

# Modularer Bau und klonales Wachstum bei krautigen Pflanzen

Wolfgang Eber\*

## Synopsis

Modular construction and clonal growth in herbaceous plants.

As a consequence of their sessile habit plants have an open organisation based on numerous apical meristems and distinct hierarchical subunits. As well metamers as shoot modules are produced in a seasonal rhythm. A plant may be regarded as a population of parts which have a life cycle of their own. Two fundamental types of organization can be distinguished: aclonal plants with determinate and clonal plants with indeterminate growth. Aclonal plants accumulate the growth of up to some thousand years, whereas clonal plants merely consist of the last years' increments and thus remain in a state of continuous youth. Modules have a life cycle of their own which has been termed vegetative life cycle and lasts from the sprouting of the maternal bud to the formation of the renewal bud. The aerial shoots may be placed aggregated or at some distance of each other thus experiencing a new environment. Plants with a high degree of clonal integration develop cooperation between their ramets and internal regulation. By this they improve their competitive ability and reduce intracolonial interference.

Vegetative reproduction reduces the hazard of establishment by long lasting maternal support. It has the additional advantage that it may be initiated already in the juvenile stage of development and is less sensitive against unfavourable conditions.

*Modular construction, clonal growth, rejuvenation, vegetative life cycle, growth strategies, clonal integration, vegetative reproduction*

## Einleitung

Pflanzen sind sessile Lebewesen, die entweder im Boden verwurzelt sind oder auf oder unter der Wasseroberfläche schweben. Der Aufwand für ihren Stoffwechsel wird dadurch minimiert; sie sind allerdings darauf beschränkt, nur die Ressourcen ihrer unmittelbaren Umgebung zu nutzen, deren Verfügbarkeit sich von Jahreszeit zu Jahreszeit ändert. Während bewegliche Organismen in der Lage sind, periodisch

ungünstigen Lebensbedingungen durch Migration oder Devitation zu vermeiden, müssen Pflanzen in der Lage sein, diese durch standortspezifische Anpassungen zu ertragen oder durch Emanzipation zu überwinden.

Das Pflanzenleben in ungünstigen Lebensräumen ist durch den Wechsel zwischen Wachstums- und Ruheperioden verbunden mit einer deutlichen Metamorphose der Pflanzengestalt gekennzeichnet. Dormante Pflanzen sind auf ein Minimum reduziert. Ihre Oberfläche ist extrem verkleinert und der verbleibende Vegetationskörper besteht im wesentlichen aus Speicher- und Regenerationsorganen, die unterirdisch oder nahe der Bodenoberfläche überdauern. Die metabolisierende Pflanze dagegen besitzt ein reich entwickeltes oberirdisches Sproßsystem, große absorbierende Blattflächen und Wurzeloberflächen. Leit-, Festigungs- und Absorptionsgewebe sowie ein interzelluläres Durchlüftungssystem sind gut ausgebildet.

Diese extreme morphologische Plastizität ist bei hochgradig deterministischen Bauplänen nicht möglich. Sie setzt vielmehr einen offenen Bauplan und die Fähigkeit, wenn nötig, Teile abzuwerfen und wieder aufzubauen, voraus. Die charakteristische Organisationsform der Pflanzen, mit denen sie diesen Anforderungen gerecht werden, ist der modulare Bau (HARPER 1977), der Aufbau des Pflanzenkörpers aus einer Vielzahl gleichartiger Untereinheiten, die eine vom Gesamtorganismus unabhängige Lebensgeschichte haben und daher Objekte demographischer Untersuchungen sein können.

Mit der folgenden Arbeit soll der Versuch gemacht werden, einen Überblick über wesentliche Ausbildungen des modularen Baus und des modularen Wachstums und deren ökologische Bedeutung zu geben. Beobachtungen und Daten stammen, wenn Autoren nicht genannt werden, vom Verfasser.

## Grundzüge des modularen Baus

Aufgrund ihres offenen Bauplanes bilden höhere Pflanzen dynamische Verzweigungssysteme mit hierarchisch geordneten Sproßachsen aus. Die Achse des Primärprozesses, aus der bei Bäumen der Stamm hervorgeht, wird dabei gewöhnlich als die erste Verzweigungsordnung angesehen. Bei Pflanzen mit sympodialer Verzweigung, deren Endknospe regelmäßig abstirbt, entspricht die Anzahl der Verzweigungsordnungen den Lebensjahren. Erkennbar sind jedoch in der Regel nur weniger als zehn Ordnungen. Nur die

\* Herrn Prof. Dr. Reinhard Bornkamm zum 65. Geburtstag gewidmet

se sichtbaren relativen Verzweigungsordnungen sind für die Konstruktion, insbesondere für die Statik, relevant; die absoluten Ordnungszahlen haben nur entwicklungsgeschichtliche Bedeutung.

Die Verzweigung ist der sichtbarer Ausdruck des modularen Baus, der auf modulares Wachstum zurückgeht (HALLÉ 1986). Der Begriff Modul wird dabei mißverständlicherweise in einer engeren und einer weiteren Bedeutung gebraucht. In der engeren Fassung, die die ursprüngliche ist und auf Prévost (1967) zurückgeht, ist ein Modul das Produkt eines einzigen Apikalmeristems von seiner Entstehung bis zu seinem Absterben, also ein monopodialer Sproß mit seinen Knoten, Internodien, Blättern und Achselknospen (HALLÉ und OLDEMAN (1970). HARPER dagegen bezeichnet sämtliche wiederholt gebildeten Untereinheiten, unter anderem auch Blätter mit ihren Metamorphosen, zunächst als modulare Einheiten (HARPER 1977), später auch als Module (HARPER 1986).

Sproßmodule lassen eine deutliche Gliederung durch Metamere erkennen, durch Strukturelemente, die sich regelmäßig in longitudinaler Symmetrie wiederholen. Als Metamere werden die Komplexe aus Knoten, Blatt (Blättern), Achselmeristem(en), (Wurzeln) und Internodium bezeichnet (WHITE 1984). Achselmeristeme sind bei Angiospermen fast ausnahmslos vorhanden (TROLL 1935), auch wenn keine Knospen erkennbar sind. Wurzeln werden meist adventiv an den Knoten angelegt und bei Bodenkontakt auch ausgebildet. Knospen, aus denen spezielle Propagulen (URBANSKA 1992) wie Bulbillen oder Turionen hervorgehen, entwickeln nach ihrer Trennung von der Mutterpflanze ihr eigenes Wurzelsystem. Metamere sind sowohl für die Plastizität der Wuchsform als auch für die Populationsdynamik von großer Bedeutung, da sie die Apikalmeristeme tragen, aus denen neue Elemente der Pflanzengestalt oder demographische Einheiten hervorgehen können.

Das für saisonale Klimate charakteristische rhythmische Wachstum mit seinem regelmäßigen Wechsel zwischen Wachstums- und Dormanzperioden äußert sich in klar erkennbaren Jahreszuwächsen. Dadurch entsteht eine Segmentierung der Sproßachse, die TOMLINSON und GILL (1973) als "articulate growth" bezeichnen. Der saisonale Rhythmus bestimmt auch Absterben und Erneuerung von Teilen, Verzweigung und Fragmentation sowie die Streckung und Verdickung der Achsen (Periodizität der Internodienlänge und -dicke nach TROLL 1935). Länge und zum Teil auch Dicke der Internodien spiegeln die saisonale Wachstumsintensität wieder oder charakterisieren spezifische Entwicklungsstadien und Organfunktionen. Besonders markant ist die Differenzierung des Sproßsystems in Achsen mit gestreckten oder gestauchten Internodien, die bei Gehölzen als Langtriebe und Kurztriebe bekannt sind. Während Langtriebe der Vergrößerung der Pflanze dienen und auch deren Gestalt prägen, tragen

letztere meist den überwiegenden Teil der Blattmasse und die reproduktiven Strukturen. Da ihr Rindenanteil deutlich erhöht ist, spielen sie auch für die Speicherung eine große Rolle. Kurztriebe sind gewöhnlich kurzlebig, da sie von Jahr zu Jahr stärker überwachsen und beschattet werden. Eine ähnliche Achsendifferenzierung ist auch bei krautigen Pflanzen zu finden. Extreme Internodienstreckung und Jahreszuwächse finden wir bei den Kletter sprossen der Lianen und den Stolonen der Ausläuferpflanzen, Bereiche mit Internodienstauung dagegen sind bei Rosetten, Zwiebeln, Bulbillen, Turionen, Sproßknollen und Rhizomen ausgebildet. Der Übergang von kurztriebartigem zu langtriebartigem Wachstum ist bei Gehölzen, insbesondere bei kümmerndem Jungwuchs als Reaktion auf einen Wechsel der Lichtverhältnisse nicht ungewöhnlich. Bei orthotropen krautigen Pflanzen gehen basale Rosetten- oder Stauchungszonen in Streckungszonen über, bei Ausläufer (*Trientalis europaea*, *Stachys palustris*, *Sagittaria sagittifolia*) und Schuppenknollen (*Epilobium palustre*, *Oxalis acetosella*) werden am distalen Ende von gestreckten Sproßabschnitten der Speicherung dienenden Stauchungszonen ausgebildet (TROLL 1935).

Die kontinuierliche Produktion neuer Sprosse führt unausweichlich zu einer Konkurrenz der Module (WHITE 1980), auch wenn das Volumen oder die Fläche der Verzweigungssysteme zunimmt. Die produktiven Bereiche sind auf die Randbereiche der Kronen oder der Klone beschränkt, während im Inneren der Zuwachs zurückgeht, eingestellt wird und schließlich auch Teile im Prozeß der Selbstaussdünnung absterben.

### Lebensdauer und Verjüngung

Nur Bäume können ein langlebiges Sproßsystem aufbauen, das im Extrem mehrere tausend Jahre alt werden kann und allmählich riesige Dimensionen erreichen. Langlebigkeit ist allerdings oft das Resultat bescheidener Jahreszuwächse unter ungünstigen Standortbedingungen. Bei Zweigen von *Pinus longaeva*, die ein Alter von fast 5.000 Jahre erreichen kann (CURREY 1965), wurde ein Längenzuwachs von 2 cm und ein Dickenzuwachs von weniger als 0,1 mm gemessen (eigene Messungen). Die radialen Zuwächse bei *Larrea tridentata* liegen in derselben Größenordnung (VASEK 1980). Der weit überwiegende Teil der Biomasse alter Bäume (Holz, Borke) ist tot. Nur die Meristeme und ihre unmittelbare Umgebung besteht aus lebendem Gewebe, das kontinuierlich durch die Meristemaktivität verjüngt wird. Die Mehrzahl der krautigen Perennen saisonaler Klimate erneuert Jahr für Jahr das gesamte oberirdische Sproßsystem, Annuelle müssen sogar stets neu aus Samen heranwachsen. Periphere Organe sind besonders kurzlebig. Blätter krautiger Pflanzen und sommergrüner Bäume leben

nur wenige Monate. Auch »immergrüne« Blätter, eine Anpassung an nährstoffarme Standorte (SMALL 1972), erleben nur wenige Jahre, wobei ihre Leistung von Jahr zu Jahr nachläßt (LARCHER 1994). *Pinus longaeva* nimmt auch hier eine Ausnahmestellung ein: ihre Nadeln können bis zu 45 Jahren alt werden (EWERS und SCHMIDT 1981).

Die plagiotropen sproßsysteme klonaler Pflanzen (siehe unten) erneuern sich kontinuierlich am proximalen Ende, während sie am distalen Ende absterben. Sie bestehen dadurch lediglich aus der Produktion weniger Jahre und bleiben dadurch, wie ARBER (1920) formuliert, in einem Zustand ständiger Jugend. Klonale Pflanzen sind deshalb potentiell unsterblich. Zuverlässige Angaben über das Alter von Klonen sind nur schwer zu gewinnen; als sicher kann man lediglich ansehen, daß die Klongröße mit dem Alter korreliert ist. Bei großflächigen Klonen von *Larrea tridentata* wurde aus dem Klonareal und dem jährlichen radialen Zuwachs ein Alter von annähernd 11.700 Jahren geschätzt (VASEK 1980). Für große Klone von *Pteridium aquilinum* ergaben Schätzungen 1.400 Jahre (OINONEN 1967) und auch bei *Phragmites australis* hält man ein Alter von mehreren Jahrtausenden für möglich (RICHARDS 1990). Für die Klone von *Populus tremuloides*, die bis zu 80 ha Fläche bedecken und damit die größten bekannten sind, muß ein sehr hohes Alter angenommen werden; es fehlen jedoch Anhalte für sichere Schätzungen (KEMPERMAN und BARNES 1976).

### Aklonale und klonale Arten

Aufgrund ihres modularen Baus kann die Pflanze als eine Population von Teilen aufgefaßt werden, die zunächst miteinander verbunden sind, aber zumindest potentiell selbständig werden können. Bei aklonalen Pflanzen wird diese Möglichkeit nicht verwirklicht; ihre Teile bleiben zeitlebens miteinander verbunden und deren Vermehrung führt nur zu einer Vergrößerung der Pflanze. Klonale Arten dagegen besitzen die Fähigkeit, durch die Verselbstständigung von Teilen und Fragmentation neue Organismen auszubilden. Da auf diese Weise Klone aus genetisch identischen Tochterpflanzen entstehen, wird diese Vermehrungsweise als klonales Wachstum bezeichnet (HARPER 1977). Die spezielle »Zähleinheit« für das klonale Wachstum ist das Ramet, meist ein sproß, der potentiell physiologisch selbständig werden kann (HARPER 1977). Das Ramet ist nicht morphologisch definiert, sondern eine rein demographische Einheit. Subpopulationen aus genetisch identischen Ramets wurden von WHITE (1979) als Metapopulationen von Populationen aus genetisch verschiedenen Pflanzen unterschieden. Aklonale Pflanzen bleiben zeitlebens von ihrem bereits in der juvenilen Phase angelegten Wurzelsystem abhängig; sproßbürtige Wurzeln

werden nur ausnahmsweise und spärlich ausgebildet. Mit zunehmender Größe müssen Assimilate, Mineralstoffe und Wasser über immer weitere Strecken transportiert werden, wobei allmählich physiologische Grenzen erreicht werden. Aklonale Pflanzen sind daher determiniert, ihre Lebensdauer ist begrenzt. Überwiegend handelt es sich um Bäume oder semelpare krautige Pflanzen. Orthotroper Wuchs überwiegt; Ausnahmen sind Spaliersträucher wie *Arctostaphylos uvaursi* und *Dryas octopetala* oder prostrate Annuelle wie *Polygonum aviculare* und *Veronica hederifolia* (TROLL 1935).

Voraussetzung für das klonale Wachstum ist die Ausbildung leistungsfähiger sproßbürtiger Wurzeln, die schon früh das kurzlebige allorhize Wurzelsystem ersetzen. Klonale Pflanzen besitzen daher meist plagiotrope sproßsysteme oder die Fähigkeit, Wurzelsprosse zu bilden. Eine geringere Rolle spielen spezialisierte Propagulen wie Bulbillen, Turionen und unechte Viviparie. Klonales Wachstum ist bei annuellen Arten die Ausnahme (*Stellaria media*, *Poa annua*) und dient der Vermehrung der ausschließlich generativen Sprosse. Auch bei Bäumen ist es selten und erfolgt oft über Wurzelsprosse (z. B. *Populus tremula*, *P. tremuloides*). Bei *Salix fragilis* (Bruchweide!) können abgebrochene Zweige hydrochor verbreitet werden und einwurzeln. Bei Sträuchern und Zwergsträuchern ist die Bildung von Wurzelsprossen (*Prunus spinosa*) und Ausläufern (*Myrica gale*, *Larrea tridentata*, *Vaccinium*-Arten) sowie die Bewurzelung niederliegender Äste (*Salix*, *Prunus padus*) verbreitet und kann zu großflächigen Klonen führen. Bei krautigen Pflanzen dominieren klonale Arten mit einer Vielfalt von Wuchsformen. Wurzelsprosse (*Euphorbia cyparissias*, *Rumex acetosella*) und spezialisierte Propagulen sind dabei seltener, plagiotrope Sprosse dagegen mit großer Mannigfaltigkeit ausgebildet. Bei sympodialen Systemen gehören die orthotropen Sprosse in jedem Jahr einer neuen Verzweigungsordnung an, bei monopodialen dagegen stets derselben.

### Organisation klonaler Pflanzen

Plagiotrope sproßsysteme treten bei krautigen Pflanzen in einer Vielzahl von Ausbildungsformen auf. In Lebensgeschichte, Ökologie und Funktion unterscheiden sich vor allem oberirdische und unterirdische sproßsysteme. Erstere sind kurzlebig und besitzen daher ein geringes Integrationsniveau. Sie sind autotroph, können aber nur überleben, wenn es ihnen gelingt einzuwurzeln. Ihre Mortalität und dementsprechend auch ihre Produktionsrate ist daher oft groß. Unterirdische sind meist langlebiger und besitzen überwiegend Speicherfunktion. Sie besitzen hinfallige Niederblätter und sind dadurch zunächst von den Assimilaten der Mutterpflanze abhängig, über

die in Feuchtbiotopen auch die Sauerstoffversorgung über das Aerenchym-System erfolgt; sie haben allerdings keine Probleme mit der Etablierung ihres Wurzelsystems. Ihre Überlebensrate ist daher meist hoch.

Nach der Funktion können lange, dünne Ausbreitungssprosse von kurzen, dicken Speichersprossen unterschieden werden, die allerdings durch Übergänge miteinander verbunden sind. Vielfach ist die Speicherfunktion auf den distalen Bereich beschränkt. Schlanke Sprosse sind sowohl oberirdisch als auch unterirdisch anzutreffen; unterirdische besitzen dabei meist auch Speicherparenchyme. Reine Speichersprosse dagegen werden nur unterirdisch ausgebildet.

Die Terminologie für plagiotrope Sproßsysteme ist nicht einheitlich. Ausläufer (Stolonen) sind nach TROLL (1935) gestreckte ober- und unterirdische Sprosse mit orthotropem Blütenproß; ihr Wachstum ist sympodial. An der Basis des orthotropen Abschnittes sind die Internodien gestaucht und verdickt; die Wurzeln sind auf diesen Bereich beschränkt. Die Belüftung der Sprosse kann gleichmäßig sein (*Glechoma*) oder rosettig an der Basis des Blüten sprosses konzentriert; die Blätter des plagiotrophen Abschnittes sind dann deutlich kleiner (*Ajuga reptans*) oder niederblattartig (*Fragaria vesca*). Kriechpflanzen wie z. B. *Lysimachia nummularia* dagegen besitzen ausschließlich plagiotrope Sprosse mit lateralen Blüten oder Infloreszenzen und wachsen monopodial. Bei einigen Ausläufer-Lamiaceae können schwächere Blüentriebe zuweilen wieder vegetativ werden und eine plagiotrope Orientierung einnehmen; bei *Teucrium scordium* ist dies sogar die Regel (TROLL 1935). Bei *Lithospermum purpureoaceruleum* und verschiedenen Arten des *Rubus fruticosus*-Aggregates sind es lange vegetative Sprosse, die bogig monopodial wachsen und nur am distalen Ende Wurzeln ausbilden. Der Begriff Rhizome wird auf die unterirdischen gedrun genen und stark verdickten Speichersprosse beschränkt. Bei BELL (1991) dagegen werden alle unterirdischen, in der Regel nur mit Niederblättern (Ausnahmen: monocotyle Helophyten wie *Iris*, *Butomus*, *Triglochin maritimum*) ausgestatteten Sprosse zu den Rizomen gezählt. Dicke Speicherrhizome können als pachycaul, gestreckte Rhizome, die bei TROLL (1935) zu den Ausläufern gerechnet werden, als leptocaul bezeichnet (BELL 1991) werden. Letztere können bei vielen Arten ähnlich den oberirdischen Stolonen mehrere Dezimeter lang werden (*Trientalis europaea*, *Circaea lutetiana*, *Lysimachia vulgaris*). Vertikale Rhizome, ausschließlich pachycaul, sind relativ selten; sie besitzen Rosettensprosse, deren Zuwachs bei *Plantago maritima* und *Limonium vulgare* (EBER und VEENHUIS 1991) durch die jährliche Sedimentaufhöhung bestimmt wird.

## Lebensgeschichte von Modulen

Einzelne Module können ähnlich wie ganze Pflanzen eine Lebensgeschichte haben, die mit der Aktivierung von Apikalmeristemen beginnt und mit ihrem Tod endet. Dabei werden eine vegetative, eine reproduktive und schließlich eine Seneszenzphase durchlaufen. Als vegetativer Lebenszyklus kann die Periode vom Austreiben einer Erneuerungsknospe bis zur Ausbildung der nächsten Generation von Erneuerungsknospen bezeichnet werden (so u.a. ANDERSON und LOUCKS 1973). Die Terminalknospen monopodialer und die Erneuerungsknospen sympodialer Rhizome können Jahr für Jahr Reproduktionsorgane ausbilden, wenn die Pflanze einmal die Blühfähigkeit erreicht hat, während andere Rhizomverzweigungen erst ein Erstarkungswachstum durchmachen müssen.

Monopodiale Module sind potentiell unsterblich, ihre orthotropen Seitenachsen dagegen nur annuell. Bei sympodialen Sproßsystemen dauert der Entwicklungszyklus in der Regel eine Vegetationsperiode. Deutlich kürzere Generationsdauern besitzen einige Seggenarten wie *Carex arenaria* (NOBLE et al. 1979) und *Carex brizoides*, an deren linearen Rhizomsystemen iterativ bis zu mehr als zehn Sproßkohorten pro Jahr ausgebildet werden können. *Calla palustris* kann bis zu drei blühende Sympodialsprosse bilden, die aber sukzessive schwächer werden. Auch bei *Carex arenaria* besitzen die als erste gebildeten einen Entwicklungsvorsprung; nur sie werden im folgenden Jahr blühreif. Bei Arten mit nur einmaliger Erneuerung beginnt der Austrieb des neuen Moduls während der Entwicklung des orthotropen Sprosses; im ersten Jahr wird nur der plagiotrope Abschnitt, im zweiten der orthotrope ausgebildet. Gestreckte oberirdische Achsen sterben am Ende der Vegetationsperiode unabhängig davon, ob sie geblüht haben oder vegetativ geblieben sind. Nur bei vegetativen Rosettensprossen können wie besonders bei Graminoiden wie *Luzula luzuloides* (EBER 1991), *Carex bigelowii* (JÓNSDÓTTIR und CALLAGHAN 1988) und *Dupontia fisheri* (STONER et al. 1978), aber auch *Maianthemum bifolium* und *Ajuga reptans* noch eine oder mehrere weitere Vegetationsperiode folgen. Bei *Equisetum hyemale* werden die Sprosse innerhalb eines Jahres gebildet, sie sterben dann jedoch in einer etwa zehn Jahre dauernden Seneszenz Metamer für Metamer ab (LEHMANN und EBER 1990).

Rhizompflanzen wachsen in der Regel entweder nur monopodial oder nur sympodial. Die oberirdischen plagiotropen Sprosse von *Calla palustris* (EBER 1983b) sowie die Vertikalrhizome von *Limonium vulgare* (EBER und VEENHUIS 1991) dagegen wachsen auch nach der Erstarkung häufiger mehrjährig monopodial, bis ein terminaler Blütenstand ausgebildet wird.

Potentiell kann an jedem Knoten ein neues Modul oder Ramet entstehen. Tatsächlich überwiegt jedoch Akrotonie: das Austreiben der prostalen Knospen wird durch apikale Dominanz unterdrückt und erst aus der basalen Stauchungszone des orthotropen Sprosses entstehen Rhizomverzweigungen und zum Teil darüber weitere orthotrope Sprosse. Basitonie ist bei Ausläuferpflanzen ohne Rosette wie *Glechoma hederacea* (SLADE und HUTCHINS 1987) und *Galeobdolon luteum* vor.

### Konzentration und Expansion des Sproßsystems

Die artspezifische Gestalt klonaler Pflanzen wird durch Längenzuwachs, Verzweigungsintensität und -geometrie sowie die Langlebigkeit der Rhizome und Ausläufer bestimmt. Die Verzweigung kann in Einzelfällen deterministisch in einer spezifischen Geometrie erfolgen (BELL 1974, 1979); häufiger jedoch sind opportunistische Elemente sehr stark beteiligt. In dieser phänotypischen Plastizität sehen (1982) sowie SILVERTOWN und GORDON (1989) eine Analogie zu dem »Verhalten« bei Tieren. Insbesondere der Vergleich des Ausläufer- und Rhizomwachstums mit der Nahrungssuche der Tiere liegt nahe (SLADE und HUTCHINGS 1987).

Nach der Art, in der Pflanzen beim klonalen Wachstum ihre Ramets anordnen, können zwei alternative Wege unterschieden werden: eine Konzentration des Sproßsystems durch kurze plagiotrope Abschnitte und intensive Verzweigung oder eine Expansion des Sproßsystems durch gestreckte plagiotrope Abschnitte und extensive Verzweigung. Die dafür von LOVETT DOUST (1981) geprägten Begriffe »Phalanx«- und »Guerilla-Strategie« erscheinen wenig glücklich, da die in diesen »Kriegsstrategien« (LOVETT DOUST und LOVETT DOUST 1982) enthaltenen Deutungen nicht den Kern treffen. Mit rein beschreibenden Begriffen wie »Konzentrations- oder Aggregationsstrategie« und »Expansionsstrategie« könnten diese Probleme umgangen werden. STÖCKLIN (1992) unterscheidet sogar fünf Wachstumsstrategien und setzt sie in Beziehung zu bestimmten Habitattypen.

Konzentrationsstrategen müssen wegen ihrer geringen Mobilität in der Lage sein, ihr Territorium gegen die mit ihnen vergesellschafteten Arten zu behaupten, um mit ihnen koexistieren zu können. Der dazu notwendige Aufwand hängt von der Konkurrenzkraft der Nachbarn ab. Die meisten Konzentrationsstrategen wie Horstgräser oder -seggen sind eher defensiv und nehmen nur kleine Areale ein. Wie CHAPIN et al. (1979) bei *Eriophorum vaginatum* nachwiesen, profitieren sie von einem eigenen Mikroklima und einem horstinternen Nährstoffkreislauf, der den Aufwand für die »Nahrungssuche« reduziert. Dichte ist allerdings ein relatives Maß, das in Relati-

on zur Rametgröße gesehen werden muß. Hochwüchsige »Phalanx-Arten« wie *Solidago gigantea* oder *Polygonum cuspidatum* können durchaus als aggressive Invasoren auftreten.

Expansionsstrategen sind typisch für Gradienten- oder Mosaiklebensräume. Sie bewegen sich in Lichtgradienten an Waldrändern, in Feuchtigkeitsgradienten an Gewässerufeln und sind als konkurrenzschwache Lückenbüßer die mobilen Glieder in Pflanzengesellschaften. Sie sind auch in Kleinsukzessionen (BORNKAMM 1962) die Arten mit der größten Durchdringungsgeschwindigkeit.

Graminoide, aber auch andere Arten wie z.B. *Equisetum hyemale* (LEHMANN und EBER 1990), wachsen oft im ersten Jahr expansiv mit langen Rhizomen, bilden jedoch dann durch intensive Verzweigung an der Basis des orthotropen Sprosses dichte Aggregate.

### Rhizomintegration und Klongröße

Durch die Fragmentation entstehen in den seltensten Fällen Einheiten aus nur einem Sproß; verbreiteter sind Komplexe aus einer größeren Zahl miteinander verbundener und als physiologische Einheit wirkender Sprosse. Je größer diese Rhizomsysteme sind, desto mehr besitzen sie die Möglichkeit zu einer Kooperation der Teile und zu einer Arbeitsteilung. Sie werden dadurch auch in die Lage versetzt, plastischer auf eine heterogene Umwelt zu reagieren.

Die Größe der Fragmente, in die ein Klon zerfällt, wird durch Zeit und Intensität der Verzweigung der Rhizome sowie durch deren Lebensdauer bestimmt. Extrem kurzlebige Rhizome, die bereits absterben, nachdem sie einen terminalen Speicher aufgebaut haben, finden wir bei *Trientalis borealis* (ANDERSON und LOUCKS 1973) und *T. europaea*. Bei ihnen, aber auch bei *Circaea*- und *Chrysosplenium*-Arten bestehen daher zwischen den oberirdischen Sprossen eines Bestandes keine Verbindungen. Eine hohe Fragmentationsrate ist auch für Hydrophyten wie die Lemnaceae und *Calla palustris* (EBER 1983) typisch. *Paris quadrifolia*, *Polygonatum*-Arten und *Anemone nemorosa* dagegen können zwar mehr als zehn Jahre alt werden (PERSSON 1975), bilden jedoch erst nach mehreren Jahren Verzweigungen aus. Die Mehrzahl der klonalen Pflanzen ist jedoch reicher verzweigt und besitzt Verbindungen, die mehrere Jahre alt werden.

Bei Arten mit geringer Rhizomintegration können lediglich ihren Nachwuchs soweit fördern, daß er gute Etablierungschancen erhält. Rhizomgeophyten wie *Paris quadrifolia* können über die Speicherkapazität mehrerer Jahreszuwächse verfügen. Auch bei der arktischen *Carex bigelowii* werden bis zu elf Jahre alte Rhizomteile, die keine oberirdischen Sprosse mehr besitzen, und deren Wurzeln als Speicher ge-

nutzt (JÓNSDÓTTIR und CALLAGHAN 1988). Der Nährstofftransport erfolgt in Rhizomsystemen überwiegend ausschließlich akropetal (STONER et al. 1978, TIETEMA 1980). Bei *Carex arenaria* ist das Expansionswachstum besonders leistungsfähig, weil der apikale Vegetationspunkt von einer größeren Zahl lebender Ramets versorgt wird (NOBLE und MARSHALL 1983). HARTNETT und BAZZAZ (1985) fanden bei *Solidago canadensis* sogar eine zeitlich begrenzte Unterstützung der Ramets ungünstiger Kleinstandorte, die deutlich macht, daß das Genet als eine Einheit reagiert. Dichteabhängige Mortalität spielt demgemäß auch keine Rolle (HUTCHINGS und BARKHAM 1976), da das Austreiben der Knospen intern reguliert wird. Die Unterstützung blattloser blühender Ramets durch vegetative kann für den Reproduktionserfolg von Bedeutung sein (EBER und VEENHUIS 1991).

### Generative und vegetative Fortpflanzung

Fortpflanzung oder Reproduktion ist nach URBANSKA (1992) die Bildung von Nachkommen-Individuen. Diese kann sowohl generativ als auch vegetativ erfolgen. Auch Fortpflanzung durch Samen kann durchaus asexuell ein (z. B. Agamospermie).

Semelpare (hapaxanthe) Pflanzen können sich nur über Samen vermehren; sie müssen daher blühen und fruchten, damit die Population überleben kann. Insbesondere Annuelle und Bienne oder kurzlebige Plurienne müssen in der Lage sein, sehr schnell eine Samenbank aufzubauen, bevor sie durch standorttypische Störungen vernichtet oder durch konkurrenzkräftige Perenne verdrängt werden. Ressourcenspeicherung und der Aufbau regenerativer Strukturen sind ihnen nicht möglich. Ihr Aufwand für die generative Vermehrung ist daher sehr hoch. Bei iteroparen (pollacanthen) Pflanzen dagegen besitzt die Sicherung des Überlebens höchste Priorität. Die Ausbildung von Blüten und Früchten kann nur erfolgen, wenn ausreichende Überschüsse in der C-Bilanz erzielt werden. Reproduktive Strukturen können zudem in fast jedem Entwicklungsstadium unter ungünstigen Bedingungen abortiert werden (FAVRE und STÖCKLIN 1991). Der reproduktive Aufwand ist daher gering. Die Mehrzahl der Sproßmodule bleibt vegetativ; einige Arten vermehren sich sogar weitgehend oder ausschließlich vegetativ.

Grundlage der Vermehrung sind Meristeme, die in den generativen Strukturen zentral und aggregiert auftreten, bei den vegetativen Organen dagegen einzeln und dezentral über das ganze Sproßsystem verteilt. Sowohl aus Achselknospen, deren Gesamtheit auch als Knospenbank bezeichnet wird, als auch aus Samen können sich selbständige Pflanzen entwickeln, die voneinander nicht zu unterscheiden sind.

Verständlicherweise können auch in ihrer Entwicklung zahlreiche Parallelen festgestellt werden. Beide enthalten mehr oder weit entwickelte Embryonen. Ihre Gesamtheit wird als Knospen- bzw. Samenbank bezeichnet; beide können als Embryonen- oder Meristemabanken zusammengefaßt werden. Die Knospenbank ist in der Regel an die Mutterpflanze gebunden und von ihr physiologisch abhängig. Nur in Form der Bulbillen und Turionen werden sie frühzeitig unabhängig und fungieren als Diasporen, deren Ausbreitung meist auf die unmittelbare Umgebung der Elternpflanzen beschränkt ist, während Samen durch eine Vielzahl von Ausbreitungsmedien weite Entfernungen zurücklegen können. Samenbanken werden erst im Substrat aufgebaut. Dem Austreiben kann jeweils eine längere Dormanz vorausgehen, die bei den Samen angeboren, durch die Umgebung erzwungen oder induziert sein kann (POSCHLOD 1991), bei den Knospen dagegen durch die Lage an der Achse determiniert ist und einer hormonalen Regulation unterliegt. Der überwiegende Teil der Knospen bleibt zeitlebens dormant oder stirbt ab. In gemäßigten Klimata geht bei Holzpflanzen in der Regel dem Austreiben der Knospen eine Ruheperiode voraus (Prolepsis), während die orthotropen Sprosse krautiger Pflanzen sich bereits während ihrer ersten und meist einzigen Vegetationsperiode kontinuierlich verzweigen (Syllepsis).

Samen unterscheiden sich wenig in Größe und Entwicklungspotential (HARPER et al. 1970). Knospen dagegen sind schon aufgrund ihrer unterschiedlichen Lage an der Achse ungleichwertig und ergeben daher auch ungleichwertige Module mit unterschiedlicher Größe und Leistungsfähigkeit sowie unterschiedlichen Aufgaben. Bei Gehölzen z.B. entwickeln sich aus ihnen Langtriebe, Kurztriebe oder Blüentriebe, wobei einige als Regenerationsreserve für Notfälle dormant bleiben (MAILLETTE 1982). Trotz ihrer Homogenität ist das Schicksal der Samen extrem verschieden, da sie, bedingt durch ihre geringen Ressourcen, in hohem Maße von ihrer Umwelt und damit von Zufällen abhängig sind. Die Dichteregulation erfolgt ausschließlich über Konkurrenz. Daraus resultieren einerseits eine hohe Mortalität, andererseits starke Größenunterschiede bei den Überlebenden. Klonale Pflanzen dagegen betreiben gewissermaßen Brutpflege: ihre Propagulen werden von den Elternpflanzen wie über eine Nabelschnur solange versorgt, bis sie erwachsen und oft auch etabliert sind. Die Dichteregulation erfolgt im wesentlichen über interne Kontrolle; dichteabhängige Mortalität ist dadurch bei klonalen Pflanzen mit hohem Integrationsniveau ungewöhnlich (HUTCHINGS und BARKHAM 1976).

Vegetative Vermehrung kann bereits im ersten Lebensjahr in der juvenilen Phase einsetzen, während bis zur Blühfähigkeit meist ein mehrjähriges Erstar-

kungswachstum notwendig ist. Sie ist zudem bei fast allen Ramets eines Bestandes zu finden. Dadurch ist auch solchen Arten eine Ausbreitung und Verbreitung möglich, bei denen die generative Vermehrung wenig erfolgreich oder, wie bei *Acorus calamus* und *Anacharis canadensis*, nicht möglich ist. Vegetative Vermehrung ist auch vor allem in Regionen und Lebensräumen verbreitet, die für Bestäuber zu kühl sind wie Hochgebirge, arktische und boreale Regionen oder zu lichtarm wie Wälder (ABRAHAMSON 1980).

### Konkurrenz zwischen vegetativer und generativer Vermehrung

Sowohl die vegetative als auch die generative Vermehrung erfordern den Einsatz von Ressourcen und stehen daher in Konkurrenz. Semelpare Arten können sich nur über Samen vermehren; iteroparen dagegen stehen beide Alternativen offen. Da die einzelnen Ramets jedoch kurzlebig sind, oft nur annuell, hat die Regeneration stets Priorität. Dem entspricht die Beobachtung von BRZOSKA (1983), daß bei *Geum reptans* nach Entfernen der Ausläufer eine Regeneration zu Lasten der Blütenentwicklung erfolgt. Ob überhaupt Blüten ausgebildet werden und wieviele Ramets in die reproduktive Phase eintreten, hängt dabei von der jährlichen Ressourcenverfügbarkeit ab (EBER 1986). Bei *Hieracium pilosella* (BISHOP et al. 1978) und *Limonium vulgare* (EBER und VEENHUIS 1991) jedoch setzt die Ausbildung von Stolonen bzw. Rhizomverzweigungen erst ein, wenn ein Blütrieb initiiert ist. Es gibt jedoch auch Fälle, bei denen wie bei *Ajuga reptans* blühende Ramets mehr und längere Ausläufer produzieren als vegetative.

### Schlußbemerkungen

Obwohl Pflanzen nach genetisch fixierten Prinzipien wachsen und sich deutliche Wuchsform- oder Strategietypen unterscheiden lassen, ist die phänotypische Plastizität der Arten außerordentlich groß. Das Austreiben von Knospen und damit Verzweigung, Rametdichte und Reproduktion können je nach Lebensraum gefördert oder unterdrückt werden (MC INTYRE 1970, NOBLE et al. 1979, EBER 1983b, SUTHERLAND und STILMAN 1988). Die Berücksichtigung dieser Variabilität ist unerlässlich und ihre Erfassung durch Beobachtungen oder Experimente ein wichtiges Aufgabengebiet ökologischer, insbesondere populationsökologischer Forschung.

### Literatur

- ABRAHAMSON, W.G., 1980: Demography and vegetative reproduction. In: O.T. Solbrig (Hrsg.), Demography and evolution in plant populations. Blackwell Sci. Publ., Oxford. pp. 89–106.
- ANDERSON, R.C., UND LOUCKS, O.L., 1973: Aspects of the biology of *Trientalis borealis* Raf. Ecology 54: 798–808.
- ARBOR, A., 1920: Water plants. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- BELL, A.D., 1974: Rhizome organization in relation to vegetative spread in *Medeola virginiana*. J. Arnold Arb. 55: 458–468.
- BELL, A.D., 1979: The hexagonal branching pattern of rhizomes of *Alpinia speciosa* L. (Zingiberaceae). Ann. Bot. 43: 209–223.
- BELL, A.D., 1991: Plant form. An illustrated guide to flowering plant morphology. Oxford Univ. Press, Oxford.
- BISHOP, G.F., DAVY, A.J., UND JEFFERIES, R.L., 1978: Demography of *Hieracium pilosella* in a Breck grassland. J. Ecol. 66: 615–629.
- BORNKAMM, R., 1962: Über die Rolle der Durchdringungsgeschwindigkeit bei Klein-Sukzessionen. Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich 37: 16–26.
- BRZOSKA, W., 1983: Untersuchungen zur Wachstums- und Reproduktionsstrategie von *Geum reptans* L. Verh. Ges. Ökol. 10: 499–503.
- CHAPIN, F.S., VAN CLEVE, K., UND CHAPIN, M.C., 1979: Soil temperature and nutrient cycling in the tussock growthform of *Eriophorum vaginatum*. J. Ecol. 67: 169–189.
- CURREY, D.R., 1965: An ancient bristlecone pine stand in eastern Nevada. Ecology 46: 564–566.
- EBER, W., 1983a: Untersuchungen zur Populationsbiologie von *Calla palustris* L. Tuexenia 3: 417–421.
- EBER, W., 1983b: Wachstum und Nährstoffhaushalt von *Calla palustris* in Abhängigkeit vom Standort. Verh. Ges. Ökol. 10: 505–512.
- EBER, W., 1986: Jahresrhythmus und Produktion der Kraut- und Moosschicht. In: H. Ellenberg, R. Mayer und J. Schauer mann (eds.), Ökosystemforschung Ergebnisse des Sollingprojektes. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, pp. 127–136.
- EBER, W., 1991: Morphology in modern ecological research. In: G. Esser und D. Overdieck (eds.), Modern ecology: basic and applied aspects. Elsevier, Amsterdam. pp. 3–20.
- EBER, W., UND VEENHUIS, B., 1991: Natalität und Mortalität bei *Limonium vulgare*. In: B. Schmid und J. Stöcklin (eds.), Populationsbiologie der Pflanzen. Birkhäuser, Basel. pp. 62–73.
- EWERS, F.W., UND SCHMID, R., 1981: Longevity of needle fascicles of *Pinus longaeva* (bristlecone

- pine) and other north American pines. *Oecologia* 51: 107–115.
- FAVRE, P., UND STÖCKLIN, J., 1991: Regulation der Reproduktion bei *Epilobium dodonaei* Vill. In: B. Schmid und J. Stöcklin (eds.), *Populationsbiologie der Pflanzen*. Birkhäuser, Basel. pp. 96–108.
- HALLÉ, F., 1986: Modular growth in seed plants. *Phil. Trans. R. Soc. London. B* 313: 77–87.
- HALLÉ, F. UND OLDEMAN, R.A.A., 1970: *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson, Paris.
- HARPER, J.L., 1977: *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- HARPER, J.L., 1986: Modules, branches, and the capture of resources. In: J. Jackson, L. Buss and R.F. Cook (eds.), *Population biology and the evolution of clonal organisms*. Yale Univ. Press, New Haven, pp. 1–33.
- HARTNETT, D.C., UND BAZZAZ, F.A., 1985: The integration of neighbourhood effects by clonal genets in *Solidago canadensis*. *J. Ecol.* 73: 415–427.
- HUTCHINGS, M.J., UND BARKHAM, J.P., 1976: An investigations of shoot interactions in *Mercurialis perennis* L., a rhizomatous perennial herb. *J. Ecol.* 64: 723–743.
- JÓNSDÓTTIR, I.S., UND CALLAGHAN, T.V., 1988: Interrelationships between different generations of interconnected tillers of *Carex bigelowii*. *Oikos* 52: 120–128.
- KEMPERMAN, J.A., UND BARNES, B.V., 1976: Clone size in american aspens. *Canad. J. Bot.* 54: 2603–2607.
- LARCHER, W., 1994: *Ökophysiologie der Pflanzen*. 5. Aufl. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- LEHMANN, A., UND EBER, W., 1990: Zur Populationsbiologie von *Equisetum hiemale*. *Verh. Ges. Ökol.* 19/2: 44–53.
- LOVETT DOUST, L., 1981: Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *J. Ecol.* 69: 743–755.
- LOVETT DOUST, L., UND LOVETT DOUST, J., 1982: The battle strategies of plants. *New Scientist* 1313: 81–84.
- MAILLETTE, L., 1982: Structural dynamics of silver birch. I. The fates of buds. *J. Appl. Ecol.* 19: 203–218.
- MC INTYRE, G.I., 1970: Studies of bud development in the rhizome of *Agropyron repens*. I. The influence of temperature, light intensity, and bud position on the pattern of development. *Canad. J. Bot.* 48: 1903–1909.
- NOBLE, J.C., BELL, A.D., UND HARPER, J.L., 1979: The population biology of plants with clonal growth. I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. *J. Ecol.* 76: 983–1008.
- NOBLE, J.C., AND MARSHALL, C., 1983: The population biology of plants with clonal growth. II. The nutrient strategy and modular physiology of *Carex arenaria*. *J. Ecol.* 71: 865–877.
- OINONEN, E., 1967: The correlation between the size of Finnish bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) clones and certain periods of site history. *Acta forest. fenn.* 83: 1–51.
- PERSSON, H., 1975: Deciduous woodland at Andersby, eastern Sweden: fieldlayer and belowground production. *Acta phytogeogr. Suecica* 62.
- POSCHLOD, P., 1971: Diasporenbanken in Böden – Grundlagen und Bedeutung. In: B. Schmid und J. Stöcklin (eds.), *Populationsbiologie der Pflanzen*. Birkhäuser, Basel. pp. 15–35.
- PRÉVOST, M.F., 1967: Architecture de quelques Apocynacées ligneuses. *Mém. Soc. bot. Fr.* 114: 23–36.
- RICHARDS, A.J., 1990: The implications of reproductive versatility for the structure of grass populations. In: G.P. Chapman (ed.), *Reproductive versatility in grasses*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 131–153.
- SILVERTOWN, J., UND GORDON, D.M., 1989: A framework for plant behavior. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20: 349–366.
- SLADE, A.J., UND HUTCHINS, M.J., 1987: The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *J. Ecol.* 75: 95–112.
- SMALL, E., 1972: Photosynthetic rates in relation to nitrogen recycling as an adaptation to nutritional deficiency in peat bog plants. *Canad. J. Bot.* 50: 2227–2233.
- STÖCKLIN, J., 1992: Umwelt, Morphologie und Wachstumsmuster klonaler Pflanzen – eine Übersicht. *Bot. Helv.* 102: 3–21.
- STONER, W.A., MILLER, P.C. UND TIESZEN, L.L., 1978: A model of plant growth and phosphorus allocation for *DuPontia fisheri* in coastal wet-meadow tundra. In: L.L. Tieszen (ed.), *Vegetation and production ecology of an Alaskan arctic tundra*. *Ecol. Stud.* 29. Springer, Berlin, pp. 559–576.
- TIETEMA, T., 1980: Ecophysiology of the sand sedge *Carex arenaria* L. II. The distribution of <sup>14</sup>C assimilates. *Acta bot. Neerl.* 29: 165–178.
- TOMLINSON, P.B., 1982: Chance and design in the construction of plants. In: R. Sattler (ed.), *Axioms and principles of plant construction*. Martinus Nijhof/Dr. W. Junk Publ., Den Haag, pp. 162–183.
- TOMLINSON, P.B., UND GILL, A.M., 1973: Growth habit of tropical trees: some guiding principles. In: B.J. Meggers, E.S. Ayensu und W.D. Duckworth (eds.), *Tropical forest ecosystems in Africa and South America*. Smithsonian Inst., Washington, pp. 124–143.

- TROLL, W., 1935: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 1. Bd.: Vegetationsorgane. Gebrüder Bornträger, Berlin.
- URBANSKA, K.M., 1992: Populationsbiologie der Pflanzen. Gustav Fischer, Stuttgart.
- VASEK, F.C., 1980: Creosote bush: longlived clones in the Mohave desert. *Am. J. Bot.* 67: 246–255.
- WHITE, J., 1979: The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 109–145.
- WHITE, J., 1980: Demographic factors in populations of plants. In: O.T. Solbrig (ed.), *Demography and evolution in plant populations*. Bot. Monogr. 15. Blackwell Sci. Publ., Oxford. pp. 21–48.
- WHITE, J., 1984, Plant metamerism. In: R. Dirzo und J. Sarukhan (eds.), *Perspectives in plant population ecology*.

### **Adresse**

Wolfgang Eber  
Universität Oldenburg  
Fachbereich Biologie  
Ammerländer Heerstr. 114–118  
26111 Oldenburg

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [25\\_1996](#)

Autor(en)/Author(s): Eber Wolfgang

Artikel/Article: [Modularer Bau und klonales Wachstum bei krautigen Pflanzen 225-233](#)