie zur Reservestoffspeicherung nutzt. Wegen der damit verbundenen Verdickung der Bodentriebe können diese als Rhizom bezeichnet werden. Eine Zuordnung von *Hylotelephium maximum* zu den Rhizomstauden, insbesondere zu den Schnur-Rhizomstauden, wird somit möglich. *Hylotelephium maximum* stellt sich daher, will man es der von KÄSTNER & KARRER vorgeschlagenen Wuchsformtypologie zuordnen, als Übergangsform zwischen Wurzelknollenstaude und Schnur-Rhizomstaude dar.

Eine eingehende Abhandlung über den anatomischen Aufbau von Vertretern der Gattung *Sedum* s. lat. wurde seit SOLEREDER (1899) nicht verfasst. SOLEREDER schreibt über die Achsenstruktur: „Die Außenrinde ist [...] fleischig und stark entwickelt. Dieselbe besteht entweder nur aus saftigem Parenchym oder enthält nach außen auch schwaches Kollenchym. Der Kork entwickelt sich [...] in der Rindenepidermis.“ Das Phloem besitzt nach SOLEREDER nur eine geringe Mächtigkeit. Die Siebröhren sind zwar vorhanden, aber (wie bei saftigen Pflanzen generell) englumig und daher nicht leicht nachzuweisen. SOLEREDER beschreibt mehrere Typen der Xylemausbildung in den Achsen. Wie die vorliegenden Ergebnisse gezeigt haben gibt es aber bei allen *Sedae*-Arten nur einen Typ des sekundären Dickenwachstums. Dieser variiert in seiner Ausprägung mit dem Alter der Pflanze und dem Habitus. So ist bei *Sedum acre* und *Sedum sexangulare* nur ein Faserring vorhanden, da bei diesen Arten die Achsen einen viel geringeren Umfang besitzen als bei den anderen. Bei allen übrigen untersuchten Arten kommt es je nach Alter zur Ausbildung von einem oder mehreren Holzfaserringen mit oder ohne eingeschlossene Gefäßgruppen. Die einzige Ausnahme bildet *Phedimus spurius*, bei welchem nur in den Blütenachsen ein Faserring ausgebildet ist.

Bezüglich der Ausbildung der Speicherwurzeln bei *Hylotelephium maximum* erwähnt SOLEREDER eine anomale Wurzelstruktur in den ausgewachsenen, rübenförmigen Wurzeln. Deren Querschnitt zeigt einen Kreis konzentrischer Gefäßbündeln mit zentralem Holz. Ursprünglich sollen die Wurzeln die normale Struktur des Fibrovasalsystems besitzen. Später zerlegt sich aber der Kambiumring in mehrere Bogenstücke, welche Teile des ursprünglichen Xylems ringförmig umschließen. Auch SCHÖNLAND (1891) weist auf diesen besonderen Leitgewebeaufbau in den Speicherwurzeln von *Hylotelephium maximum* hin.

Der Blattbau der Crassulaceen wird von SOLEREDER als zentrisch bezeichnet. LÜTTGE et al. (1999) beschreiben die Blätter von *Sedum acre* als äquifaziale Rundblätter. Nach NAPPZINN (1984) sind sukkulente Blätter allgemein durch interzellularen- und chloroplastenarme oder freie epidermale, hypodermale oder zentrale Wassergewebe charakterisiert. Letzteres trifft für die *Sedae*-Arten zu.

Nach ELLENBERG (1996) sind sukkulente Pflanzen, die in den Zellen ihrer Blätter Wasser speichern und damit Trockenzeiten überdauern, in der mitteleuropäischen Flora selten. Insgesamt machen die Blattsukkulente in Mitteleuropa nur 1,6% der Gesamtflora aus. Da sie nur langsam wachsen und niederwüchsig sind, werden sie auf mesophilen Standorten von anderen Arten der mitteleuropäischen Flora rasch überschattet und können sich daher nur an wenigen Extremstandorten halten. Der typische Standort der blattsuk-

kulenten Arten ist nach ELLENBERG nur kurze Zeit feucht, sonst sehr trocken. Beim Vergleich mit mesomorphen Arten ist auffallend, dass die Arten Flachwurzler sind und das Spross-/Wurzel-Verhältnis gering ist.

Die besonders für die mitteleuropäische Flora bedeutsame Unterfamilie der *Sedoideae* (BERGER 1930) umfasst sowohl großblättrige, schwach sukkulente Stauden mit Hauptverbreitung in Ostasien als auch niederwüchsige Chamaephyten mit meist kleinen, stark sukkulenten Laubblättern, welche hauptsächlich im mediterranen Raum und im mexikanisch-kalifornischen Gebiet verbreitet sind. Die letztgenannten \pm xerophilen blattsukkulente Arten der *Sedoideae* mit europäischer oder westamerikanischer Gesamtverbreitung sind zwar vorwiegend Bewohner trockener Standorte, bezüglich ihrer Klimaanprüche stellen sie aber ozeanische Elemente dar. Während *Sedum rupestre* und *Sedum album* vorwiegend an Felsstandorte gebunden sind, können *Sedum acre* und *Sedum sexangulare* auch in lichten, trockenen Sandfluren gedeihen und haben daher eine weite planare Verbreitung, welche sich über große Teile des osteuropäischen Flachlandes erstreckt (MEUSEL et al. 1965).

Dank

Besonderer Dank gilt Prof. Arndt KÄSTNER, ohne den diese Arbeit sicherlich nicht zustande gekommen wäre. Von ihm stammt sowohl die Idee zum Thema als auch das Gesamtkonzept dieser Arbeit. Bezüglich des anatomischen Teiles gilt mein Dank Hrn. Dr. Gerhard DRAXLER, welcher mit seinem umfangreichen anatomischen Wissen wesentlich zum Gelingen der Arbeit beigetragen hat. Die Umsetzung des vegetationsökologischen Teiles ist v. a. der tatkräftigen Unterstützung durch Prof. Josef GREIMLER zu verdanken. Für die Endredaktion sowie für die Abhandlung taxonomischer Fragestellungen möchte ich mich insbesondere bei Prof. Manfred A. FISCHER bedanken. Weiters hat auch Prof. Helmuth SIEGHARDT bei der Endredaktion mitgewirkt und durch seine Verbesserungsvorschläge zum Endergebnis dieser Arbeit beigetragen.

Literatur

- BERGER A., 1930: *Crassulaceae*. In: ENGLER A. & PRANTL K. (Hrsg.), Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl., 352–485. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- BÖTTCHER W., 1982: Über Wuchsform und Lebensgeschichte zentraleuropäischer *Sedum*-Arten und geographische Verbreitung der Wuchsformen in der Gattung *Sedum* L. Diplomarbeit, Martin-Luther-Universität Halle.
- BÖTTCHER W. & JÄGER E. J., 1984: Zur Interpretation der Verbreitung der Gattung *Sedum* L. s. lat. (*Crassulaceae*) und ihrer Wuchsformtypen. Wissenschaft. Z., Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg 33, 127–141.
- EGGLI U., 2003 (Hrsg.): Sukkulente-Lexikon. *Crassulaceae*. Band 4. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- ELLENBERG H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5. Aufl. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- KÄSTNER A. & KARRER G., 1995: Übersicht der Wuchsformtypen als Grundlage für deren Erfassung in der „Flora von Österreich“. *Florae Austriacae Novitates* 3, 1–51.
- KIRCHSTEIN C., 1996: Untersuchungen zum Wasserhaushalt von *Sedum*-Arten. Insbesondere zur Bedeutung der Wurzeln und ihrer Saugkräfte. *Schriftenr. Studien z. Agrarökologie* 23, Dr. Kovač, Hamburg.

- KRUMBIEGEL A., 2002: Morphologie der vegetativen Organe (außer Blätter). *Schriftf. F. Vegetationskunde, Bundesamt f. Naturschutz, Bonn*, 38, 93–118.
- LÜTTGE U., KLUGE M. & BAUER G., 1988: *Botanik. Ein grundlegendes Lehrbuch*. VHC Verlagsgesellschaft, Basel.
- MEUSEL H., JÄGER E. & WEINERT E., 1965: *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora*. Gustav Fischer, Jena.
- MUCINA L., GRABHERR G. & WALLNÖFER S., 1993: *Die Pflanzengesellschaften Österreichs*. Gustav Fischer, Jena.
- NAPP-ZINN K., 1984: *Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen*. Gebrüder Borntraeger, Berlin-Stuttgart.
- SCHÖNLAND S., 1891: *Crassulaceae*. In: ENGLER, A. & PRANTL K. (Hrsg.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 3, Teil 2. Abteilung a. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- SOLEREDER H., 1899: *Systematische Anatomie der Dicotyledonen*. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.
- 'T HART H. & EGGELI U., 1995: *Evolution and Systematics of the Crassulaceae*. Backhuys Publishers, Leiden.
- TROLL W., 1954: *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Erster Teil: Der vegetative Aufbau*. Gustav Fischer, Jena.
- WERNER O., 1927: *Grenzentwicklung sukkulenter Pflanzen. Die Entwicklungsmöglichkeit von Wurzeln bei Sedum reflexum in trockener Luft*. Zit. in BÖTTCHER W., 1982.

Manuskript eingelangt: 2006 06 06

Anschrift: Mag. Verena MORAWETZ, Department für Pflanzen-Ökophysiologie und funktionelle Anatomie der Pflanzen, Universität Wien, Althanstrasse 14, A-1090 Wien und Department für Botanische Systematik und Evolutionsforschung, Universität Wien, Rennweg 14, A-1030 Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 2006

Band/Volume: [143](#)

Autor(en)/Author(s): Morawetz Verena

Artikel/Article: [Wuchsform und Anatomie heimischer Sedee-Growthform and anatomy in austrian Sedee 83-96](#)