

## Beobachtungen zur geophilen Überlebensstrategie bei *Anthriscus sylvestris* und *Aegopodium podagraria* (Apiaceae)<sup>1</sup>

Ina Sukkau & Norbert Pütz

**Zusammenfassung:** Die Entwicklung des unterirdischen Überdauerungssystems von *Anthriscus sylvestris* und *Aegopodium podagraria* wird, ausgehend von der Keimung, kontinuierlich als Bildsequenz dargestellt. Beide Arten entwickeln als primäres Überdauerungssystem eine Rübe. Während dieser Etablierung sind deutliche Kontraktionsphänomene erkennbar, wodurch die Innovationszone in den Boden hinein verlagert wird.

Zudem zeigen beide Arten eine Klonierung durch Ausbildung von Ramets (Tochterpflanzen) aus Seitenknospen. Diese Tochterpflanzen bilden bei *Anthriscus sylvestris* Sekundärrüben aus. *Aegopodium podagraria* durchläuft dagegen eine Kryptokorm-Metamorphose: Aus Seitenknospen entwickeln sich längere Sprossausläufer, die sich am Ende zu sprossbürtig bewurzelten, kurzen Vertikalrhizomen verdicken.

Unterirdische Systeme sind keineswegs nur statisch fixierte Speicherorgane. Es sind dynamische, komplexe Systeme, die im Sinne der Überdauerung, Klonierung und Ausbreitung funktionieren und damit die geophile Überlebensstrategie der Stauden ermöglichen.

**Summary:** Time lapse photography reveals the development of the underground systems of *Anthriscus sylvestris* and *Aegopodium podagraria*, beginning with diaspore germination. The primary survival strategy in both species is growth of a turnip. During the growth of this turnip, contraction phenomena occur, thus repositioning the innovation zone underground.

Also, both species exhibit a kind of cloning by forming ramets from lateral buds. Ramets of *Anthriscus sylvestris* form secondary turnips. On the other hand, *Aegopodium podagraria* shows a metamorphosis of the cryptocorm. Lateral buds grow out to underground runners, which elongate to several centimeters and thicken at the tip to short vertical rhizomes, which become rooted adventitiously.

However, these two examples are clear evidence that underground plant systems are dynamic and complex systems which ensure survival, cloning, and dispersal, thus providing a geophilous survival strategy in non-wooden perennials.

**Keywords:** cryptocorm, turnip, geophilous survival strategy, root contraction, Apiaceae, *Anthriscus sylvestris*, *Aegopodium podagraria*

Über die Hälfte der mitteleuropäischen Pflanzenarten gehören der Gruppe der Kryptophyten und Hemikryptophyten an (ELLENBERG 1996). Die Strukturanalyse der unterirdischen Systeme dieser 'geophilen Pflanzen' impliziert eine statische Lage der Speicherorgane im Erdboden, während die kausalen Untersuchungen generalisierend die Überdauerungsfunktion in den Vordergrund stellen. Diese Trennung ist allerdings willkürlich, denn die ökologischen Funktionen als Anpassungen an spezifische Lebensbedingungen sind immer auch an die spezifischen strukturellen Formen gebunden. Damit sind Form und Funktion eng miteinander verknüpft, und bilden eine spezifische Konstruktion (vgl. PÜTZ & SCHMIDT 1999). So sind die geophilen Systeme eben nicht statisch im Erdboden fixiert, sondern vielfältigen Veränderungen unterworfen, z.B. zur Positionierung der Innovationsknospen, zur Ausbildung des spezifischen Speichersystems, zur vegetativen Vermehrung (Klonierung) und Ausbreitung.

<sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. Hans A. Froebe zum 70. Geburtstag gewidmet.

Im konstruktionsbiologischen Sinne sind geophile Pflanzen als „Strategie zum Überleben“ definierbar: „Als geophile Pflanzen bezeichnet man unverholzte Pflanzen, die in ihrem Lebenszyklus zumindest eine ungünstige Lebensperiode als Überdauerungsform im Erdboden (geophil) überstehen“ (PÜTZ & LESKOVSEK 1999). Untersuchungen zu einer derartigen Überlebensstrategie müssen beim Sämling beginnen, denn es ist für die Pflanzen bereits überlebenswichtig, dass die Erneuerungsknospen spätestens bis zu Beginn der ersten vegetationsfeindlichen Periode im schützenden Erdboden positioniert werden.

Innerhalb der Familie der Apiaceae sind viele Arten mit geophilen Systemen bekannt, wobei sich die bisherigen Analysen zumeist an den adulten Speicherorganen orientierten, die nur zu einem Zeitpunkt im Laufe ihrer Entwicklung untersucht wurden (z.B. HEGI 1931, TROLL 1937, SOBOTIK 1982, KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1992). Häufig wird als Beschreibung „Grundachse“ (HEGI 1931, KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1992) gewählt, die allgemein für kompakte, am oder im Boden liegende, speichernde Sprossachsen mit variablen Wurzelanteilen steht. Eine konstruktionsbiologische Bearbeitung der unterirdischen Systeme ‚geophiler Pflanzen‘ innerhalb der Apiaceae erfolgte bislang kaum. Lediglich PÜTZ & SUKKAU (1995) zeigten anhand von Bildsequenzen kontinuierlich die Entwicklung des Fenchel-Keimlings *Foeniculum vulgare* (Apiaceae) bis zur Rübe und die Abwärtsbewegung der Innovationsknospen.

In der vorliegenden Arbeit wird daher an zwei ausgewählten Beispielen die kontinuierliche Entwicklung vom Sämling bis zur ersten Überdauerung vorgestellt. Diese konstruktionsbiologische Analyse sollte es ermöglichen, (1) den Organwert des Speicherbereiches, (2) die zeitabhängige Verlagerung der Innovationsknospen sowie (3) das Prinzip vegetativer Klonierung und Ausbreitung nachzuvollziehen.

## Material und Methoden

Diasporenmaterial von *Aegopodium podagraria* wurde an verschiedenen Wildstandorten in Aachen gesammelt. An den Standorten wurden zudem die adulten Individuen ausgegraben und untersucht. Verwendet wurde überdies Material des ehemaligen Botanischen Gartens Aachen. Diasporenmaterial von *Anthriscus sylvestris* wurde in Aachen und in Kall gesammelt.

Alle Merikarprien wurden (1) direkt ausgesät und (2) vier Wochen lang vor der Aussaat stratifiziert und anschließend ausgesät. Zur Stratifizierung wurden die Diasporen in mit Filterpapier ausgelegte Plastikpetrischalen (Durchmesser 13 cm) gleichmäßig verteilt, angefeuchtet und abdeckt. Nach 24 Stunden (Vorquellung) wurden die Behälter für 4 Wochen bei 4°C gelagert (nach HEROLD 1958, leicht verändert).

Alle Pflanzenarten wurden im Gewächshaus des Botanischen Institutes bzw. im Botanischen Garten der RWTH Aachen sowohl in Foto-Containern (vgl. PÜTZ 1993, 1998; PÜTZ & SUKKAU 1995) (H 19 cm, B 6,5 cm, L 17 cm), als auch in handelsüblichen Pflanzcontainern (20 x 15 x 15 cm, Fa. Asperg, Köln) ausgesät.

Die Mindesttemperatur zur Keimung betrug 12°C, anschließend tagsüber 18°C und nachts 14°C. An heißen Sommertagen wurde trotz Schattierung eine Maximaltemperatur von 35°C gemessen. Zusätzlich zum Sonnenlicht erhielten die Versuchspflanzen täglich 12 h eine Beleuchtung durch Osram-Lampen (Power-Star HQI-T 400 W/DH).

Als Standard-Erde wurde gesiebtes Sand/Lehm/Kompost - Gemisch (1:1:1) verwendet. Die Düngung erfolgte ab der 10. Woche nach der Keimung alle fünf Wochen mit Wuxal-Super der Fa. Aglukon, Düsseldorf (Anwendungskonzentration 0,2 %).

Bei der Aussaat wurde 2 cm neben das Saatgut eine Kontrollmarke (weißer Kunststoffstift, Durchmesser 2 mm, Länge 15 mm) plaziert. Der vertikale Abstand der Marke zur Pflanze verdeutlichte während der Versuchszeit die unterirdische Bewegung. Eventuelle Erdbewegungen, z.B. Sackungen, konnten dadurch die späteren Messungen nicht verfälschen. Die Merikarprien (zwei pro Topf) wurden mit trockenem Sand 1 cm übersiebt und dann angegossen. Bis zum Keimungsbeginn wurden die Container mit transparenten Abdeckhauben (Höhe 15 cm, Breite 40 cm, Länge 60 cm) bedeckt.

An beiden Arten wurden Bewegungsstudien durchgeführt, indem diese regelmäßig von der Seite freigegeben wurden (time lapse photographs: PÜTZ 1993, 1996, 1998). Die Zeitintervalle wurden artspezifisch ausgewählt. Die fotografische Dokumentation (Tamron Macro-Linse 1:2,5 / 90 mm; Olympus OM-2, Blende 16, Zeitautomatik; Agfa-pan APX 25) erfolgte mit Stativ (GIZO, Gilux reporter), um einen einheitlichen Abstand zum Versuchsobjekt einzuhalten.

## Ergebnisse

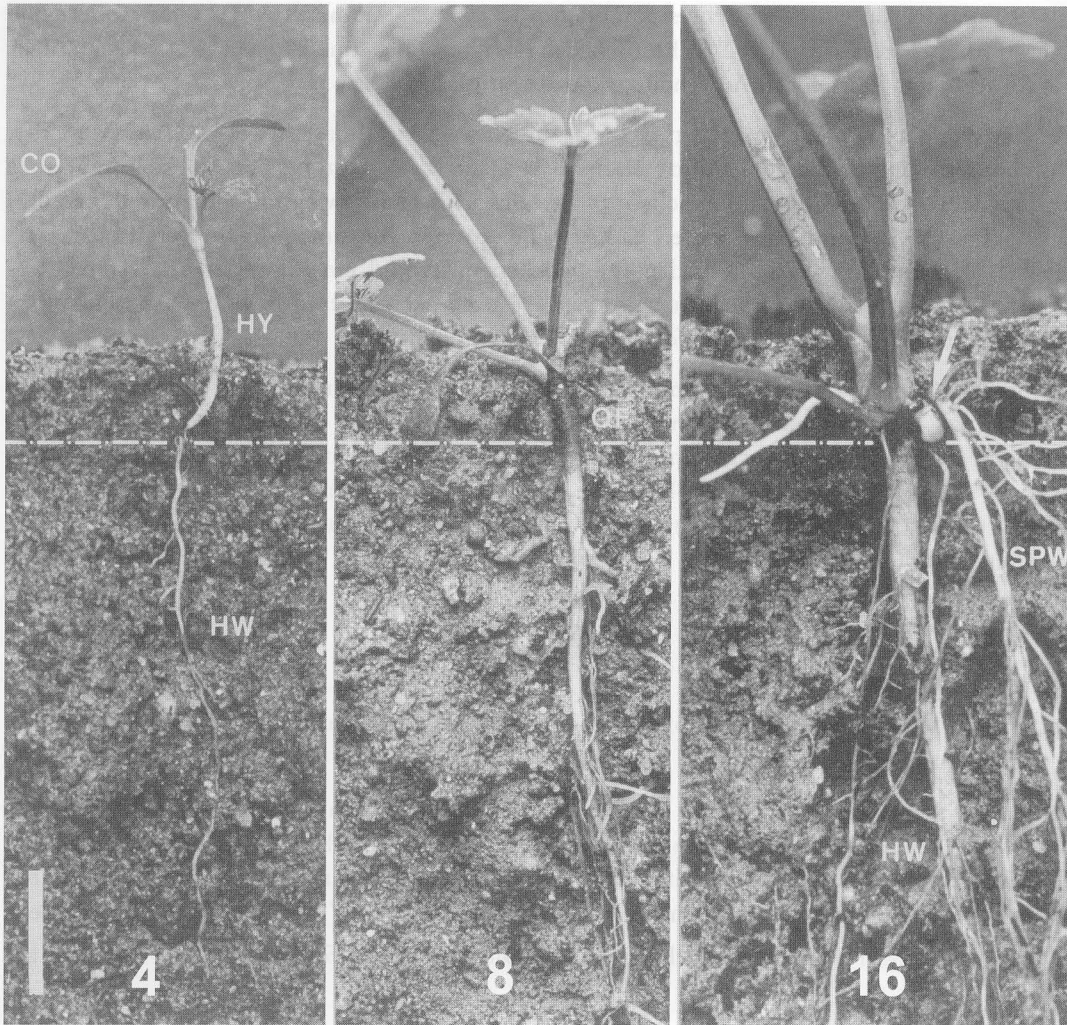
Zur Keimung war bei *Anthriscus sylvestris* die Vorbehandlung der Merikarprien mit Kälte notwendig, wobei einige Merikarprien bereits innerhalb der Stratifikationsphase bei 4°C mit dem Keimvorgang begannen.

Saatgut von *Aegopodium podagraria* konnte mit der oben erwähnten Stratifizierungsmethode nicht zum Keimen gebracht werden. Verlängerter Kälteeinfluss bis zu zehn Wochen brachte ebenfalls keinen Erfolg. Das frisch geerntete Saatgut wurde dann versuchsweise in Pflanzcontainern im Herbst ins Freiland gestellt. Im folgenden Winter betrug die Außentemperaturen mehrere Wochen nachts ca. -5°C. Die Keimung erfolgte darauf im Frühjahr bei Temperaturen von 5°-8°C.

Bewegungsreihen in Form von Bildsequenzen beider Arten dokumentieren die vollständige Entwicklung vom Sämling bis zum Kryptokorm (vgl. Tafeln 1 und 2), wobei sich die Angabe des Untersuchungszeitpunktes am unteren Rand jedes Einzelbildes befindet und damit zugleich das Alter der Pflanze in Wochen nach der Keimung wiedergibt. Das Aussaatniveau ist durch eine Strich-Punktlinie hervorgehoben.

### *Aegopodium podagraria* L. (Giersch)

Das erste Bild der Bewegungsreihe als Zeitrafferaufnahme (Tafel 1) zeigt den Keimling 4 Wochen nach der Keimung. Der Vegetationskegel des Keimlings befindet sich innerhalb der verwachsenen Blattbasen der Cotyledonen (CO) und liegt 8 mm über dem Erdboden. Der Wurzelhals befindet sich auf der Höhe der Aussaat. Bis zur 8. Woche hat sich eine dreiblättrige Rosette an der Erdoberfläche gebildet. Unterhalb der Ansatzstelle der Keimblätter ist der Wurzelhalsbereich verdickt und zeigt Querfalten (QF). Der Vegetationskegel verlagerte sich innerhalb der vergangenen 4 Wochen 10 mm in Richtung Boden. 16 Wochen nach der Keimung haben sich sprossbürtige Wurzeln gebildet (SPW), die Rosette ist um weitere 3 mm in den Boden verschoben. Der erste Ausläufer (1 cm lang) bildet sich nach 20 Wochen, 4



Wochen zuvor war er bereits als Seitenknospe angelegt (Pfeil). Die rosettentragende Hauptwurzel (HW) von *Aegopodium podagraria* ist weiter zur Rübe verdickt und weist eine leichte Stauchung infolge des weiter stattfindenden Wurzelzuges auf, der jetzt von den sprossbürtigen Wurzeln übernommen wird. 24 Wochen nach der Keimung ist die Primärwurzel weiter gekrümmt.

Die gesamte Kontraktion beträgt bis zur 24. Woche 20 mm, die daraus resultierende Bodentiefe 12 mm. Zwei Ausläufer (AL) sind inzwischen soweit entwickelt, dass das erste Laubblatt in Spreite, Stiel und Blattgrund unterteilt ist. Die Wuchsrichtung dieser jungen, unterirdischen Seitensprosse geht steil in den Boden hinein.

Es sind zwei besonders aktive Bereiche des Kontraktionsvorganges beobachtbar. Innerhalb der ersten 7 Wochen wird der durch die Hypocotylstreckung über die Erdoberfläche positionierte Vegetationskegel wieder in das Substrat verlagert. Erst ab der 15. Woche nach der Keimung wird der Sprosspol erneut tiefer verlagert, bis er nach 21 Wochen eine stabile Tiefenlage erreicht, die auch 24 Wochen nach der Keimung weiter beibehalten wird.

Die adulte Pflanze, ausgegraben am Wildstandort, zeigt eine zerfaserte Basis des vorjährigen Blühtriebes und trägt zum Ausgrabungszeitpunkt im Juli keine Blüte. Aus dem



Tafel 1: Bewegungsreihe von *Aegopodium podagraria*. AL Ausläufer, CO Cotyledo, QF Querfalten, SPW sprossbürtige Wurzel, HW Hauptwurzel, HY Hypocotyl. Die strichpunktiierte Linie markiert das Aussaatniveau, die Zahlen am unteren Rand der Einzelbilder geben die Anzahl der Wochen nach der Keimung an. (Balken: 1 cm).

unterirdischen Überdauerungsorgan entspringen 8 Ausläufer. Der mit Blattnarben und Querfalten besetzte Speicher besteht nur aus Spross und wird daher von TROLL (1937) als Vertikalrhizom bezeichnet. Die jeweils 30–40 cm langen Ausläufer, die sich 5–15 cm unter der Oberfläche befanden, besitzen 4–5 Internodien mit jeweils 4–8 cm Länge. Sprossbürtige Wurzeln inserieren immer an den Knoten, die mit jeweils einem Schuppenblatt besetzt sind. Die in der Bewegungsreihe nachgewiesene Rübe bildet sich also nur während der Keimlingsentwicklung in der ersten Vegetationsperiode. Die Kryptokorm-Abbildung bei HEGI (1931) deutet damit ebenfalls auf eine aus Samen entstandene Pflanze hin, da die mit Querfalten besetzte Wurzel zur Rübe verdickt ist.

Der Vegetationskegel der Ausläufer mit weiteren Blattanlagen ist von dem scheidigen Blattgrund eines Laubblattes, dessen Blattränder sich überlappen, umhüllt (Abb. 1). Durch den an der Ausläuferspitze hakig gekümmten Blattstiel liegt die gefaltete Lamina eng am Unterblatt. Beim Durchdringen des Erdreiches fungiert

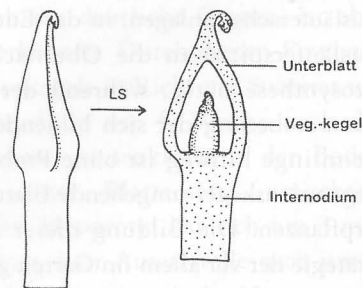
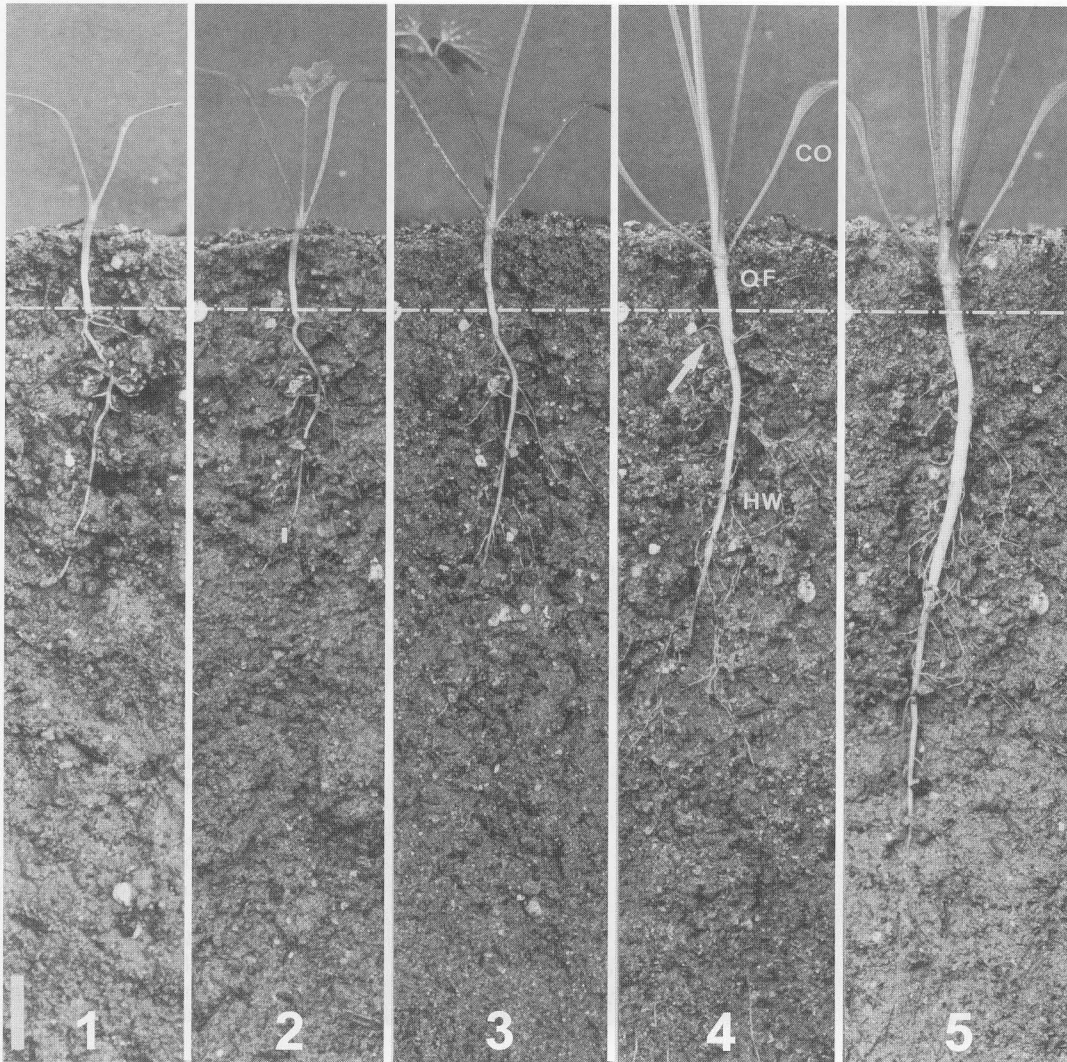


Abbildung 1: Terminalknospe eines Ausläufers von *Aegopodium podagraria*.





der Blattgrund und -stiel als verlängerter Bohrer. HEGI (1931) beschreibt die Terminalkospen der Ausläufer als „... Spitzen, die durch Niederblätter (Scheidenteil mit verkümmerte Spreite) beim Vordringen im Boden geschützt sind.“ Die Untersuchungen zeigen aber, dass der zunächst in Anlage verbleibende Stiel- und Spreitenbereich nicht verkümmert ist, sondern auswachsen kann. So sind die Blattspreiten der Ausläufer (AL) im letzten Stadium der Bewegungsreihe von *Aegopodium podagraria* (Tafel 1), die zum Zeitpunkt der Freilegung an der Ausläuferachse anlagen, in der Entwicklung fortgeschritten. Beim endgültigen Durchbruch der Ausläuferspitze an die Oberfläche ist daher nur ein Aufklappen der Spreite zur Eigenfotosynthese nötig, während der Vegetationskegel geschützt im Erdboden verbleibt. Die Raumeroberung der sich bildenden Tochterpflanze über dort bereits siedelnde Pflanzen oder Keimlinge hinweg ist ohne Probleme möglich. Zusätzlich zur Schutzfunktion hat das den Vegetationskegel umgebende Blatt also auch noch die Funktion der Etablierung weiterer Tochterpflanzen. Die Bildung dieser „Etablierungsblätter“ trägt zur erfolgreichen Ausbreitungsstrategie der vor allem im Garten gefürchteten Pflanze bei.



Tafel 2: Bewegungsreihe von *Anthriscus sylvestris*: CO Cotyledo, QF Querfalten, HW Hauptwurzel. Die strichpunktiierte Linie markiert das Aussaatniveau, die Zahlen am unteren Rand der Einzelbilder geben die Anzahl der Wochen nach der Keimung an. (Balken: 1 cm).

*Anthriscus sylvestris* Hoffm. (Wiesen-Kerbel)

Die Bewegungsreihe (Tafel 2) zeigt einen Keimling 1 Woche nach der Keimung. Das Hypocotyl ist 12 mm lang und erstreckt sich 2 mm über den Erdboden. Die Cotyledonen (CO) sind an ihrer Basis verwachsen und schützen den Vegetationskegel. Der auf Saatniveau liegende Wurzelhals besitzt mehrere Grenzwurzeln und die dünne Hauptwurzel setzt sich sichtbar vom kräftigeren Hypocotyl ab. Bis zur 3. Woche verwischt sich die deutliche Grenze, ist aber immer noch durch die dünn bleibenden Grenzwurzeln zu erkennen. Durch diesen Fixpunkt läßt sich auch feststellen, dass die Verlagerung des Vegetationskegels in Richtung Substrat um 1 mm durch die Verkürzung des Hypocotyls vollzogen wird. In der 4. Woche nach der Keimung ist die anfangs gewundene Radikula gestrafft, so dass eine senkrecht in den Boden wachsende Wurzel (HW) entstanden ist. Der von einer Blattrosette umgebene Vegetationskegel befindet sich nun an der Erdoberfläche. Das Hypocotyl hat sich um 3 mm verkürzt und zeigt Querfalten (QF). Die Grenzwurzeln sind an ihrer Ansatzstelle nach unten verbogen (Pfeil), da sich bis zu dieser 4. Woche neben dem Hypocotyl auch die Hauptwurzel um 3 mm verkürzt hat. Der Vegetationskegel wurde innerhalb von 3 Wochen insgesamt um

6 mm in Richtung Boden verlagert. Bei der 5 Wochen alten Jungpflanze beträgt die Länge des Hypocotyls noch 8 mm (39% Verkürzung im Vergleich zur ersten Messung), die gesamte Kontraktionsstrecke bemisst 8 mm. Der Wurzelkopf ist ebenso verdickt wie die Rosettenbasis, so dass oberirdische Teil der Pflanze dadurch ohne Widerstand in das Substrat hinein verlagert werden kann. Der Vegetationskegel der 6 Wochen alten Rübe liegt auf Saatniveau, Grenzwurzeln sind in diesem Stadium nicht mehr zu erkennen. Bis zur 24. Woche ist die Kontraktion so weit fortgeschritten, dass die Sprossbasis sich jetzt 33 mm im Boden befindet. Das rübenförmige Kryptokorm ist gleichmäßig verdickt und besitzt im sprossnahen Teil ausgeprägte Querfalten (QF).

Um die gut entwickelten Seitenknospen sichtbar zu machen, wurden bei der Freilegung der unterirdischen Speicherorgane die äußeren, bereits abgestorbenen Blattbasen entfernt. Diese Knospen bilden noch innerhalb des ersten Jahres jeweils eine oder zwei sprossbürtige Wurzeln, die sich in der weiteren Entwicklung rübenähnlich verdicken. Am Versuchsende nach 50 Wochen liegt die vom Spross ausgehende Verbindung von Mutter- zur Tochterpflanze, die von TROLL (1937) als Ausläufer und von SOBOTIK (1982) als Hypopodium bezeichnet wird, 48 mm im Boden (Pfeil). Die Tochterpflanzen (Ramets) sind in diesem Stadium halb so kräftig wie die Mutterpflanze. Die Insertionsstelle der vorhandenen Rosettenblätter befindet sich in 20 mm Tiefe. Dieses letzte Stadium der Bewegungsreihe zeigt, wie schwierig es ist, anhand des Kryptokormhabitus zu bestimmen, welche Organe zu welchen Anteilen in das Überdauerungsorgan miteinbezogen wurden. Die Tochterpflanzen, die nachweislich aus Seitenknospen des Sprosses und sprossbürtigen Wurzeln entstehen, befinden sich zu Beginn der Ruheperiode nicht mehr am Kryptokormkopf, sondern im mittleren Rübenbereich der Mutterpflanze, der bei oberflächlicher Betrachtung eher zur Wurzelzone gerechnet wird.

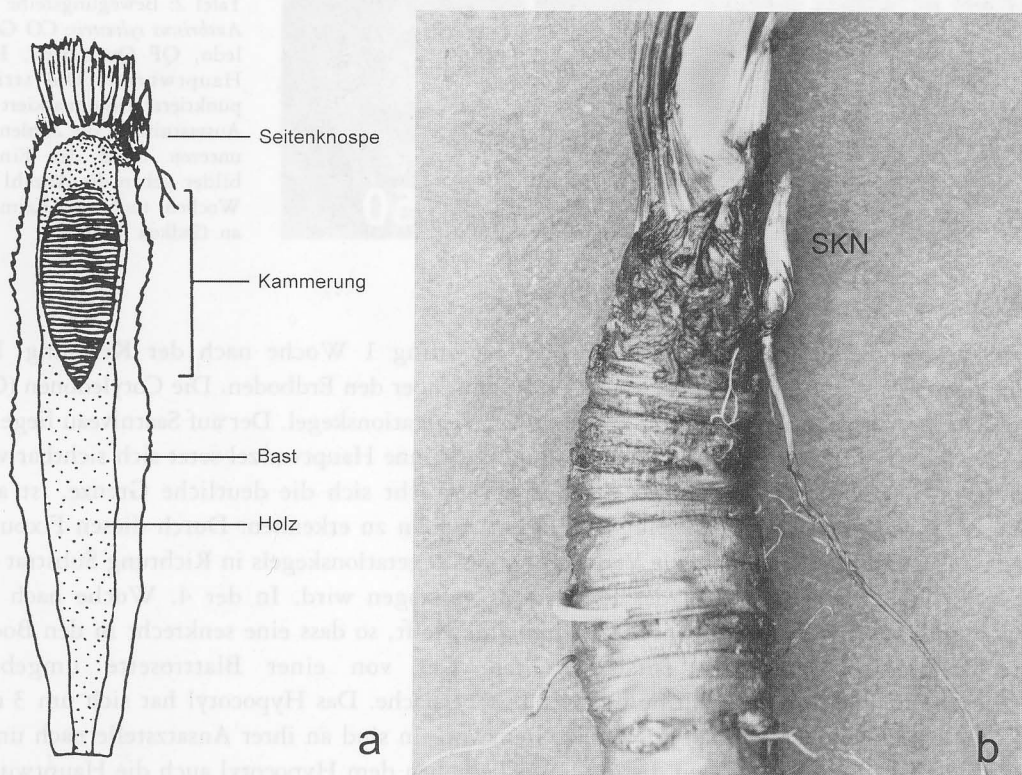


Abbildung 2: *Antbriscus sylvestris*. a) schematischer Längsschnitt eines gekammertes Kryptokorms. b) Rübe mit bewurzelter Seitenknospe (SKN).



Es ist möglich, bei *Anthriscus sylvestris* anhand eines Längsschnittes einer sechs Monate alten Rübe (Abb. 2a) den Anteil des Sprosses zu bestimmen. Die Kammerung innerhalb des Blattnarbenbereiches entsteht durch die Auflösung des internodialen Markes (TROLL 1937). Die zurückbleibenden Nodien-Stege legen sich fächerartig eng übereinander. Dadurch lässt sich eindeutig feststellen, dass 50% des Speicherorganes aus Sprossbereich besteht.

Der Kryptophyt, der im 2. Jahr zur Blüte kommt und gewöhnlich danach abstirbt, kann sich durch Seitenknospen erneuern (HEGI 1931). Einige Tochterpflanzen bleiben, obwohl sie schon in der Lage sind, sich eigenständig zu ernähren, mit der Mutterpflanze weiterhin verbunden. Die vegetative Ausbreitung durch die Ramets bleibt durch den äußerst kurzen Ausläufer räumlich eng begrenzt. Nach dem Abwurf der Früchte im August oder September zieht der Pflanzenkomplex die oberirdischen Teile ein. Im Herbst bilden sich aus den Ramets neue, den Winter überdauernde Blattrossetten am Erdboden.

KORSMO (1930) beschreibt erstmals das Auftreten dieser Tochterpflanzen. Nach seinen damaligen Beobachtungen bildeten sich am Hypocotyl der Mutterpflanze wenige Millimeter lange Adventivsprosse, an deren Ende sich eine Knospe mit sprossbürtigen Wurzeln befand. SOBOTIK (1982) bezeichnet die kurzen Ausläufer als „waagrecht von der Mutterachse austretenden Grundachsenzweige“ und gibt ihre Länge mit 0,5–10 mm an. Bis zu 30 blühende, miteinander verbundene Ramets sind bei KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1992) beschrieben. Die Tochterpflanzen bilden ihrerseits wiederum bewurzelte Seitenknospen. TROLL (1937) unterscheidet habituell bei *Anthriscus sylvestris* die vegetativ entstandenen Jungpflanzen von denen, die sich aus Keimlingen entwickelt haben. Nach seiner Auffassung bilden sich immer 2 sprossbürtige Wurzeln an einer Seitenknospe. Die in der Natur gefundenen Exemplare und auch die Beobachtungen von KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1992) zeigten aber in etwa gleicher Anzahl auch Tochterpflanzen mit nur einer sprossbürtigen Wurzel (Abb. 2b). Der Habitus dieser adulten Ramets unterscheidet sich nicht mehr von „echten“ Rüben, deren Speicher zum großen Teil von der Primärwurzel gebildet wird.

## Diskussion

**Bewegung:** Durch die Untersuchungsmethode zur Erstellung der Bildsequenzen werden die Pflanzen im unterirdischen Bereich für jedes Einzelbild freigelegt. Es besteht durch diese regelmäßige mechanische Störung und Belichtung die Gefahr, dass bei den sich bildenden Speicherorganen Beeinträchtigungen im Wuchsverhalten auftreten. Die in Containern kultivierten Kontrollpflanzen, die keiner derartigen Behandlung unterzogen wurden, zeigen im Vergleich zu den Versuchspflanzen keine Abweichung in der Ausbildung des Überdauerungsorgans. Die Methode ist daher geeignet, die Etablierung von Pflanzen durch Sämlinge kontinuierlich darzustellen.

Auffallend bei dieser Etablierung ist zunächst die Straffung der Primärwurzel innerhalb der ersten Wochen. Seit den Untersuchungen durch SACHS (1873) über das Wurzelwachstum ist bekannt, dass die Wurzelspitze durch den dahinterliegenden Streckungsbereich in die Lücken der Bodenpartikel hineingedrückt wird. Dadurch verläuft die Hauptwurzel von Keimlingen zunächst geschlängelt. Die Primärwurzel von *Anthriscus* zeigt in der ersten Woche einen gekrümmten Verlauf. Schon sieben Tage später verläuft die Wurzel geradliniger in den Boden hinein, nach einer weiteren Woche wirkt sie wie unter Spannung. Dieses interessante Phänomen ist bei Wurzeln vieler anderer Arten beobachtbar. Oftmals bewirkt die Wurzelkontraktion indes nicht nur eine Straffung der Wurzel, sondern ermöglicht z.T. erstaunliche unterirdische Bewegungsphänomene.

Die hier vorgestellten Arten der Apiaceae zeigten im Laufe ihrer Entwicklung eine Verlagerung des Vegetationskegel durch zugaktive Organe in Richtung Boden. Hierbei zeigen die Individuen von *Anthriscus sylvestris* überaus starke Bewegungen mit 50 mm. *Peucedanum altissimum* und *Meum athamanticum* zeigen vergleichbare Bewegungsstrecken mit 45 mm (unveröffentlicht).

Kryptokorme von *Aegopodium podagraria* finden sich im Bereich von etwa 10 mm Bodentiefe. Ähnliche Tiefenlagen sind bei weiteren Pflanzen mit Vertikalrhizom beobachtbar, z.B. bei *Cicuta virosa* (unveröffentlicht).

Die Quantität derartiger Verkürzungen hängt u.a. von der Richtung und Anordnung der zugaktiven Wurzeln und der Substratverdichtung ab (RIMBACH 1898). Experimente zur quantitativen Erfassung der kontrahierten Strecke (FROEBE & PÜTZ 1988) zeigen, dass Faktoren wie die Substratzusammensetzung, der Wassergehalt des Bodens und die Form und Größe des zu verlagernden Körpers ebenfalls großen Einfluss auf die im Boden erfolgende Bewegung haben. Daher läßt sich keine absolute Tiefenlage eines Kryptokorms festsetzen. Die Verlagerung variiert intraspezifisch in gewissen Grenzen von Pflanze zu Pflanze. Schon die Ausbildung einer kräftigen Seitenwurzel kann die Abwärtsbewegung behindern. Dennoch lassen sich die gemessenen Bodentiefen und der Verlauf der unterirdisch erfolgten Bewegung tendentiell bewerten. GALIL (1980) spricht daher von der für jede Pflanzenart typischen „physiologischen“ Tiefenlage, die je nach Beeinflussung der oben genannten Faktoren angenommen wird.

**Kryptokorme:** Umweltbedingte Einflüsse bestimmen nicht nur die endgültige Tiefenlage, sondern auch bis zu einem gewissen Ausmaß den Typus des unterirdischen Speicherorgans. Der Einfluss von Bodenfeuchte oder Störungen auf den Kryptokorm-Typ findet sich bei WEHSARG (1935). Besonders Rübenpflanzen variieren unter Nässeinfluss ihre Ausprägung. So kann an feuchten Standorten die Rübe mehr oder minder plagiotrop wachsen, zudem entwickelt sich oft ein orthotroper Rübenkopf. Unter Einfluss von Staunässe konnte WEHSARG (1935) schließlich beobachten, dass der distale Bereich der Hauptwurzel relativ früh in der Entwicklungsphase abstirbt. Dann bewurzelt sich der Sprossabschnitt sprossbürtig, und anstelle einer Rübe liegt ein Vertikalrhizom vor.

Regelmäßige Beweidung oder Mahd tragen ebenfalls zur Formveränderung bei. „Geschieht das Abmähen des Blütenstengels vor oder zu Beginn der Blüte, so dass die Reservestoffe nicht vollständig verbraucht sind, so brechen aus Achselknospen neue Seitentriebe hervor, die sich wieder bewurzeln, und die Pflanze wird mehrjährig. Durch das Abmähen oder Abweiden auf feuchteren Wiesen können überhaupt zweijährige Kräuter zu mehrjährigen werden“ (WEHSARG 1935: 63). Vergleichbare Modifikationen des Speicherorgans in Bezug auf den Säuregehalt des Bodens beschreibt ELLENBERG (1996) bei *Phyteuma spicatum*. Danach verläuft bei pH 4–6 (als Jahresmittelwert im Oberboden) die Hauptwurzel des rübenartigen Speicherorgans flach in 5–10 cm Tiefe. Ab pH 6,3 sitzt das Kryptokorm in ganzer Länge senkrecht im Substrat.

Derartige Beschreibungen machen deutlich, dass es nötig ist, durch geeignete Versuche die mögliche Variationsbreite zu erfassen und auf bestimmte Standortbedingungen zu beziehen. Damit könnte man bereits nur anhand der morphologischen Analyse eines Kryptokorms auf die am Entnahmeort vorherrschenden Bodenverhältnisse schließen. Die Ausprägungen der Speicherorgane erhalten damit Zeigerfunktion.

Aber auch die mehrjährige Entwicklung eines Kryptokorms kann verschiedene Metamorphosen umfassen. Bildet sich innerhalb der ersten Vegetationsperiode eine Rübe, kann bei manchen Arten in den Folgejahren die Entwicklung zum Rhizom erfolgen. So bildet etwa

*Peucedanum ostruthium* am Ende der ersten Vegetationsperiode als Kryptokorm eine typische Rübe (unveröffentlicht). Mehrere Jahre alte Kryptokorme dieser Pflanzenart werden von DRUDE (1898), HEGI (1931) und ROTHMALER (1987) übereinstimmend als Rhizom bezeichnet, da die Hauptwurzel abstirbt und an den verdickten, unterirdischen Sprossbereichen dünne sprossbürtige Wurzeln gebildet werden.

Insgesamt lassen sich Rhizome und Vertikalrhizome mühelos von einer Ausgangsform Rübe ableiten. Bei *Aegopodium podagraria* (Tafel 1) bildet sich regelhaft noch innerhalb der ersten Vegetationsperiode aus einer rübenartigen Jungpflanze durch sprossbürtige Bewurzelung ein Vertikalrhizom. Diese regelhafte Kryptokorm-Metamorphose macht *Aegopodium podagraria* gleichzeitig ökologisch sehr anpassungsfähig.

**Ökologie:** Neben der eigentlichen Überdauerungsfunktion, die den Speicher- und Innovationsbereich umfasst, werden weitergehende Funktionen der Kryptokorme wie subterrane Mobilität, Klonierung und Ausbreitung angeführt (PÜTZ 1996). Bei der Aufstellung verschiedener „Lebensstrategien“ (FREY & HENSEN 1995; FREY 2000) wird versucht, zumindest die Klonierung und die Ausbreitung bei der Klassifizierung mit einzubeziehen. LESKOVSEK (1998) bezeichnet diese unterirdischen Systeme als multifunktional, und diese autökologische Einschätzung wird auch bei unseren beiden Beispielen deutlich. *Aegopodium podagraria* bildet bewurzelte Seitensprosse, die sich in der weitergehenden Entwicklung von der Mutterpflanze separieren. Diese zunächst durch Kontraktionsmechanismen in den Boden verlagerte Seitenknospen tragen in ganz unterschiedlichem Ausmaß zur Ausbreitung der Art bei. Die 30–40 cm langen Ausläufer von *Aegopodium podagraria* (vgl. Tafel 1) bewirken eine Ausbreitung über große Distanz. Diese laterale Ausbreitung durch Dividuenbildung des „Guerilla-Typs“ (STÖCKLIN 1992) ist ökologisch von Vorteil, da heterogen im Siedlungsraum verteilte Nährstoffe und Wasser erfolgreicher erschlossen werden können (FREY & LÖSCH 1998). Das Mortalitätsrisiko, das besonders auf Extremstandorten anwächst, bleibt relativ klein, da die einzelnen Ramets bis zur endgültigen Etablierung mit der Mutterpflanze verbunden bleiben.

Auch *Anthriscus sylvestris* bildet im engsten Raum bewurzelte Seitenknospen, die sich nachträglich separieren. Die sprossbürtigen Wurzeln verdicken sich im Laufe der Entwicklung rübenartig und tragen Blattrosetten. Die so entstandene Tochterpflanze bleibt für unbestimmte Zeit, spätestens bis zum Tod der Mutterpflanze mit dieser über einen ca. 1 mm langen Ausläufer verbunden (KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1992). Diese Phalanx-Strategie (STÖCKLIN 1992) gewährleistet, dass der einmal erreichte, günstige Standort gesichert wird.

**Problembegriff „Rübe“?** Die vergleichende Darstellung der Rüben (z.B. TROLL 1937: 2610, TROLL 1954: 241) definiert als wesentlichen Bestandteil die speichernde Primärwurzel (Hauptwurzel). Am adulten Kryptokorm ist dies allerdings oft nicht zweifelsfrei feststellbar. Probleme treten z.B. bei den vegetativen Vermehrungseinheiten von *Anthriscus sylvestris* auf. Die aus Seitenknospen gebildeten Ramets sehen aus wie die Mutterpflanze und sind im adulten Zustand auch funktional nicht mehr von einer „echten“ Rübe zu unterscheiden. Analog zu den Zwiebeln ist es naheliegend und sinnvoll, die „rübenförmigen“ Tochterpflanzen als „Tochterrüben“ oder „Sekundärrüben“ zu bezeichnen (ganz allgemein: „Reiter“ oder „Kindel“, SOBOTIK 1982, KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1992).

Dann aber ist es notwendig, den Begriff „Rübe“ allgemeiner zu definieren: Rüben sind alle Kryptokorme bei geophilen Pflanzen, die aus einem speichernden Wurzelabschnitt (Primärwurzel, sprossbürtige Wurzel) und einem speichernden, innovierenden Achsenabschnitt (zumindest Hypokotyl und Cotyledonarknoten) zusammengesetzt sind.

## Literatur

- DRUDE, O. (1898): Umbelliferae. – In: ENGLER, A. & PRANTL, K. (Hrsg.): Die natürlichen Pflanzenfamilien. Bd. III(8): 63–250. – Leipzig: Engelmann.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. – Stuttgart: Ulmer.
- FREY, W. (2000): Life strategies as a basis for functional characterization of plant species and plant communities: a case study. – Z. Ökologie u. Naturschutz 9: 35–41.
- FREY, W. & HENSEN, I. (1995): Lebensstrategien bei Pflanzen: ein Klassifizierungsvorschlag. – Bot. Jahrb. Syst. 117: 187–209.
- FREY, W. & LÖSCH, R. (1998): Lehrbuch der Geobotanik. Pflanze und Vegetation in Raum und Zeit. – Stuttgart: Fischer.
- FROEBE, H. A. & PÜTZ, N. (1988): Orientierende Versuche zur Verlagerung pflanzlicher Organe im Erdboden durch definierte Kräfte. – Beitr. Biol. Pfl. 63: 81–100.
- GALIL, J. (1980): Kinetics of bulbous plants. – Endeavour 5: 15–20.
- HEGI, G. (1931): Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Bd. 5, Teil 2. – München: Hanser.
- HEROLD, J. (1958): Grundlagen erfolgreicher Pflanzenkultur im Gartenbau. – München: Bayrischer Landwirtschaftsverlag.
- KORSMO, E. (1930): Unkräuter im Ackerbau der Neuzeit. – Berlin: Springer.
- KUTSCHERA, L. & LICHTENEGGER, E. (1992): Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. Bd. 2, Teil 1. – Stuttgart: Fischer.
- LESKOVSEK, C. (1998): Geophile Überdauerungspflanzen („Stauden“). Orientierende Literaturrecherche zur Abgrenzung und Darstellung einer speziellen Ökologie. – Examensarbeit: Bot. Institut, RWTH Aachen.
- PÜTZ, N. (1993): Underground plant movement. I. The bulb of *Notoboscordum inodorum* (Alliaceae). – Bot. Acta 106: 338–343.
- PÜTZ, N. (1996): Underground plant movement. III. The corm of *Sauromatum guttatum* (Wall.) Schott (Araceae). – Flora 191: 275–282.
- PÜTZ, N. (1998): Underground plant movement V. Contractile root tubers and their importance to the mobility of *Hemerocallis fulva* L. – Int. J. Plant Sci. 159: 23–30.
- PÜTZ, N. & LESKOVSEK, C. (1999): 'Geophyten' und die Funktionen ihrer geophilen Systeme. – PdN-Biologie 3/48: 1–12.
- PÜTZ, N. & SCHMIDT, K. A. (1999): 'Underground plant mobility' and 'dispersal of diaspores'. Two exemplary case studies for useful examinations of functional morphology (plant construction). – Syst. Geogr. Plants 68: 39–50.
- PÜTZ, N. & SUKKAU, I. (1995): Comparative examination of the moving process in monocot and dicot seedlings using the example *Lapeirousia laxa* (Iridaceae) and *Foeniculum vulgare* (Apiaceae). – Feddes Repert. 106: 475–481.
- RIMBACH, A. (1898): Die kontraktile Wurzeln und ihre Thätigkeit. – Beitr. zur wissenschaftl. Bot. 2: 1–26.
- ROTHMALER, W. (1987): Exkursionsflora, Bd. 3: Atlas der Gefäßpflanzen. – Berlin: Volk und Wissen.
- SACHS, J. (1873): Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. – Arb. Bot. Inst. Würzburg 3: 385–477, 584–634.
- SOBOTIK, M. (1982): Ökologische, morphologische und anatomische Untersuchungen am Beispiel einiger Apiaceae. – Dissertation: Universität Salzburg.
- STÖCKLIN, J. (1992): Umwelt, Morphologie und Wachstumsmuster klonaler Pflanzen. – Bot. Helv. 102: 3–21.
- TROLL, W. (1937): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 1. Band: Vegetationsorgane, Teil 1. – Berlin: Gebrüder Bornträger [Nachdruck: Koeltz, Koenigstein (1967)].
- TROLL, W. (1954): Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Erster Teil: Der vegetative Aufbau. – Jena: Fischer [Nachdruck: Koeltz, Koenigstein (1973)].
- WEHSARG, O. (1935): Wiesenunkräuter. – Berlin: Reichsnährstand Verlags-GmbH.



Anschriften der Verfasser:

Dipl.-Biol. Ina Sukkau  
Melatenerstraße 89  
D-52074 Aachen  
Deutschland

Univ.-Prof. Dr. Norbert Pütz  
Institut für Naturschutz und Umweltbildung  
Biologie (Schwerpunkt Botanik) und ihre Didaktik  
Hochschule Vechta  
Driverstraße 22  
D-49377 Vechta  
Deutschland  
E-Mail: [Norbert.Puetz@uni-vechta.de](mailto:Norbert.Puetz@uni-vechta.de)