Schriftenreihe für Vegetationskunde	H. 38	2002	93–118	Bundesamt für Naturschutz, Bonn

Morphologie der vegetativen Organe (außer Blätter)

ANSELM KRUMBIEGEL

Summary: Morphology of vegetative organs (except leaves)

This data base is the first one which deals with vegetative morphological characters on a large scale compared with other biological and ecological data bases. On the one hand this is absolutely necessary because of the large number of vegetative characters which can be used to compare single species. On the other hand however it was necessary to select only ecologically relevant characters from a wide range of possible features.

A fundamental prerequisite for comparison is to use characters of the same level, that is to consider only one criterion. This would mean for instance not comparing growth form with life form characters or the latter ones with life-span as this would cause uncertain results. This principle is hardly regarded and fundamental problems consequently occur when using data bases. Some of the principle problems are as follows:

The characters are systematised in too much detail, i.e. too many characters are regarded leading to confusion. The data are too superficial, i.e. the characters are too simplified or summarised. Different characters are equated which do not belong to the same „comparison level“, such as degree of lignification and number of reproductive phases during the individual cycle. Further problems result from the use of subjective criteria, such as large-small, thick-thin, high-low. Even the definition of class sizes is not always sufficient, especially if a species is to be grouped into one class only, regardless of its high plasticity. Another source of uncertainty is the mingling of morphological characters (e.g. growth form) with nonmorphological ones (e.g. life-span) or with „indirect“ morphological characters, such as the phenological growth form system of BARKMAN (1988,1990).

Although the afore-mentioned problems will not be of true interest in many cases several fundamental criteria should be considered to guarantee a wide range of application, independent of purpose. To cope with these demands the present data base contains easily distinguishable characters, objective i.e. stable characters, and all character categories can be freely combined with each other.

The data of vegetative morphology are mainly based on literature. A major source are morphological studies in the stricter sense including many degree dissertations and PhD theses. Unfortunately the number of morphologically well investigated species is low and detailed information about growth forms and vegetative morphology on many taxa are completely lacking in many cases. Further information sources were ecological papers giving more or less detailed morphological information about one or several species. This applies to among others information given in the „Biological Flora of the British Isles“ (Journal of Ecology 1943 ff.) and the „Biology of Canadian Weeds“ (Canadian Journal of Plant Science 1973 ff.). The „Hegi“ (Illustrated Flora of Central Europe) contains morphological information on just about all species considered in the data base. The quality of information tends to vary however. Particularly those volumes which have still not produced a second or third edition contain very limited or inaccurate data. One of the main problems, not only concerning the

„Hegi“ are ambiguous terms, such as „rootstock“. It often became impossible to decide whether rhizome or pleiocorm was meant, and herbarium or fresh material often had to be examined further. The main reasons are both the uncertain use of morphological terms and lacking definitions. In the past, only very few authors gave definitions for growth forms and morphological terms for vegetative reproduction and spread. Only recently has the need for certain definitions been recognised as a fundamental tool for understanding in conjunction with surveys on growth forms. To provide the user of the data with precise information on the meaning of the terms used in the tables, all of them have been defined.

In many cases the information finally given to a special morphological feature in the present data base is contradictory to one or several sources. To enable the user to evaluate the partly different information with regard to his own specific question the different literature sources for each species are cited in a separate database of references.

As mentioned above all terms used are defined. Furthermore, additional information on many morphological characters is given to explain special features or to show reasons for the different meaning of terms compared with other authors, for instance. The main characters regarded in the database are listed below. The number of modifications to each character (e. g. shoot metamorphoses: runner, bulb, bulbil, turio, ...) are added in brackets: 1. life form (9), 2. life span and number of generative reproduction cycles (6), 3. vegetative propagation and spread (17), 4. storage organs (18), shoot metamorphoses (14), 5. root metamorphoses (7), 6. rosettes (3), 7. climbing (4), and 8. nutritional adaptations (4).

A special chapter is devoted to the frequency of character modifications.

1 Einleitung

In der vorliegenden Datenbank wird der vegetativen Morphologie im Vergleich zu anderen biologisch-ökologischen Datenbanken erstmals breiter Raum zugemessen. Dies ist unter dem Aspekt der großen Anzahl vegetativer Merkmale, die zum Vergleich der einzelnen Arten untereinander herangezogen werden können, dringend erforderlich. Gleichzeitig besteht die Notwendigkeit, aus der Fülle möglicher Merkmale diejenigen auszuwählen, die vor allem ökologisch relevant sind. Dies ist einerseits erforderlich, um die Zahl der in der Datenbank berücksichtigten Parameter nicht ins Unendliche wachsen zu lassen und ergibt sich andererseits auch aus der Erfahrung, anhand welcher Merkmale aussagekräftige Ergebnisse bei Vergleichen auf taxonomischer oder ökologischer Ebene erzielt werden können.

Entscheidende Voraussetzung für die Aussagekraft von Vergleichen ist die Verwendung von Merkmalen gleichen Ranges, d. h. die Berücksichtigung von jeweils nur einem Kriterium. Konkret bedeutet dies beispielsweise, dass nicht Wuchsformmerkmale mit Lebensformmerkmalen oder Lebensformmerkmale mit Lebensdauer kombiniert werden dürfen, da dies ansonsten zu Unschärfen führt. Dieser Grundsatz (vgl. ARRIGONI 1995) wird nur sehr selten konsequent verfolgt, so dass sich immer wieder grundlegende Probleme bei der Arbeit mit Datenbanken ergeben. Diese bestehen vor allem darin, dass entweder zu detailliert systematisiert wird, d. h. zu viele Merkmale berücksichtigt werden (s. o.), wodurch die Gefahr der Unübersichtlichkeit entsteht, wie z. T. im Wuchsformsystem von ELLENBERG & MUELLER-DOMBOIS (1967). Weit häufiger erfolgt jedoch im Gegensatz dazu eine zu oberflächliche Betrachtung, d. h. eine zu starke Verallgemeinerung und Zusammenfassung von Merkmalen. Auf die Gefahr der Vermischung unterschiedlicher Betrachtungsebenen wurde bereits verwiesen. Ein Beispiel hierfür ist das Wuchsformsystem von KÄSTNER & KARRER (1995), in welchem beispielsweise die folgenden drei (nicht) gleichrangigen Hauptgruppen unterschieden werden: Holzgewächse, Staudengewächse, Hapaxanthe. Bei

den ersten beiden Gruppen steht der Grad der Verholzung im Mittelpunkt, der Begriff „Hapaxanthe“ trifft hingegen Aussagen über die Anzahl reproduktiver Zyklen während der Individualentwicklung. Ähnliche Unschärfen treten auch bei KLEYER (1995) z. B. mit dem Kriterium „Verholzung“ auf, bei dem nach „verholzt“, „basal verholzt“, „Gräser“ und „Kräuter“ unterschieden wird.

Probleme bei Vergleichen ergeben sich weiterhin aus der Verwendung subjektiver Kriterien oder Gegensatzpaare, wie z. B. groß-klein, dick-dünn, hoch-niedrig. Selbst die Festlegung von Größenklassen behebt Unklarheiten nicht immer, und zwar dann nicht, wenn eine Zuordnung zu jeweils nur einer Gruppe erfolgen soll, die Art jedoch sehr variabel ist. Die Vermischung von morphologischen (z. B. Wuchsform) mit nichtmorphologischen Merkmalen (z. B. Lebensdauer) oder mit nur indirekt-morphologischen Merkmalen, wie z. B. das phänologische Wuchsformensystem von BARKMAN (1988, 1990) oder die Gruppierung innerhalb des Merkmals „Wuchsform“ in Baum, Strauch, Zwergstrauch, Epiphyt, Kletterpflanze, Kraut, Farn, Binse, Wasserpflanze, Sauergras, Gras, Halb- und Vollschmarotzer bei DAHMEN (1994) sollen als weitere Beispiele der Verwendung unterschiedlicher Betrachtungsebenen genannt werden.

Obwohl sicher in vielen Fällen aufgrund der spezifischen Fragestellung die genannten Probleme nicht weiter in Erscheinung treten, zumal wenn nur wenige Arten verglichen werden, sind in Hinblick auf eine breite und möglichst anwendungsneutrale Nutzbarkeit der Daten bestimmte Forderungen zu berücksichtigen: Es müssen gut erkennbare und objektive, d. h. stabile Merkmale verwendet werden, und die Merkmale müssen frei kombinierbar sein.

2 Datenerhebung und -bewertung

Die Daten zur vegetativen Morphologie basieren neben Untersuchungen an Lebend- und Herbarmaterial zum großen Teil auf Literaturauswertung. Hierbei wurden vor allem morphologische Arbeiten im eigentlichen Sinne berücksichtigt, wie sie in großem Umfang aus der Halleschen Schule, beginnend mit den Arbeiten von RAUH (z. B. 1937, 1938, 1940), vorliegen, darunter auch viele Diplomarbeiten. Besonders hervorzuheben sind die zahlreichen und sehr detaillierten Untersuchungen von IRMISCH aus der Mitte des 19. Jahrhunderts (z. B. Zwiebel- und Knollengewächse – IRMISCH 1850). Gemessen an der Gesamtzahl der berücksichtigten Arten bestehen jedoch immer noch vergleichsweise große Bearbeitungslücken hinsichtlich detaillierter Untersuchungen zu Wuchsformen einzelner Verwandtschaftskreise. Als weitere Quellen dienten ökologische Arbeiten, die sich mit einer oder mehreren Arten beschäftigen und je nach Fragestellung auch mehr oder weniger konkrete Angaben zu morphologischen Aspekten enthalten. Hierzu zählen u.a. auch die Arbeiten über einzelne Arten bzw. Gattungen im Rahmen der Reihen „Biological Flora of the British Isles“ (Journal of Ecology 1943 ff.) und „Biology of Canadian Weeds“ (Canadian Journal of Plant Science 1973 ff.). Eine wichtige Quelle für weiterführende Literatur bildete die Bibliographie zur Wuchsform und Lebensgeschichte der Gefäßpflanzen Zentraleuropas (JÄGER & MÜLLER-URI 1981).

HEGI (1906 ff.) enthält zwar für fast alle Arten Informationen zur Morphologie, jedoch sind diese für die einzelnen Verwandtschaftskreise von sehr unterschiedlicher Qualität. Vor allem in älteren Bänden, die bisher nur in der ersten bzw. zweiten Auflage erschienen, sind Angaben zu Wuchsformmerkmalen oft sehr spärlich und ungenau, oder sie stehen im Widerspruch zu Daten anderer Quellen. Unklarheiten hinterließ vor allem der im HEGI häufig verwendete Begriff „Wurzelstock“. Die Entscheidungen darüber, ob es sich in solchen Fällen um ein Rhizom oder Pleiokorm handelt, waren anhand dieser Angabe häufig nicht möglich, sondern

ließen sich oft nur an Herbar- und Frischmaterial überprüfen. Ähnlich problematisch ist bei vielen Arten die Entscheidung, ob es sich um Rhizome oder/und Ausläufer handelt. Hauptursache der Unklarheiten ist die unterschiedliche Verwendung einzelner Begriffe bei den verschiedenen Autoren und fehlende Definitionen für die Termini. Nur sehr selten enthielten Arbeiten bisher Definitionen zu Wuchsformen bzw. morphologischen Strukturen im Dienste von Reproduktion, Vermehrung und Ausbreitung (LEAKEY 1981, EBEL & MÜHLBERG 1987, 1989). Erst in den letzten Jahren wurde im Zusammenhang mit Systematisierungen und Übersichten (z.B. KÄSTNER & KARRER 1995, KRUMBIEGEL 1998, 1999, LAMPE 1999) diese grundlegende Voraussetzung für das Verständnis als solche deutlicher erkannt und anhand von Definitionen berücksichtigt. Mit der Neubearbeitung und Erweiterung der Angaben zu Erdsprossen und vegetativer Reproduktion im neuen „Kritischen Rothmaler" (ROTHMALER et al. 2002) sind auch dort die verwendeten Termini definiert und erläutert.

In manchen Fällen steht die Entscheidung darüber, welche der z.T. verschiedenen Angaben zu einem morphologischen Sachverhalt letztlich in die Datenbank übernommen wurde, im Widerspruch zu verschiedenen Literaturangaben. Beispielsweise besitzt *Plantago lanceolata* nach EBEL & MÜHLBERG (1987) ein Rhizom, nach KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1992) hingegen ein Pleiokorm. Um dem Benutzer die Möglichkeit zu geben, die teilweise unterschiedlichen Auffassungen auf ihre Relevanz für eigene Fragestellungen zu überprüfen, wurden die Quellen in einer gesonderten Datei zusammengestellt. Diese ähnelt prinzipiell der Bibliographie von JÄGER & MÜLLER-URI (1981), verweist jedoch nicht auf die einzelnen in den Arbeiten behandelten Organe der Pflanze. Die artenbezogene Literaturzusammenstellung enthält mehr als 900 Zitate mit einem Bezug zu Wuchsformen bzw. vegetativer Morphologie (außer Blättern). Für viele Arten liegen allerdings keine Literaturreferenzen vor.

In der Bibliographie von JÄGER & MÜLLER-URI (1981) wurde die Literatur bis einschließlich 1980 berücksichtigt (ca. 1350 Titel), so dass die vorliegende Zusammenstellung als Ergänzung betrachtet werden kann, ohne allerdings Anspruch auf Vollständigkeit zu erheben. Nicht berücksichtigt bei den artbezogenen Quellenverweisen wurden sehr umfangreiche Werke, die lediglich hier im Literaturverzeichnis genannt sind. In diesem Zusammenhang sei auf die detaillierten organbezogenen Verweise bei JÄGER & MÜLLER-URI (1981) vor allem für KIRCHNER et al. (1908–1942) und TROLL (1937, 1939, 1941) hingewiesen. Die Arbeiten von TROLL (1937, 1939, 1941) sind durch ein später erschienenes Register ebenfalls sehr gut artbezogen erschlossen (TROLL; SIEGERT & SIEGERT 1971).

Danksagung

Für verschiedene Verwandtschaftskreise konnten bei Spezialisten Einzelheiten erfragt werden bzw. wurden die ermittelten Angaben überprüft. Folgenden Damen und Herren sei hierfür besonders gedankt: Prof. W. Bennert, Bochum (Pteridophyta), Dr. S. Bräutigam, Görlitz (*Hieracium*), Dr. F. Ebel, Halle (Pteridophyta), S. Fröner, Nossen (*Alchemilla*), Dr. H. Henker, Neukloster (*Rosa*), Dr. K. Kaplan, Metelen (*Saxifraga*), Prof. A. Kästner, Halle (Fabaceae, Lamiaceae), Dr. J. Pusch, Bad Frankenhausen (*Orobanche*), Prof. M. Schnittler, Greifswald (*Carex*), Prof. H. Scholz, Berlin (Poaceae), Prof. T. V. Shulkina, St. Louis/Missouri (*Campanula*), Dipl.-Biol. I. Sukkau, Aachen (Apiaceae), Prof. H. Weber, Vechta (*Rubus*), Prof. G. Wiegleb, Cottbus (Makrophyten).

Vor allem für Anregungen und Diskussionen zu grundsätzlichen Problemen sowie zu Detailfragen soll außerdem an dieser Stelle vielmals gedankt werden: Prof. E. J. Jäger (Halle), Prof. A. Kästner (Halle), Dr. J. Klimešová (Třebon/CZ) und Prof. N. Pütz (Vechta).

3 Erläuterung der Ziffern in den Merkmalstabellen

Hinsichtlich der Konstanz eines Merkmals wird in den Merkmalstabellen nach drei Konstanz-Kategorien unterschieden. Diese werden auch im nachfolgenden Text, vor allem im „Überblick über die Merkmalsverteilung“ (Kap. 5) verwendet und sind wie folgt definiert:

1 – Merkmal immer vorhanden, d.h. typisch.

2 – Merkmal manchmal vorhanden, d.h. nicht typisch. Ist eine Art z.B. normalerweise einjährig, kann jedoch gelegentlich auch mehrere Jahre überdauern, wird neben „annuell – 1“ auch „perennierend – 2“ angegeben.

3 – Angaben unsicher, fraglich. Für manche Arten liegen über die Ausprägung eines Merkmals keine Informationen vor. In solchen Fällen wurden alle in Betracht kommenden Möglichkeiten angegeben. Ist beispielsweise nicht sicher, ob eine Art ein Rhizom, ein Pleiokorm oder ein Rhizompleiokorm ausbildet, sind alle drei Varianten als „unsicher – 3“ angegeben.

4 Vegetativ-morphologische Merkmale in der Datenbank

Im Einzelnen wurden folgende vegetativ-morphologische Merkmale (abgesehen von Blattmerkmalen) aufgenommen: Lebensform, Lebensdauer, Formen der vegetativen Reproduktion und Ausbreitung, Speicherorgane, Metamorphosen der Sprossachse, Metamorphosen der Wurzel, Rosettenbildung, Kletterverhalten und Ernährungsweise.

Im Folgenden werden die verwendeten Termini definiert (>Def.: ...<) und teilweise zusätzlich erläutert.

4.1 Lebensform

Als primäres Einteilungsmerkmal für die Lebensformen wurde von RAUNKIAER (1934, 1937) die Anpassung der Pflanze an die ungünstige Jahreszeit unter besonderer Berücksichtigung der Schutzeinrichtungen der ausdauernden Knospen oder Sprossenden gewählt. Vielfach wird heute der Lebensformbegriff nach RAUNKIEAR allein auf dieses Merkmal beschränkt, obwohl von ihm auch noch andere Merkmale zur Unterteilung herangezogen wurden, wie z.B. die Ausbildung unterschiedlicher Überdauerungsorgane. Während die Lage der Überdauerungsorgane für sich allein betrachtet stärker eine ökologische Angepasstheit der Arten widerspiegelt, zeigt sich in der Morphologie der Überdauerungsorgane die strukturell-funktionelle Angepasstheit (Wuchsform). Aus diesem Grund wird auch hier als „Lebensform“ die räumliche Lage der Überdauerungsorgane betrachtet, wobei sich Verbindungen zur Wuchsform zwangsläufig ergeben (z.B. Makrophanerophyten – Bäume, Nanaophanerophyten – Sträucher).

Die Einteilung in Makro-, Nano- und Hemiphanerophyten, Chamaephyten, Hemikryptophyten, Geophyten, Therophyten und Hydrophyten, die Definition der einzelnen Lebensformen und die Zuordnung der Arten basieren weitgehend auf ROTHMALER et al. (1996). Ergänzend wird die Kategorie „Pseudophanerophyt“ (Scheinstrauch) aufgenommen. Dies entspricht dem Vorschlag von H. WEBER (mdl. Mitt.; u.a. in HAEUPLER & MUER 2000), die für die Gattung *Rubus* typische Lebensform zu berücksichtigen, da diese durch andere Lebensform-Begriffe nicht befriedigend charakterisiert wird. Dies ist auch insofern gerechtfertigt, da die Gattung *Rubus* mit 310 Arten ca. 8,5 % der Flora ausmacht und Pseudophanerophyten somit keine einmalige oder seltene Sonderform ist. Im Unterschied zu ROTHMALER et al. (2002) wurden Helophyten nicht als eigene Lebensform berücksichtigt, weil klare Abgrenzungen zu Hydrophyten einerseits sowie Geophyten und/oder Hemikryptophy-

ten andererseits kaum möglich sind. Hier offenbart sich das eingangs genannte Manko, das sich aus der Verknüpfung unterschiedlicher Betrachtungsebenen ergibt: 1. Lebensraum (Wasser, Land, amphibischer Bereich), 2. Position der Überdauerungsknospen (oberirdisch, unterirdisch bzw. untergetaucht). WIEGLEB (1991) gibt eine sehr detaillierte Übersicht zur Differenzierung der Lebens- und Wuchsformen von Makrophyten.

Obwohl die Kombination von Lebens- und Wuchsformmerkmalen in der Literatur sehr verbreitet ist, wird diesem Modus aus Gründen der Vergleichbarkeit hinsichtlich ein und desselben Merkmals nicht gefolgt. Außerdem wird dadurch einer unübersichtlichen, gleichzeitig jedoch unvollständigen Begriffsflut von Wuchsformtypen vorgebeugt, die sich aus der Kombination der unterschiedlichen Merkmale ergeben würde. Einerseits mag dies zwar als eine zu grobe Vereinfachung erscheinen, andererseits sind jedoch dank der stark differenzierten morphologischen Merkmale dem Bedürfnis nach kombinierter Betrachtung von Lebens- und Wuchsformmerkmalen keine Grenzen gesetzt.

Makrophanerophyten

Def.: >Überdauerungsknospen an verholzten Sprossachsen, die als mediale bis apikale Verzweigungen eines verholzten Stammes dessen Krone bilden< (Bäume – z. B. *Picea abies*).

Nanophanerophyten

Def.: >Überdauerungsknospen an verholzten Sprossachsen, die ein stammloses Achsensystem mit starker basaler Verzweigung bilden< (Sträucher – z. B. *Sambucus nigra*).

Hemiphanerophyten

Def.: >Überdauerungsknospen an verholzten, basal verzweigten Sprossachsen bis ca. 50 cm Höhe (Zwergsträucher – z. B. *Vaccinium myrtillus*) oder an den nur basal verholzenden Sprossabschnitten höherer, aber oberwärts nicht verholzender und periodisch absterbender Sprossachsen (Halbsträucher – z. B. *Ruta graveolens*).<

Zu den Hemiphanerophyten sind auch rein krautige Arten zu rechnen, deren Überdauerungsknospen sich jedoch in entsprechender Höhe über dem Erdboden befinden (z. B. *Euphorbia lathyrus*).

Pseudophanerophyten

Def.: >Überdauerungsknospen an diesjährigen Trieben des oberirdischen, stammlosen, reich verzweigten und meist nur schwach verholzten Achsensystems. Die Triebe blühen im zweiten Jahr, sterben danach ab und werden jährlich durch neue Innovationssprosse ersetzt< (Scheinsträucher – z. B. *Rubus idaeus*).

Im Unterschied zu den Hemiphanerophyten entwickeln die Scheinsträucher kein ausdauerndes basal verholztes Sprosssystem. Da die Sprosse meist nur zwei Jahre alt werden, wird das Sprosssystem ständig erneuert. Diese Lebensform tritt nur in der Gattung *Rubus* auf.

Chamaephyten

Def.: >Überdauerungsknospen an krautigen oder schwach verholzten Sprossachsen einige Zentimeter über der Erdoberfläche liegend und durch Teile der Pflanze selbst oder durch Schnee geschützt.<

Hierzu zählen vor allem Polsterpflanzen (z. B. *Saxifraga aizoides*). Zwischen krautigen und holzigen Chamaephyten wird nicht getrennt, da dies in vielen Fällen vom Alter der Pflanzen abhängt und außerdem eine subjektive Entscheidung erfordern würde, bis zu

welchem Grad der Verholzung noch von „krautig“ und ab wann von „verholzt“ zu sprechen ist. Im Unterschied zu ELLENBERG et al. (1992) werden Zwergsträucher nicht bei den Chamaephyten, sondern bei den Hemiphanerophyten eingruppiert.

Hemikryptophyten

Def.: >Überdauerungsknospen an krautigen Sprossachsen an der Erdoberfläche liegend und durch die Laubdecke oder abgestorbene Blätter geschützt.<

Die meisten Ganz- und Halbrosettenpflanzen (z. B. *Plantago lanceolata* bzw. *Echium vulgare*), viele Ausläuferpflanzen (z. B. *Lysimachia nummularia*) und horstbildende Arten (z. B. *Deschampsia cespitosa*) gehören in diese Gruppe. Auch einige traditionell den Zwergsträuchern zugeordnete Arten (z. B. *Oxycoccus palustris*) werden zu den Hemikryptophyten gestellt, da, abgesehen von den beblätterten Sprossen selbst, auch die Erneuerungsknospen dem Substrat mehr oder weniger unmittelbar aufliegen.

Geophyten

Def.: >Überdauerungsknospen an unterirdischen, meist speichernden Organen, die durch den Boden geschützt sind.<

Hierzu zählen Rhizom- (z. B. *Polygonatum multiflorum*), Knollen- (z. B. *Arum maculatum*), Zwiebel- (z. B. *Galanthus nivalis*), Ausläufer- (z. B. *Lysimachia thyrsiflora*) und Wurzelsprosspflanzen (z. B. *Convolvulus arvensis*).

Hydrophyten

Def.: >Überdauerungsknospen am oder im Gewässerboden.<

Die Überdauerungsknospen der Hydrophyten können sich wie bei den Hemikryptophyten an Rhizomen befinden (z. B. *Nuphar lutea*). Häufig werden Turionen als spezielle vegetative Überdauerungsstadien ausgebildet (z. B. *Potamogeton pectinatus*). Die wenigen annuellen Hydrophyten (z. B. *Trapa natans*) sind aufgrund der ausschließlichen Reproduktion aus generativen Diasporen zugleich auch Therophyten.

Therophyten

Def.: >Sommerannuelle Kräuter, die sich ausschließlich durch generativen Diasporen reproduzieren können< (z. B. *Amaranthus retroflexus*).

Bei den Therophyten wird der durch RAUNKIAER (1934) selbst verursachten teilweise kontroversen Diskussion über die Einordnung Annueller hier durch der Reduzierung der Betrachtung auf die Art der Überdauerungsorgane (und zwar ohne Berücksichtigung der Lebensdauer der Pflanze) aus dem Weg gegangen (vgl. KRUMBIEGEL 1998). Die Überdauerungsorgane (für den Winter in Mitteleuropa [Kälte] bzw. den Sommer in südlicheren Breiten [Hitze]) sind bei Therophyten somit ausschließlich generative Diasporen (Samen, Früchte, Fruchtstände). Arten, die sommer- und winterannuell sind, gehören daher sowohl zu den Therophyten als auch zu den Hemikryptophyten (z. B. *Capsella bursa-pastoris*).

4.2 Lebensdauer und Anzahl der generativen Reproduktionen

Hinsichtlich der Lebensdauer und der Anzahl der generativen Reproduktionen wird unterschieden nach annuell, bienn, plurienn-hapaxanth und plurienn-pollakanth (perenn). Prinzipiell werden hiermit zwar zwei Merkmale miteinander verknüpft, dies ist jedoch insofern zulässig und gleichzeitig praktikabel, da mit den Termini „annuell“, „bienn“ und „plurienn-hapaxanth“ das Merkmal „hapaxanth“ zwangsläufig verbunden ist. Plurienn-pollakanth sind demnach alle Arten, die sich mehr als einmal geschlechtlich vermehren.

Bei vielen Arten ist die Lebensdauer sehr variabel, d.h. sie können u.U. bereits innerhalb einer Vegetationsperiode ihre Individualentwicklung abschließen (einjährig), diese entsprechend den Standortbedingungen aber auch auf zwei oder mehr Jahre ausdehnen (bi- und/oder plurienn) (vgl. Übersicht von HEINZELMANN 1991). Manche Arten sind außerdem hinsichtlich der Anzahl generativer Reproduktionen variabel, d.h. sie können sowohl hapaxanth als auch pollakanth sein (z.B. *Plantago coronopus*).

annuell

Def.: >Die Pflanze schließt ihren Individualzyklus innerhalb eines Jahres (12 Monate) ab< (z.B. *Galium aparine*).

Es wird nicht unterschieden nach frühjahrsephemer, sommer- oder winterannuell, da dies kein konstantes sondern ein vielfach klimaabhängiges Merkmal ist (z.B. Mitteleuropa, Mittelmeergebiet).

bienn

Def.: >Die Pflanze wächst ca. ein Jahr vegetativ, ehe sie im 2. Jahr nach der generativen Phase ihren Individualzyklus abschließt< (z.B. *Gentianella germanica*).

Strikt zweijährig sind nur wenige Arten. Viele oft als zweijährig angegebene Vertreter können bis zur generativen Phase durchaus mehr als zwei Jahre benötigen und sind dann plurienn-hapaxanth. Nicht als bienn sind außerdem solche, meist kultivierte oder verwilderte Arten aufgeführt, die in Mitteleuropa (vor allem in milden Wintern) überdauern und im zweiten Jahr erneut blühen (z.B. *Calendula officinalis*).

plurienn

Def.: >Die Pflanze wächst länger als ein Jahr, teilweise bis 5 Jahre vegetativ, ehe sie nach der generativen Phase ihren Individualzyklus abschließt< (z.B. *Carlina vulgaris*).

perennierend

Def.: >Die Pflanze blüht und fruchtet mehr als einmal in ihrem Leben, d.h. sie ist ausdauernd< (z.B. *Trifolium repens*).

Die Anzahl der generativen Reproduktionszyklen kann gering sein (z.B. *Ballota nigra*). Bei vielen Arten, die sich nicht nur generativ, sondern auch stark vegetativ vermehren, führt das klonale Wachstum zur potentiellen Unsterblichkeit. Die Sprossverbände können dabei entweder über mehrere Jahre miteinander in Verbindung bleiben (z.B. *Solidago canadensis*) oder bereits rasch nach ihrer Entstehung in einzelne selbständige Rameten zerfallen, wie bei den Pseudoannuellen (z.B. *Adoxa moschatellina*).

hapaxanth (= monokarpisch, semelpar)

Def.: >Die Pflanze schließt ihren Individualzyklus nach der ersten und einzigen generativen Phase ab< (z.B. *Anthemis arvensis*).

pollakanth (= polykarpisch, iteropar)

Def.: >s. perennierend<

4.3 Vegetative Vermehrung und Ausbreitung

In der mitteleuropäischen Flora lassen sich 17 Möglichkeiten der vegetativen Vermehrung und Ausbreitung unterscheiden. Unter Vermehrung wird die (zumindest potentiell mögliche)

Vergrößerung der Anzahl selbständig lebensfähiger Individuen (Rameten) verstanden, die mit der mehr oder weniger deutlichen Ausbreitung (des Genets) zusammenhängt. Zahlreiche Arten reproduzieren sich zwar vegetativ, jedoch kommt es dabei nicht zur Dividuenbildung. Abgesehen von den Gehölzen zählen bei den krautigen Vertretern hierzu die Pleiokorm-, Rüben-, Hypokotyl- und teilweise Wurzelknollenstauden. Die Definitionen der einzelnen Termini beruhen vor allem auf EBEL & MÜHLBERG (1987), KÄSTNER & KARRER (1995), WAGENITZ (1997) und ROTHMALER et al. (2002).

Ausläufer

Def.: >Seitenspross (seltener Hauptspross) mit langgliedrig-dünnen Internodien und sprossbürtiger Bewurzelung. Durch Absterben der Verbindung zur Mutterpflanze kommt es zur Dividuenbildung.<

Aufgrund der teilweise sehr kontroversen oder ungenauen Literaturangaben wurden unter dem Begriff „Ausläufer" mehrere an sich unterscheidenswerte Kategorien zusammengefasst, um für alle Arten einen vergleichbaren Grad der Genauigkeit zu erreichen. Prinzipiell könnte differenziert werden hinsichtlich der Lage in ober- und unterirdische Ausläufer und hinsichtlich der Wuchsrichtung in Bogentriebe (orthotrop → plagiotrop → orthotrop, ..., z. B. *Buglossoides purpurocoerulea*), Kriechtriebe (immer ursprünglich plagiotrop orientiert, z. B. *Lysimachia nummularia*) und Legtriebe (ursprünglich orthotrop orientiert und aufgrund des Eigengewichts plagiotrop, dabei aber keine „Bögen" wie bei Bogentrieben entstehend, z. B. *Stellaria holostea*). Im Unterschied zu Ausläufern i. e. S., an denen bei den meisten Arten an den gestreckten Sprossabschnitten Niederblätter auftreten (z. B. *Fragaria vesca*), sind Kriechtriebe normal belaubte Sprosse, ebenso Bogen- und Legtriebe, bei denen im Unterschied zu den normalen Sprossen meist lediglich die Internodien gestreckt sind, die Beblätterung jedoch der der nicht-bogigen Triebe weitgehend entspricht. BELL (1994) unterscheidet zwischen Ablegern einerseits, die an den Knoten zwischen Mutter- und Tochterpflanze nicht wurzeln und die in der Regel nur mit Schuppenblättern besetzt sind und Ausläufern andererseits, die als kriechende, d. h. wurzelnde und normalerweise mit Laubblättern besetzte Sprossachsen definiert werden. Als Ableger werden verschiedentlich auch die mit Bogen- oder Legtrieben vergleichbaren Sprosse mit eher passiver Vermehrungs- und Ausbreitungsfunkion bezeichnet. Hierbei bewurzeln sich erdnahe Sprossteile nach Bedeckung mit Bodensubstrat oder Streu (z. B. *Rhododendron ferrugineum*). Nach Durchtrennung der Verbindung zur Mutterpflanze können die bewurzelten Sprosse selbständig weiterwachsen. Diese Fähigkeit wird teilweise gezielt im Gartenbau, vornehmlich bei Gehölzen, angewandt. In wieweit es sich z. B. bei den ausläuferbildenden Arten der Gattung *Rosa* tatsächlich um Sprossbildungen (*R. rugosa* – RAUH 1938) oder, wie z. B. für *Rosa pimpinellifolia* mehrfach angegeben, um Wurzelsprosse (BEIJERINK 1887, PÉNZES 1960) handelt, bedarf hingegen immer noch der Klärung (HENKER mdl.).

Vielfach werden in der Literatur auch solche Sprosse als Ausläufer bezeichnet, die zwar mehr oder weniger unterirdisch verlaufen und sich erst in gewissem Abstand von der Mutterpflanze zu aufrechten Sprossen entwickeln, die Verbindung zur Mutterpflanze jedoch nicht verlieren und nach verletzungsbedingter Trennung auch nicht selbständig lebensfähig sind (z. B. *Knautia arvensis*). Hierbei handelt es sich um unterirdische Pleiokormäste und nicht um Ausläufer.

Zu den Ausläufern sind auch die auf den ersten Blick nicht als solche auffallenden kurzen Stolonen der Lemnaceae zu rechnen.

Ausläuferknolle

Def.: >Meist am Ende der Vegetationsperiode gebildete knollenförmige Anschwellung mehrerer Internodien an der Spitze eines unterirdischen Ausläufers, die der Nährstoffspeicherung dient und aus der sich im Folgejahr oberirdische Sprosse entwickeln< (z. B. *Solanum tuberosum*).

Ausläuferrhizom

Def.: >Unterirdischer bzw. bodennaher, mehr oder weniger verdickter, homorhiz bewurzelter, mehr oder weniger langlebiger (> 1 Jahr) und mit Niederblättern besetzter Spross, bei dem sich nicht unterscheiden lässt, ob Ausbreitungs- oder Speicherfunktion vorrangig ist.<

Als Ausläuferrhizome werden vor allem solche unterirdische Sprosssysteme bezeichnet, bei denen aufgrund der Morphologie und der offensichtlichen Doppelfunktion zur Speicherung und Ausbreitung die Zuordnung zu lediglich einer der beiden Strukturen (entweder Rhizom oder Ausläufer) eine zu einseitige Betonung darstellen würde (z. B. *Typha*-Arten).

Ausläuferzwiebel

Def.: >Am Ende eines Ausläufers (i.w.S.) befindliche Zwiebel, die der vegetativen Vermehrung, Ausbreitung und Speicherung dient und im Folgejahr austreibt.<

Die Ausläuferzwiebeln von *Tulipa sylvestris* sind in sofern eine Besonderheit, da es sich um eine Metatopie handelt, d.h. es liegen ungewöhnliche Stellungsverhältnisse zwischen Blättern und Sprossen vor: Die Achselknospen sind hierbei in den röhrenförmig ausgesackten Scheidenbasen ihrer Tragblätter nach außen gewandert und haben sich am Ende der Entwicklung zwiebelartig verdickt.

Brutsprößchen

Def.: >Vegetative Kurzsprosse anstelle von Blüten in Ährchen mancher Poaceae.<

Im Unterschied zu Bulbillen fehlt den Brutsprösschen jede Art speichernden Gewebes, so dass es sich lediglich um eine Form der vegetativen Vermehrung und Ausbreitung handelt (z. B. *Poa alpina*).

Bulbille

Def.: >Gestauchter oberirdischer vegetativer Seitenspross mit unproportional entwickelten oder teilweise noch fehlenden Grundorganen (Wurzel, Sprossachse, Blätter), der sich nach dem Ablösen von der Mutterpflanze zu einem selbständigen Individuum entwickelt und der vegetativen Vermehrung dient.<

Je nach dem, welches Grundorgan bei den Bulbillen vorrangig der Speicherung dient bzw. wo die Bulbillen an der Mutterpflanze entstehen, lassen sich folgende Typen unterscheiden: Wurzelbulbillen – sprossbürtige Wurzeln dienen der Speicherung (z. B. *Ranunculus ficaria*); Brutzwiebeln – Blätter schuppenartig und mehr oder weniger fleischig (z. B. *Lilium bulbiferum*).

Die nicht der Speicherung dienenden Organe sind bei den Bulbillen stark reduziert. So bestehen Wurzelbulbillen vor ihrer Ablösung von der Mutterpflanze und vor dem Austreiben weitgehend nur aus einer verdickten sprossbürtigen Wurzel, der die vegetative Knospe aufsitzt. Die Brutzwiebeln bestehen hingegen fast nur aus den verdickten schuppenartigen Blättern.

Bulbillen können gebildet werden in Blattachseln (z. B. *Dentaria bulbifera*), an Blättern (z. B. *Cardamine pratensis*) (diese werden hier allerdings als eigene Kategorie „phyllogene Sprosse“ behandelt – s.d.) und im Blütenstandsbereich (z. B. *Allium scorodoprasum*). In

Blütenständen können entweder Brutzwiebeln gebildet werden (viele *Allium*-Arten), oder es entstehen bereits mehr oder weniger vollständig ausgebildete Pflanzen, was für verschiedene pseudovivipare Gräser typisch ist (z. B. *Poa bulbosa*).

Fragmentation

Def.: >Durch Zerfall der Mutterpflanze oder Abtrennung selbständig lebensfähiger Sprossteile erfolgende vegetative Vermehrung.<

Im Unterschied zu den übrigen Formen der vegetativen Vermehrung und Ausbreitung ist die Fragmentation nicht mit der Ausbildung besonderer morphologischer Strukturen verbunden. Prinzipiell ist auch die Verselbständigung von Tochterpflanzen nach Absterben der Verbindung zur Mutterpflanze, die Dividuenbildung bei Rhizomen in Folge des proximalen Absterbens älterer, sich verzweigender Abschnitte, der Zerfall von Horsten und die Turionenbildung als Fragmentation aufzufassen (Zerfall eines Klons in Rameten). Sehr verbreitet ist die Fragmentation bei Wasserpflanzen, bei denen in Folge von Strömung oder durch andere mechanische Einwirkungen Sprossstücke abgetrennt und verdriftet werden. Entsprechende Fragmente entstehen auch bei proximalem Absterben verzweigter Sprosse, so dass die Verzweigungen selbständig werden (z. B. *Myriophyllum verticillatum*). Aufgrund der besonderen Struktur der Horste (s. Speicherorgane) ist deren Fragmentation auch als Form der vegetativen Vermehrung und Ausbreitung aufzufassen.

Besondere Formen der Fragmentation treten bei verschiedenen *Salix*-Arten auf: Es können sich bei manchen Arten z. B. durch Strömung abgebrochene Zweige bewurzeln und zu selbständigen Individuen heranwachsen (z. B. *Salix fragilis*). Außerdem kann es bei hohlen Stämmen, vor allem bei Kopfbäumen, zum Zerfall des Stammes in einzelne Sektoren kommen, wobei die Fragmentation in diesen Fällen nicht der vegetativen Ausbreitung und Vermehrung im eigentlichen Sinne dient.

Bei *Sedum villosum* kann die von unten absterbende Pflanze zerfallen, wobei sich einzelne grüne Sprossstücke wieder bewurzeln und weiterwachsen können.

Gemme

Def.: >Vom Gametophyten bei Farnen abgegliederte Knospe, die sich wiederum zu einem Gametophyten entwickelt.<

Gemmenbildung kommt unter den berücksichtigten Arten nur bei *Trichomanes speciosum* vor. Infolge der Gemmenbildung kann die sporophytische Generation einer Art teilweise völlig ausfallen, so dass der Individualzyklus lediglich die Gametophytengenerationen umfasst.

Innovationsknospe mit Speicherwurzel

Def.: >Innovationsknospe, an deren Basis sich eine Speicherwurzel (s. d.) entwickelt hat.<

Innovationsknospen mit einer Speicherwurzel kommen lediglich bei *Aconitum napellus, A. paniculatum, A. variegatum* und *Anthriscus sylvestris* vor. Die Speicherwurzel täuscht bei diesen Arten eine Hauptwurzel bzw. eine Rübe vor. Da sie jedoch adventiv entstanden ist, kann allenfalls von einer „sekundären“ Rübe gesprochen werden.

Innovationsknospe mit Wurzelknolle

Def.: >Innovationsknospe, an deren Basis sich eine Wurzelknolle (s. d.) als Speicher- und Überdauerungsorgan entwickelt hat.<

Innovationsknospen mit einer Wurzelknolle kommen lediglich bei einigen Orchideen (z. B. *Platanthera bifolia*) und bei *Ranunculus ficaria* vor. Da bei diesen Arten die Mutterpflanze, in deren basalen Achseln sich die Innovationsknospe(n) bilden, abstirbt, entstehen keine

kompakten Sprossverbände, wie z. B. bei Pleiokormen oder Rhizomen. Bei den Orchideen treibt meist nur eine einzige Innovationsknospe aus, so dass es sich dabei lediglich um Reproduktion und nicht um Vermehrung handelt. Streng genommen gehören hierher auch die nicht nur basal sondern auch in den Achseln der Stengelblätter entstehenden „Wurzelbulbillen“ bei *Ficaria verna*.

Phyllogener Spross

Def.: >Adventivspross, der an einem Laubblatt (z. B. an der Ansatzstelle eines Fiederblattes oder in einer Kerbe am Blattrand) entsteht und nach Ablösung von der Mutterpflanze selbständig lebensfähig ist.<

Phyllogene Sprosse können ohne besondere Induktion (z. B. *Cardamine amara*) oder verletzungsbedingt (z. B. *Drosera rotundifolia*) auftreten.

Rhizom

Def.: >Unterirdischer bzw. bodennaher, meist verdickter, kurzgliedriger, speichernder, homorhiz bewurzelter, langlebiger (> 1 Jahr) und meist mit Niederblättern besetzter Spross. Nach Verzweigung kann es bei proximalem Absterben zur Dividuenbildung kommen.<

Erhebliche Schwierigkeiten ergeben sich bei vielen Arten hinsichtlich der Abgrenzung zwischen Rhizom und Ausläufer, selbst wenn beispielsweise ein Durchmesser-Längenverhältnis der Internodien (z. B. 1 : 3 – WERNER 1975; 1 : 2 ROTHMALER et al. 2002) zugrundegelegt wird. Einerseits ist dies subjektiv, andererseits hängen solche Proportionen sehr häufig von Standortfaktoren ab und sind daher vielfach variabel. Ähnlich subjektiv ist die Unterscheidung zwischen pachymorphen (kurzen, dicken, oft stark verzweigten) und leptomorphen (langen, schlanken, oft unverzweigten) Rhizomen (vgl. LEAKEY 1981). Darüber hinaus besitzen die unterirdischen Sprosse vieler Arten sowohl Speicher- als auch Ausbreitungsfunktion und sind dann entweder verhältnismäßig langgliedrig (z. B. *Physalis alkekengi*) oder dick (z. B. *Typha*-Arten). Für solche Fälle wurde der Begriff „Ausläuferrhizom“ (s. d.) eingeführt. Bei verschiedenen Arten treten sowohl Rhizome als auch Ausläufer auf (z. B. *Achillea ptarmica*). Auch die Unterscheidung zwischen Rhizom und Pleiokorm (s. d.) ist oft problematisch, was zur Verwendung des Begriffs „Rhizompleiokorm“ (s. d.) geführt hat.

Einige Arten (z. B. *Iris sibirica*) enwickeln in jungen Jahren dichte mehr oder weniger kreisförmige Sprossverbände. Später sterben die älteren, zentralen Teile ab, so dass ähnlich wie bei manchen Süßgräsern oder Seggen ringartige Sprossverbände entstehen, die wiederum in einzelne Segmente zerfallen können.

Bei manchen Arten dienen die rhizomartigen Sprossabschnitte nicht der Vermehrung und Ausbreitung. Sie sind meist nur kurz und überdauern lediglich eine Vegetationsperiode (z. B. *Parnassia palustris*). Solche Arten entwickeln zum Überdauern häufig Turionen (z. B. *Epilobium ciliatum*).

Nicht alle Rhizome sind mit Niederblättern besetzt (z. B. *Acorus calamus*).

Rhizompleiokorm

Def.: >System von mehr oder weniger gedrungenen, mehrere Jahre persistierenden Sprossachsen, die vor allem in den ersten Jahren der Individualentwicklung bevorzugt am Wurzelkopf der Hauptwurzel entspringen. Die Innovation erfolgt anfangs bevorzugt aus basalen Achselknospen, später stärker aus den rhizomartigen, adventiv bewurzelten Sprossachsen, die zu dieser Zeit die Verbindung zur Hauptwurzel verloren haben können.<

Bei zahlreichen Arten kann im Laufe der Individualentwicklung das ursprünglich vorhandene Pleikorm in einzelne selbständig lebensfähige Teile zerfallen, die in Bau und Funktion Rhizomen entsprechen. Damit liegt gleichzeitig eine Funktionserweiterung von ursprünglich nur Speicher- zu zusätzlicher Ausbreitungsfunktion vor. Ein typisches Beispiel ist *Tanacetum vulgare*. Einzelne Individuen können im Laufe von Jahren, ausgehend von einem Pleiokorm, einen horstartigen Trupp bilden, dessen unterirdische rhizomartige Verzweigungen nach Abtrennung aufgrund der reichlichen sprossbürtigen Bewurzelung selbständig lebensfähig sind. Die Hauptwurzel verliert damit ihre dominierende Rolle und kann im Laufe der Zeit absterben. Bei sehr alten Individuen lässt sich dann nicht mehr erkennen, ob es sich ursprünglich um ein Pleiokorm oder bereits von Anfang an um Rhizome gehandelt hat.

Sprossknolle

Def.: >Verdickter, meist unterirdischer, rundlicher, kurzlebiger (< 1 Jahr) Sprossabschnitt, der der Speicherung dient.<

Im weiteren Sinn gehören hierzu sowohl Haupt- als auch Seitensprosse, wobei letztere vor allem am Ende von Ausläufern entstehen und gesondert als Ausläuferknollen (s. d.) bezeichnet werden. Als Sprossknollen i. e. S. werden nur Verdickungen des Hauptsprosses selbst berücksichtigt. In den meisten Fällen sind die Haupttriebe der aufeinanderfolgenden Jahrgänge sympodial verkettet, so dass es sich jeweils um Tochterknollen handelt (z. B. *Gladiolus palustris*).

Turio

Def.: >Vegetativer gestauchter, meist knospenartiger Spross, der mit Blättern oder Blattteilen überwintert und meist erst nach der Ablösung von der Mutterpflanze austreibt.<

Zu den Turionen gehören sowohl die für die Wasserpflanzen typischen Überdauerungs- und Ausbreitungseinrichtungen als auch die vor allem bei Landpflanzen als Schuppenknollen, Gemmen und Hibernakeln bezeichneten Strukturen.

Turionen sind Ausbreitungs- und/oder Speicherorgane, die im Unterschied zu den Ausläuferknollen nicht primär im Achsengewebe, sondern in Blättern oder Blattteilen speichern. Vor allem bei Wasserpflanzen (z. B. *Aldrovanda vesiculosa*) handelt es sich dabei um undifferenzierte, kleine grüne Blätter. Schuppenartige, teilweise grüne oder ergrünende Niederblätter treten z. B. bei *Epilobium palustre* auf. Manche Arten entwickeln unterirdische, mit Schuppenblättern besetzte Ausläuferenden (z. B. *Glaux maritima*). Deutlich verdickte Niederblätter können ebenfalls speichern (z. B. *Adoxa moschatellina*). Die Turionen lösen sich von der Mutterpflanze entweder nach deren Absterben (vor allem bei Wasserpflanzen) oder wenn die speichernden Sprossabschnitte zu neuen Individuen auswachsen (z. B. *Glaux maritima*).

Wurzelspross

Def.: >Aus Primär- oder Seitenwurzeln entspringender Spross, der homorhiz bewurzelt und bis zum Erreichen der Bodenoberfläche entweder unbeblättert ist oder Niederblätter trägt.<

Wurzelsprosse sind entweder die einzige Möglichkeit zur vegetativen Reproduktion (z. B. *Convolvulus arvensis*), oder sie treten zusätzlich zu anderen Formen vegetativer Reproduktion auf (z. B. *Euphorbia esula*). Nicht berücksichtigt wurden Angaben zu rein verletzungsbedingter (reparativer) Wurzelsprossbildung (z. B. *Plantago media* – WITTROCK 1884). Funktionell handelt es sich bei den Haustorialsprossen, die sich aus den Senkern mancher parasitischer Arten (z. B. *Orobanche minor*) entwickeln, ebenfalls um Wurzelsprosse, so dass sie unter dieser Kategorie berücksichtigt wurden.

Zwiebel

Def.: >Gestauchter Sprossabschnitt mit z.T. fleischig verdickten Niederblättern oder Blattbasen, die der Speicherung dienen< (z.B. *Leucojum vernum*).

Unterschieden wird in der Tabelle zwischen den Zwiebeln bzw. Tochterzwiebeln (unterirdisch) einerseits und den Brutzwiebeln (oberirdisch) andererseits. Zwiebeln i.w.S. dienen der Speicherung. Bei den Tochterzwiebeln (in den Achseln der Niederblätter oder basalen Laubblätter einer Zwiebel angelegte Seitensprosse) handelt es sich gleichzeitig um Ausbreitungsorgane, die sich nach der Aufzehrung der Mutterzwiebel verselbständigen. Brutzwiebeln sind hingegen eine Form von Bulbillen (s.d.).

4.4 Speicherorgane

Das Vorhandensein von Speicherorganen steht in den meisten Fällen in engem Zusammenhang mit der Fähigkeit zur vegetativen Vermehrung und Ausbreitung. Aus diesem Grund kommen in der Spalte „Speicherorgane“ mit Ausnahme der Wurzelsprosse und der Fragmentierung (außer Horstzerfall) alle bei den „Formen der vegetativen Reproduktion und Ausbreitung“ genannten Möglichkeiten vor. Die Definitionen dort treffen auch auf die Speicherorgane zu. Ergänzungen bzw. Anmerkungen sind nur für Ausläufer, Horst, Rhizom, Rosetten und Speicherwurzeln notwendig. Bei zahlreichen Arten liegen die Speicherorgane nur in Einzahl vor und dienen deshalb ausschließlich der vegetativen Reproduktion, d.h. dem Selbsterhalt des Individuums (Pleiokorm, Rübe, Hypokotylknolle, teilweise Wurzelknolle). Auf die Problematik „Horst“ wird gesondert eingegangen.

Die Sukkulenz wird als besondere Form der Speicherung (Wasser) sowohl bei den Speicherorganen als auch bei den Metamorphosen berücksichtigt.

Zahlreiche Arten besitzen keine extra ausgebildeten Speicherorgane, obwohl auch sie selbstverständlich speichern. Dies betrifft vor allem Gehölze (Makro-, Nano- und Hemiphanerophyten) sowie Chamaephyten (z.B. markreicher „Stamm“ bei *Brassica oleracea*).

Ausläuferrhizom,
Ausläuferknolle,
Ausläuferzwiebel,
Bulbille,
Rhizom,
Rhizompleiokorm,
Sprossknolle,
Turio,
Zwiebel

s. Formen der vegetativen Vermehrung und Ausbreitung

Ausläufer

Aufgrund der oft problematischen Trennung zwischen Ausläufer und Rhizom wurden die Ausläufer i.d.R. als Speicherorgane berücksichtigt. Ausnahmen hiervon sind *Hieracium* (BRÄUTIGAM, pers. Mitt.), die Lemnaceae (aufgrund der Kurzlebigkeit) und wegen der Verholzung die Ausläufer der Gehölze (Makro-, Nano- und Hemiphanerophyten).

Horst

Def.: >Kreisförmiger Verband aus mehr oder weniger aufrecht wachsenden Sprossen, die in Folge reicher und räumlich mehr oder weniger regelmäßiger Verzweigung der basal gedrungenen, homorhiz bewurzelten Sprossabschnitte dicht gedrängt stehen.<

Horste lassen sich unter bestimmten Aspekten jeweils als besondere Form des Rhizoms und des Pleiokorms auffassen. Die Einordnung des Horstes in die Rubrik „Speicherorgane“ erfolgt in Hinblick darauf, dass es sich um einen mit dem Pleiokorm vergleichbaren Sprossverband handelt. Dies bezieht sich auf die z. T. fehlende Separation in einzelne Dividuen. Die Speicherung erfolgt in den unterirdischen gestauchten Abschnitten der Sprossachsen sowie in den oft wintergrünen (Rosetten-)Blättern (z. B. *Corynephorus canescens*). Eine Zuordnung der Arten zu Rhizom- und/oder Ausläuferpflanzen ist schwierig, da die unterirdischen, gestauchten Sprossabschnitte zwar großenteils der Speicherung dienen, jedoch meist verhältnismäßig dünn sind. Die Einstufung dieser Sprosse als Ausläufer ist hingegen aufgrund der genannten Speicherfunktion sowie der geringen Länge nicht angebracht. Findet hingegen ein Zerfall der Horste, z. B. in Folge des Absterbens zentraler Teile statt (Ringhorstbildung), handelt es sich aufgrund der Dividuenbildung um eine Variante der vegetativen Vermehrung und Ausbreitung (Fragmentation, z. B. *Carex humilis*). Dies entspricht dem proximalen Absterben von Rhizomstücken und der dadurch verursachten Verselbständigung von Rhizomverzweigungen.

Hypokotylknolle

Def.: >Verdickung des Hypokotyls mit Speicherfunktion.<

Da außer dem Hypokotyl meist auch Teile der Sprossachse und der Hauptwurzel verdickt sind, ist eine eindeutige Abgrenzung zwischen den einzelnen Organen in den meisten Fällen kaum möglich. Die Hypokotylknolle dient aufgrund der Individuenbindung lediglich der vegetative Reproduktion und nicht der Ausbreitung. Hypokotylknollen sind bei den bi- bzw. pluriennen Arten kurzlebig und werden während der (einmaligen) Blütenbildung aufgebraucht (z. B. *Chaerophyllum bulbosum*). Bei ausdauernden Arten dient die Knolle während des gesamten Lebens als Nährstoffspeicher (z. B. *Cyclamen purpurascens*).

Pleiokorm

Def.: >System von gedrungenen, ausdauernden Sprossachsen, die am Wurzelkopf der persistenten Hauptwurzel entspringen. Die Innovation erfolgt aus basalen Achselknospen. Die Verbindung der Sprosse zur Hauptwurzel geht nicht verloren< (z. B. *Artemisia vulgaris*).

Die Zuordnung zu Pleiokormen oder Rhizomen ist oft dann problematisch, wenn die teilweise plagiotropen basalen Teile des Sprosssystems mehr oder weniger stark sprossbürtig bewurzelt sind und später zur Verselbständigung tendieren (s. Rhizompleiokorm). Mit der Dividuenbildung erfolgt gleichzeitig der Übergang von der rein vegetativen Selbstreproduktion, die für das Pleiokorm typisch ist, zur Vermehrung und Ausbreitung. Arten, die nach unterschiedlichen Angaben direkt oder indirekt entweder als Pleiokorm- oder als Rhizompflanzen charakterisiert sind, wurden als Übergangstyp (Rhizompleiokorm) eingeordnet (z. B. *Tanacetum vulgare*).

Zu Pleiokormen werden auch polsterartige Pflanzen gerechnet, wenn die Verbindung der Sprosse untereinander und mit der Hauptwurzel erhalten bleibt (z. B. *Arabis caerulea*).

Rhizom

Obwohl Rhizome charakteristisch für ausdauernde Arten sind, werden sie vereinzelt auch bei biennen (hapaxanthen) Vertretern aufgeführt, wenn die Speicherung aufgrund stärker verdickter basaler Sprossabschnitte offenbar in stärkerem Umfang dort als in den Wurzeln erfolgt (z. B. *Crepis biennis*).

Rosette

Eine Laubblattrosette ist für zahlreiche Arten eine wichtige und teilweise die weitgehend einzige Möglichkeit der Speicherung von Assimilaten bzw. der ununterbrochenen Photosynthese bei geeigneten abiotischen Bedingungen. Dies trifft vor allem für kurzlebige Arten zu, die mit Rosetten überwintern und keine oder nur begrenzte andere Speichermöglichkeiten (Speicherwurzeln, Rüben) besitzen.

Da die Ausbildung von Rosetten gesondert berücksichtigt ist, wird hierauf bei den Speicherorganen nicht eingegangen.

Rübe

Def.: >Verdickte Hauptwurzel, die einschließlich des verdickten Hypokotyls und Epikotyls der Speicherung dient.< (z. B. *Scorzonera humilis*)

Die Rübe kann hinsichtlich ihrer besonderen Speicherfunktion als Sonderform der Pfahlwurzel betrachtet werden, wobei letztere nicht gesondert ausgewiesen ist. Eine klare Abgrenzung zwischen Rübe und Pfahlwurzel ist nur selten möglich, da auch nicht verdickte Pfahlwurzeln speichern. Im Unterschied zum Pleiokorm ist die Rübe nur von einer Innovationsknospe gekrönt. Mit zunehmendem Alter der Pflanze kann sich allerdings der Rübenkörper in mehrere Äste aufspalten, und infolge der Vergrößerung des Wurzelkopfes und der Zunahme basaler ausdauernder Achsenabschnitte, aus deren Knospen die Innovation erfolgt, kann sich ein Pleiokorm entwickeln (z. B. *Taraxacum* Sect. *Ruderalia*).

Bei Arten mit einem Pleiokorm lässt sich häufig schwer entscheiden, ob es gerechtfertigt ist, die Hauptwurzel gesondert als Rübe zu bezeichnen. Letzteres erfolgte immer dann, wenn es sich um eine mehr oder weniger fleischige Hauptwurzel handelt (z. B. *Taraxacum* Sect. *Ruderalia*). Dennoch können alte Exemplare stark verholzt sein.

Hinsichtlich ihrer Struktur und Funktion kann auch die Hauptwurzel von *Anthriscus sylvestris* als Rübe angesprochen werden, obwohl es sich bei vegetativ entstandenen Pflanzen morphogenetisch um eine sprossbürtige Wurzel handelt, die zur Rübe wird. Dieser Sonderfall ist daher besser als „sekundäre Rübe“ zu bezeichnen.

Speicherwurzel (= Knollenwurzel)

Def.: >In manchen Abschnitten verdickte sprossbürtige oder Seitenwurzel, die der Stoffspeicherung dient und im Unterschied zu Wurzelknollen die ursprüngliche Funktion der Stoffaufnahme und Verankerung im Boden nicht verloren hat< (z. B. *Hemerocallis fulva*).

Berücksichtigt wurden nur Arten mit Speicherwurzeln entsprechend der o. g. Definition. Vertreter, die lediglich mehr oder weniger dicke, aber im Wurzelumfang gleichmäßige bzw. sich distal allmählich verjüngende Wurzeln entwickeln, wurden nicht in die Tabelle aufgenommen, obwohl auch sie in vielen Fällen Speichergewebe enthalten.

Sukkulenz

Def.: >Vorhandensein von Gewebe mit besonderer Wasserspeicherkapazität.<

Bei Arten der mitteleuropäischen Flora kommen lediglich Blatt- und Spross-, jedoch keine Wurzelsukkulenz vor. Blatt- und Sprosssukkulenz treten meist zusammen auf (z. B. *Portulaca oleracea*).

Wurzelknolle

Def.: >Von einer Innovationsknospe gebildete verdickte, unverzweigte sprossbürtige Wurzel, die vorrangig der Stoffspeicherung und nicht oder nur in beschränktem Maße der Stoffaufnahme dient< (z. B. *Ranunculus ficaria*).

Wurzelknollen allein dienen ausschließlich der Speicherung und können allenfalls als Teil einer vegetativen Vermehrungs- oder Ausbreitungseinheit bezeichnet werden (s. Innovationsknospe mit Wurzelknolle) und sind nicht diese selbst, wie oft fälschlich angegeben wird.

4.5 Metamorphosen der Sprossachse

Die Angepasstheit einer Art spiegelt sich in vielen Fällen in Organmetamorphosen wider. Diese können im Bereich der Sprossachsen, Wurzeln und Blätter auftreten. Metamorphosen besitzen in den meisten Fällen nicht nur eine, sondern mehrere spezielle Funktionen, die eng miteinander in Bezug stehen. Sehr deutlich ist dies bei Rhizomen. Hier dienen die verdickten Sprossachsen, deren Glieder mehr oder weniger stark verkürzt sind, vor allem der Speicherung. Gleichzeitig bieten sie für vielen Arten auch eine bzw. die einzige Möglichkeit der vegetativen Ausbreitung. Ähnlich verhält es sich mit Zwiebeln/Tochterzwiebeln, die als gestauchte Sprossachsen mit fleischigen Niederblättern primär Speicherfunktion besitzen und zugleich Ausbreitungseinheiten sind. Die enge Beziehung zwischen Ausbreitungs- und Speicherfunktion tritt außer bei den genannten zwei Beispielen bei mehreren weiteren Metamorphosen auf, so dass hierbei auf die Definitionen im Abschnitt „Vegetative Vermehrung und Ausbreitung“ verwiesen werden kann.

Ausläufer,
Ausläuferknolle,
Ausläuferrhizom,
Ausläuferzwiebel,
Bulbille,
Pleiokorm,
Rhizom,
Rhizompleiokorm,
Sprossknolle,
Turio,
Zwiebel
s. Vegetative Vermehrung und Ausbreitung

Assimilationsspross
Def.: >Sprossachse, die anstelle von oder zusätzlich zu Blättern der Photosynthese dient.<
Als Assimilationssprosse werden nur solche Sprossachsen berücksichtigt, die aufgrund der starken Reduzierung oder des Fehlens von Laubblättern die Funktion der Photosynthese übernehmen. Dies kann z. B. in Form von Phyllokladien (z. B. *Asparagus officinalis*) oder rutenförmigen Langtrieben (z. B. *Cytisus scoparius*) verwirklicht sein. Bei den krautigen Pflanzen ist der Anteil der Sproßachse an der Photosyntheseleistung im Vergleich zu den Gehölzen proportional deutlich höher, da in den unverholzten Sprossabschnitten Assimilationsgewebe ausgebildet ist. Primär dienen diese Sprosse jedoch nicht der Assimilation.

Sprossdorn
Def.: >An Festigungsgewebe reiche, pfriemliche, stechende Struktur, die meist die Stelle eines Seitensprosses einnimmt< (z. B. *Prunus spinosa*).

Sprossranke
Def.: >Fadenförmiger verzweigter oder unverzweigter Spross, der dem Festhalten an Stützen dient.<

Die Interpretation der Ranken als Haupt- oder Seitensprosse bei den heimischen Vertretern der Vitaceae, als einzige mitteleuropäische Taxa mit Sprossranken ist umstritten (vgl. BELL 1994 nach [TUCKER & HOEFERT 1968, SHAH & DAVE 1970, GERRATH & POSLUSZNY 1988, TROLL & WEBERLING 1989]).

Stammsukkulenz
Def.: >Reichliches Vorhandensein von Wasserspeichergewebe, das fleischig verdickte Sprossachsen bedingt< (z. B. *Salicornia europaea*).

4.6 Metamorphosen der Wurzel

Wurzelmetamorphosen sind im Vergleich zu Sprossmetamorphosen deutlich seltener. Neben den jeweils nur bei einer Art vorkommenden Kletter- und Brettwurzeln zählen hierzu Rüben, Wurzelknollen, Speicherwurzeln und Wurzelsprosse, die bereits unter den Abschnitten „Vegetativen Vermehrung und Ausbreitung“ und „Speicherorgane“ definiert wurden. Wurzelsprosse sind i. e. S. allerdings keine Metamorphosen sondern Adventivbildungen der Wurzel. Es handelt sich dabei nicht um Struktur- oder Funktionsabwandlungen des Grundbauplanes der Wurzel selbst, sondern um Gewebe- und Organneubildungen, vergleichbar mit denen der Adventivwurzeln an Sprossachsen.

Als Metamorphose wird hier auch die Wurzellosigkeit aufgeführt, die hauptsächlich bei Parasiten auftritt.

Brettwurzel
Def.: >Obere Seitenwurzel bei Bäumen, deren verdickte Oberseite brettartig am Stamm hinaufreicht und der besseren Stabilität dient< (nur *Ulmus laevis*).

Kletterwurzel (= Haftwurzel)
Def.: >Kurze sprossbürtige Luftwurzel, die sich an ihre Unterlage anklammert< (nur *Hedera helix*).

Rübe,
Wurzelknolle,
Wurzelspross
s. Vegetative Vermehrung und Ausbreitung

Speicherwurzel
s. Speicherorgane

Wurzellosigkeit
Bei verschiedenen Schmarotzern, sowohl Hemi- (z. B. *Viscum album*) als auch Holoparasiten (z. B. *Cuscuta*), sind keine Wurzeln entwickelt. Die Stoffaufnahme aus dem Wirtsorganismus erfolgt über Haustorialorgane, die in dessen Leitungsbahnen eindringen.

Manche Wasserpflanzen haben ebenfalls keine Wurzeln, leben jedoch nicht parasitisch, sondern nehmen Wasser und Nährstoffe über speziell ausgebildete Blätter (*Salvinia natans*) oder über den Vegetationskörper (*Wolffia arrhiza*) auf.

4.7 Rosetten

Die Ausbildung von Rosetten ist für zahlreiche Arten eine wichtige Voraussetzung für erfolgreiche Raum- und Lichtkonkurrenz sowie zur Stoffspeicherung. Typische Beispiele für

diese dreifache Bedeutung sind die Rosetten von *Verbascum*-Arten, die aufgrund der großen, dem Boden aufliegenden Rosettenblätter kaum andere Pflanzen aufkommen lassen bzw. vorhandene Pflanzen im Wachstum deutlich beeinträchtigen. Mit dem Raum- und Lichtgewinn (Lichtschacht-Effekt) vermindern die Arten gleichzeitig die Nährstoffkonkurrenz durch andere Individuen.

Vor allem für kurzlebige hapaxanthe Arten sind Blattrosetten eine effektive Möglichkeit der Stoffspeicherung während ungünstiger (Winter-)Perioden, da ihnen (vor allem den Annuellen) andere Speichergewebe oder -organe weitgehend fehlen. Bi- und plurienne (hapaxanthe) Arten können hingegen auch in den teilweise rübenartigen Pfahlwurzeln speichern. Winterannuelle haben aufgrund der im Herbst angelegten Rosetten gegenüber den Sommerannuellen einen Entwicklungsvorsprung. Ephemere können ihre Individualentwicklung deshalb bereits im Frühjahr beenden (z. B. *Erophila verna*). Nicht alle Winterannuellen sind jedoch Rosetten- oder Halbrosettenpflanzen (z. B. *Veronica hederifolia*).

Es wird hier nicht danach unterschieden, ob die Rosetten überwintern oder im Frühjahr zu Beginn des Sprosswachstums erst kurze Internodien gebildet werden und es dadurch anfangs zu rosettigem Wuchs kommt.

Unterschieden wird zwischen Ganz- und Halbrosetten- sowie rosettenlosen Pflanzen. Rosetten bestehen mindestens aus drei Laubblättern. In manchen Fällen ist die Anzahl der grundständigen Laubblätter variabel, so dass manche Arten sowohl als Nicht- als auch als Halb- bzw. Ganzrosettepflanze eingestuft werden (z. B. *Scilla siberica* mit 2-4 Laubblättern).

Bei zahlreichen Arten der Gattung *Hieracium* sind jeweils zwei Formen der Rosettenbildung bzw. Rosettenlosigkeit vorhanden, von denen meist eine typischer (1), die andere weniger typisch (2) ist. Nachfolgend wird eine kurze Charakteristik der unterschiedlichen Kombinationen gegeben (BRÄUTIGAM pers. Mitt.):

Ganzrosettenpflanze (1), Halbrosettenpflanze (2): Individuen einer Art manchmal oder immer mit einem Stengelblatt, dieses entweder nahe der Rosette und/oder relativ klein (z. B. *Hieracium piliferum*).

Halbrosettenpflanze (1), Ganzrosettenpflanze (2): Individuen einer Art mit einem gut entwickelten Stengelblatt, dieses jedoch nicht immer ausgebildet bzw. bei einem Teil der Unterarten überhaupt fehlend, oder 0–3 Stengelblätter, diese jedoch stark reduziert (z. B. *Hieracium murorum*).

Halbrosettenpflanze (1), rosettenlose Pflanze (2): Rosettenlose Pflanzen, die jedoch in ihrer Entwicklung ein Rosettenstadium durchlaufen können, wobei die Rosettenbildung bei einem Teil der Unterarten der Normalfall ist, oder es tritt eine Rosette auf, die zur Blütezeit jedoch abgestorben ist (z. B. *Hieracium echioides*).

Rosettenlose Pflanze (1), Halbrosettenpflanze (2): Rosettenlose Pflanzen, die jedoch in ihrer Entwicklung ein Rosettenstadium durchlaufen können, zumindest bei einzelnen Unterarten (z. B. *Hieracium laevigatum*).

Schwierigkeiten ergeben sich bei zahlreichen ausläufer- und rhizombildenden Arten bei der Beurteilung der Rosettenbildung. Mit Beginn des orthotropen Wachstums der Erdsprosse erfolgt in der Regel der Übergang von Nieder- zu Laubblättern, so dass eine klare Abgrenzung einer Rosette oft nicht möglich ist, zumal sich meist schon nach wenigen, kurzen Internodien der Spross bei der Entwicklung des Blütenstandes streckt. Da in den meisten Fällen prinzipielle Übereinstimmung am ehesten mit halbrosettigem Wuchs besteht, wurden die Arten entsprechend eingeordnet. Besonders häufig trifft dies für monokotyle Arten zu.

Als Halbrosetten- und Rosettenpflanzen wurden auch solche Arten eingestuft, bei denen die Blätter lediglich gedrängt an der Sprossachse aufeinanderfolgen, ohne dass sich die Blattspreiten tatsächliche gegenseitig teilweise decken. Dies betrifft Arten mit gestielten Blättern,

wie z. B. *Petasites hybridus*. Auch die Rosetten der Grasartigen, Liliaceae, Amaryllidaceae u. a. erfüllen nicht die „ideale ökologische Funktion“, wie z. B. bei *Verbascum*- oder manchen *Plantago*-Arten. Obwohl die Frage nach dem Vorhandensein bzw. der Bedeutung einer Rosette auch bei zahlreichen weiteren Arten, insbesondere Gehölzen, von vornherein keine Relevanz besitzt, wurden diese Arten der Einheitlichkeit halber mit berücksichtigt und dementsprechend als rosettenlose Pflanzen eingruppiert.

Ganzrosettenpflanze

Def.: >Laubblatttragender Spross besteht ausschließlich aus gestauchten Internodien, so dass alle Laubblätter rosettig gedrängt angeordnet sind. Nur der Blüten tragende Abschnitt besteht aus gestreckten Internodien, zwischen denen keine oder lediglich brakteose Blätter eingeschaltet sind.<

Bei Ganzrosettenpflanzen mit monopodialem Wuchs bleibt die rosettige Blattanordnung während des gesamten Lebens der Pflanze erhalten, d. h. sie wächst an ihrer Spitze mit ein und demselben Meristem weiter. Die Blütensprosse entstehen seitlich (z. B. *Plantago lanceolata*). Bei Arten mit sympodialem Wuchs wird das Spitzenmeristem mit der Blütenbildung aufgebraucht, und neue Rosetten entwickeln sich aus Achselknospen (z. B. *Taraxacum* Sect. *Ruderalia*). Die Entwicklung von (rosettigen) Seitensprossen aus den Achseln von Rosettenblättern führt aufgrund der analogen Entwicklung folgender Sprossgenerationen zur Polsterbildung (z. B. *Armeria maritima*). Zwischen monopodialem und sympodialem Wuchs wird nicht unterschieden.

Halbrosettenpflanze

Def.: >Die Sprossachse besteht aus einem gestauchten („rosettenbildenden“) und einem gestreckten laubblattragenden Abschnitt.<

Mit der Blütenbildung werden die Rosetten bei den meisten Arten aufgezehrt und müssen bei ausdauernden Vertretern aus Achselknospen regeneriert werden. Ausnahmen bilden hierbei die sog. Etagenrosetten (z. B. *Drosera rotundifolia*) und Schwimmrosetten (z. B. *Trapa natans*). Bei ersteren kommt der halbrosettige Wuchs durch standortbedingte abwechselnde Ausbildung gestauchter und gestreckter Sprossabschnitte zustande, wodurch die Pflanzen dem Wachstum des Torfmooses, in dem sie häufig siedeln, folgen können. Schwimmrosetten bilden sich bei verschiedenen Wasserpflanzen erst dann, wenn die Sprossachsen, die anfangs aus gestreckten Internodien bestehen und typische Unterwasserblätter tragen, die Wasseroberfläche erreichen und das Sprosswachstum auf kurze Internodien umgestellt wird. Verbunden damit ist die Entwicklung von Schwimmblättern. Aufgrund der stark modifikativen Ausbildung von Stauchungszonen der Sprossachsen und damit verbundener rosettenartig genäherter Blattstellung bei verschiedene *Hieracium*-Arten (z. B. *Hieracium sabaudum*) werden diese nicht als Halbrosettenpflanzen sondern als rosettenlose Pflanzen eingestuft.

Rosettenlose Pflanze

Def.: >Die Sprossachse ist durchgehend gestreckt, so dass alle Laubblätter in mehr oder weniger deutlichem Abstand voneinander stehen< (z. B. *Chenopodium album*).

4.8 Kletterverhalten

Die Fähigkeit zum Klettern ermöglicht zahlreichen Arten einen höheren Lichtgenuss, da sie aufgrund der Struktur ihrer Sprossachsen meist nicht in der Lage sind, ohne Stützen aufrecht zu wachsen.

Ranken

Def.: >Klettern mit Hilfe von meist fadenförmigen, verzweigten oder unverzweigten Organen oder Organteilen, die sich aktiv an Stützen verankern< (z. B. *Vicia sepium*).

Bei den rankenden Arten wird nicht zwischen Spross- und Blattranken unterschieden. Sprossranken treten nur bei den drei Arten der Vitaceae (*Vitis vinifera, Parthenocissus inserta, P. tricuspidata*) auf und sind bei den „Sprossmetamorphosen" berücksichtigt. Die morphologische Herleitung der Ranken der Cucurbitaceae (Blätter, Sprosse) ist umstritten (vgl. BELL 1994). Bei den Laubblättern können entweder die gesamte Blattspreite (z. B. Zuchtformen von *Pisum sativum*), einzelne Spreitenabschnitte (z. B. *Vicia sativa*) oder die Rhachis (z. B. *Fumaria capreolata*) zur Ranke umgewandelt sein bzw. die entsprechende Funktion übernehmen.

Winden

Def.: >Aktives Klettern durch spiralartiges Umwachsen einer Stütze durch Sprossachsen< (z. B. *Calystegia sepium*).

Haftklettern

Def.: >Aktives Klettern durch Verankerung von Haftwurzeln in der Unterlage< (nur *Hedera helix*).

Spreizklimmen

Def.: >Passives Klettern durch Auflegen des Sprosssystems auf und/oder Durchdringen von Unterlagen< (z. B. *Pteridium aquilinum*).

Bei Spreizklimmern ermöglicht entweder allein die Architektur des Sprosssystems das Klimmen (z. B. *Cucubalus baccifer*), oder es sind (zusätzlich) besondere Strukturen wie Stacheln oder Klimmhaare ausgebildet (z. B. *Rubus*-Arten, *Galium aparine*). Die genannten morphologischen Unterschiede wurden nicht berücksichtigt.

4.9 Ernährungsweise

Die Spalte „Ernährungsweise" enthält Angaben darüber, ob die Arten als Parasitien, Vollmykotrophe oder Carnivore leben.

Holoparasit

Def.: >Pflanze die wegen des Fehlens von Chlorophyll vollständig auf die Aufnahme organischer Stoffe aus ihrem Wirt angewiesen ist< (z. B. *Lathraea squamaria*).

Hemiparasit

Def.: >Pflanze, die zwar Chlorophyll besitzt, jedoch Wasser und Nährsalze dem Wirt entzieht< (z. B. *Melampyrum nemorosum*).

Vollmykotrophe Pflanze

Def.: >Pflanze die wegen des Fehlens von Chlorophyll vollständig auf die Bereitstellung von organischen Stoffen durch Mykorrhiza-Pilze angewiesen ist< (z. B. *Neottia nidus-avis*).

Carnivore

Def.: >Pfanze, die mit Hilfe von Fallen oder klebrigem Sekret Kleintiere festhält, deren Eiweiß durch Enzyme aufgelöst und aufgenommen wird< (z. B. *Pinguicula vulgaris*).

5 Überblick über die Merkmalsverteilung

Da in vielen Fällen eine Art hinsichtlich eines Hauptmerkmales (z.B. Lebensform) mehrere Ausprägungsformen besitzen kann (z.B. Therophyt und Hemikryptophyt), ist die Summe der Prozentwerte für ein Hauptmerkmal häufig größer als einhundert. Die Prozentwerte beziehen sich auf die Gesamtzahl von 3553 Arten mit Angaben zur Morphologie. Zahlen- und Prozentwerte berücksichtigen bei der Auswertung in der Regel nur sichere Angaben (1). Wird auf nur gelegentlich vorkommende Merkmalsausprägungen (2) eingegangen, ist dies extra vermerkt.

5.1 Lebensform

Die Anteile der einzelnen Lebensformen sind sehr unterschiedlich. In der deutschen Flora dominieren mit 53,2 % Hemikryptophyten, gefolgt von Therophyten (19,4 %) und Geophyten (11,8 %). Obwohl die Pseudophanerophyten nur durch die Gattung *Rubus* vertreten sind, macht deren Anteil immerhin 8,5 % aus. Die übrigen Lebensformen sind deutlich seltener: Nanophanerophyten – 5,8 %, Chamaephyten – 4,8 %, Hydrophyten – 4,0 %, Makrophanerophyten – 3,6 % und Hemiphanerophyten – 2,4 %. Die häufigste Kombination von Ausprägungsformen ist die von Hemikryptophyten und Therophyten, die bei ca. 260 Arten vorkommt. 60 Arten gehören sowohl zu den Makro- als auch zu den Nanophanerophyten (zweithäufigste Kombination). Nur vereinzelte Arten können drei Wuchsformen zugeordnet werden, wie z.B. *Subularia aquatica* (Therophyt, Hemikryptophyt, Hydrophyt) oder *Matteuccia struthiopteris* (Hemikryptophyt, Chamaephyt, Geophyt).

5.2 Lebensdauer und Anzahl generativer Reproduktionen

Der überwiegende Teil der deutschen Flora (77 %) sind Arten, die sich immer plurienn-pollakanth, d.h. perennierend verhalten. Von den ca. 2 810 ausdauernden Arten können ca. 120 auch als Hapaxanthe vorkommen (sowohl annuell, bienn und/oder plurienn). Der größte Teil der Hapaxanthen sind Annuelle. Ca. 730 Arten (20,1 %) sind entweder ausschließlich annuell (ca. 610 Vertreter) oder können außerdem bi- und plurienn, in Ausnahmefällen auch ausdauernd sein. Bienne sind mit ca. 260 Vertretern (7,1 %) die zweitgrößte Gruppe der Hapaxanthen. Plurienn-hapaxanth sind lediglich 72 Arten (2,0 %). Gerade bei den bi- und pluriennen Hapaxanthen kann die tatsächliche Lebensdauer der einzelnen Individuen recht unterschiedlich sein, so dass vielfach zwei Ausprägungsformen als regulär (1) oder zumindest gelegentlich vorhanden (2) angegeben werden können. Wenige Arten können sowohl annuell, bienn als auch ausdauernd sein (z.B. *Acinos arvensis*).

5.3 Vegetative Vermehrung und Ausbreitung

Vegetative Vermehrung und Ausbreitung sind bei mehr als der Hälfte der berücksichtigten Arten in unterschiedlichem Umfang und durch verschiedene Strategien möglich. Dazu nicht in der Lage sind ca. 42 % der Arten, bei denen es sich neben den Hapaxanthen vor allem um Gehölze handelt.

Die häufigste Form der vegetativen Vermehrung ist die Ausläuferbildung im weitesten Sinne. Hierzu sind ca. 930 Arten (25,5 %) in der Lage (1). Werden die Arten, die zumindest gelegentlich (2) Ausläufer bilden, hinzugerechnet, sind es insgesamt ca. 1 030 Arten (28,1 %). Vermehrung durch Rhizome ist die zweithäufigste Form, die bei ca. 750 Arten (20,5 %) vorkommen kann. 149 Vertreter (4,1%) bilden regelmäßig (1) Wurzelsprosse. Zumindest gele-

gentlich (2) sind dazu weitere 31 Arten in der Lage, so dass sich insgesamt ca. 4,9 % der Arten auf diese Weise vermehren und ausbreiten können. Der Zerfall von Pleiokormen und die Bildung von Rhizompleiokormen ist für ca. 80 Vertreter (2,3 %) mehr oder weniger typisch. Turionen entwickeln sich regelmäßig bei 50 Arten (1,4 %). Bei weiteren 14 Vertretern kommen sie nur gelegentlich vor. In ähnlichem Umfang sind die zwiebelbildenden Arten (60 – 1,6 %) in der deutschen Flora vertreten. Ausläuferrhizome sind für 42 Arten (1,1 %) charakteristisch. Zur Fragmentation sind 54 Arten (1,5 %) typischerweise (1) in der Lage, bei weiteren 40 Arten tritt diese zumindest gelegentlich (2) auf (insgesamt 2,6 %). Während sich nur 4 Arten mehr oder weniger regelmäßig durch Innovationsknospen mit Wurzelknollen vermehren, kann es bei weiteren 44 Arten (Wurzelknollenorchideen) zumindest gelegentlich ebenfalls dazu kommen (insgesamt 1,3 %). Alle übrigen Möglichkeiten vegetativer Vermehrung und Ausbreitung kommen nur bei jeweils sehr wenigen Arten (< 1 %) vor.

5.4 Speicherorgane

Spezielle Organe bzw. Gewebe zur Speicherung sind bei knapp zwei Drittel der Arten vorhanden. Keine besonderen Einrichtungen hierfür besitzen ca. 1 360 Arten (37,2 %).

Die häufigsten Speicherorgane sind Rhizome, die bei ca. 25,1 % der Vertreter regelmäßig ausgebildet sind. Ausläufer kommen als zweithäufigste Form bei 515 Arten (14,1 %) regelmäßig (1) bzw. bei weiteren 78 Arten gelegentlich (2) vor (insgesamt 16,2 %). Rüben besitzen für gewöhnlich (1) 283 Arten (7,7 %), bei weiteren 38 Vertretern treten sie gelegentlich (2) auf (insgesamt 8,8 %). Horste sind im Wesentlichen auf die Gräser bzw. Grasartigen beschränkt und für 194 Arten (5,3 %) charakteristisch. Rhizompleiokorme dienen 80 Arten (2,2 %) neben der vegetativen Vermehrung auch der Speicherung. Weitere Ausprägungsformen der Speicherorgane, die bei 1–2 % der einheimischen Arten regelmäßig vorkommen, sind Zwiebeln (1,8 %), Wurzelknollen, Sprossknollen und Turionen (je 1,4 %), Ausläuferrhizome (1,1 %) Sukkulenz und Speicherwurzeln (je 1,0 %). Nur sehr selten treten Bulbillen, Ausläuferknollen (je 0,5 %), Hypokotylknollen (0,3 %) und Ausläuferzwiebeln (0,05 %) auf.

5.5 Metamorphosen der Sprossachse

Zwei Drittel der Vertreter der deutschen Flora besitzen mindestens eine Sprossmetamorphose. Entsprechend den Formen der vegetativen Vermehrung/Ausbreitung bzw. der Speicherorgane sind Ausläufer (1, 2) mit 28,3 % die häufigste Form der Sprossmetamorphosen, gefolgt von Rhizomen (1, 2–25,3 %) und Pleiokormen (1, 2–10,5 %). Rhizompleiokorme treten bei 2,2 % der Arten auf. Die übrigen Sprossmetamorphosen sind für wesentlich weniger Arten typisch. Mit Werten zwischen 1–2 % kommen Zwiebeln (1,8 %), Turionen (1,4 %), Sprossknollen (1,4 %), Ausläuferrhizome (1,1 %) und Sukkulenz (1,0 %) vor. Lediglich bei weniger als 1 % der Arten sind Dornen (0,6 %), Bulbillen, Ausläuferknollen (je 0,5 %), Assimilationssprosse (0,1 %) sowie Ausläuferzwiebeln, Brutsprösschen der Gräser (1, 2) und Sprossranken (unter 0,1 %) vertreten.

5.6 Metamorphosen der Wurzel

Nur ca. 16,2 % der Arten besitzen Wurzelmetamorphosen im weiteren Sinne. Wird die Betrachtung auf tatsächliche Umwandlungen der Wurzeln selbst reduziert, d.h. Wurzelsprosse und Wurzellosigkeit ausgeschlossen, sind es lediglich 11,0 %. Rüben sind die häufigste Form der Wurzelmetamorphosen, die im Regelfall (1) bei 283 Arten (7,7 %) und

gelegentlich (2) bei weiteren 38 Arten (insgesamt 8,8 %) vorkommen. 151 Arten entwickeln mehr oder weniger regelmäßig (1) Wurzelsprosse (4,1 %). Nur gelegentlich (2) kommen diese bei weiteren 31 Vertretern vor (insgesamt ca. 4,9 %). Deutlich seltener sind Wurzelknollen (50 Arten – 1,4 %), Speicherwurzeln (36 Arten – 1,0 %) und Wurzellosigkeit (16 Arten – 0,4 %). Brett- und Kletterwurzeln kommen nur bei jeweils einer Art vor.

5.7 Rosetten

Während rosettenlose und Halbrosettenpflanzen ungefähr ähnlich häufig sind (1 746 Arten – 47,8 % bzw. 1 675 Arten – 45,9 %), gehören nur 291 Arten (8 %) zu den Ganzrosettenpflanzen.

Auch hinsichtlich der Rosettenbildung können einige Arten mehreren Typen zugeordnet werden, wobei die Anzahl der Arten mit typischerweise (1) oder gelegentlich (2) vorhandenen Kombinationsmöglichkeiten vergleichsweise gering ist. Am häufigsten tritt die Kombination Nicht-/Halbrosettenpflanze auf (44 Arten).

5.8 Kletterverhalten

Aktiv klettern 65 Arten (1,8 %). Davon ranken 42 Vertreter (1,1 %), 22 sind Windepflanzen (0,6 %), und *Hedera helix* ist der einzige (Wurzel-) Haftkletterer. Die Zahl der passiv kletternden Arten (Spreizklimmer) ist mit 308 Arten (8,4 %) vergleichsweise hoch. Hierbei macht die Gattung *Rubus* den größten Teil aus (301 Arten).

5.9 Ernährungsweise

Nur vergleichsweise wenige Arten sind an spezielle Ernährungsweisen angepasst. In der deutschen Flora kommen 45 Hemiparasiten (1,2 %), 23 Holoparasiten (0,6 %), 15 carnivore (0,4 %) und 6 holomycotrophe Arten (0,2 %) vor.

Literatur:

ARRIGONI, P. V. (1996): A classification of plant growth forms applicable to the Floras and Vegetation types of Italy. – Webbia **50**: 3-203.

BARKMAN, J. J. (1988): New system of plant growth forms and phenological plant types. In: WERGER, M. J. A.; AART, P. J. M. van der; DURING, H. J. & VERHOEVEN, J. T. A. (Hrsg.): Plant form and vegetation structure. – The Hague (Acad. Publ.), S. 9-44.

BARKMAN, J. J. (1990): Groeiformen van planten in Nederland. – Stichting Utgeverij Koninkl. Vereinig., 33 S.

BEIJERINCK, M. W. (1887): Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. – Verh. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Afd. Natuurk., Tweede Sect. **25**: 1-146.

BELL, A. D. (1994): Illustrierte Morphologie der Blütenpflanzen. – Stuttgart (Ulmer-Verlag), 335 S.

Canadian Journal of Plant Science (1973 ff.): Biology of Canadian Weeds.

DAHMEN, F. W. (1994): Computerprogramm Terra Botanica. – Blankenheim (Rose GmbH).

EBEL, F. & MÜHLBERG, H. (1987): Vergleichend-ökomorphologische Untersuchungen an Pflanzen-Taxa eines Trocken- und Feuchtbiotops. – Hercynia N.F. **24**: 408-424.

EBEL, F. & MÜHLBERG, H. (1989): Ökomorphologische Studien an Schwingmoorpflanzen. – Hercynia N.F. **26**: 432-444.

ELLENBERG, H. & MUELLER-DOMBOIS, D. (1967): A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. – Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel **37**: 56-74.

ELLENBERG, H.; WEBER, H.E.; DÜLL, R.; WIRTH, V.; WERNER, W. & PAULISSEN, D. [Hrsg.] (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. (2. Aufl.) – Scripta Geobotanica **18**: 248 S.

HAEUPLER, H. & MUER, T. (2000): Bildatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Stuttgart (Ulmer-Verlag), 759 S.

HEGI, G. (Begr.) (1906 ff): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. – 1.-3. Aufl., München, Berlin.

HEINZELMANN, P. (1991): Über zwei- und mehrjährige hapaxanthe Pflanzen der mitteleuropäischen Flora. – Halle (Universität Halle-Wittenberg, Inst. f. Geobotanik), (Dipl.-Arb.), 91 S.

IRMISCH, T. (1850): Zur Morphologie der monokotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse. – Berlin (Verlag G. Reimer), 284 S.

JÄGER, E. J. & MÜLLER-URI, C. (1981): Wuchsform und Lebensgeschichte der Gefäßpflanzen Zentraleuropas. Bibliographie. T. 1-5. – Terrestrische Ökologie Sonderh. 1, Universitäts- und Landesbibliothek Sachsen-Anhalt.

Journal of Ecology (1943 ff): Biological Flora of the British Isles.

KÄSTNER, A. & KARRER, G. (1995): Übersicht der Wuchsformentypen als Grundlage für deren Erfassung in der „Flora von Österreich". – Florae Austriacae Novit. **3**: 1-51.

KIRCHNER, O.; LOEW, E. & SCHRÖTER, C. (1906-1942): Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. 1-4. – Stuttgart.

KLEYER, M. (1995): Biological traits of vascular plants. A database. – Arbeitsberichte Inst. Landschaftsplanung u. Ökologie Univ. Stuttgart N.F. **2**: 1-23.

KRUMBIEGEL, A. (1998): Growth forms of annual vascular plants in central Europe. – Nord. J. Bot. **18**: 563-575.

KRUMBIEGEL, A. (1999): Growth forms of biennial and pluriennial vascular plants in central Europe. – Nord. J. Bot. **19**: 217-226.

KUTSCHERA, L. & LICHTENEGGER, E. (1992): Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. Bd. 2 Pteridophyta und Dicotyledonae (Magnoliopsida). Teil I Morphologie, Anatomie, Ökologie, Verbreitung, Soziologie, Wirtschaft. – Stuttgart, Jena, New York. (Fischer-Verlag), 851 S.

LAMPE, M. v. (1999): Vorschlag zur Bezeichnung der Innovations- und Überdauerungsorgane bei terrestrischen Stauden Zentraleuropas. – Beitr. Biol. Pfl. **71**: 335-367.

LEAKEY, R. R. B. (1981): Adaptive biology of vegetatively regenerating weeds. – Adv. Appl. Biol. **6**: 57-90.

PÉNZES, A. (1960): Über die Morphologie, Dynamik und zönologische Rolle der Sprosskolonien bildenden Pflanzen (Polycormone). – Fragm. Florist. Geobot. Warszawa **6** (4): 501-515.

RAUH, W. (1937): Die Bildung von Hypokotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. – Nova Acta Leopold. N.F. **4**: 395-553.

RAUH, W. (1938): Über die Verzweigung ausläuferbildender Sträucher mit besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehung zu den Stauden. – Hercynia **1**: 187-231.

RAUH, W. (1940): Die Wuchsformen der Polsterpflanzen. – Bot. Arch. **40**: 289-462.

RAUNKIAER, C. (1934): The life forms of plants and statistical plant geography. – Oxford, 632 S.

RAUNKIAER, C. (1937): Plant life forms. – Oxford (Clarendon Press), S. 1-104.

ROTHMALER, W. (Begr.); BÄSSLER, M.; JÄGER, E. J. & WERNER, K. (1996): Exkursionsflora von Deutschland. Bd. 2 Gefäßpflanzen. 16. Aufl. – Jena (Fischer-Verlag), 639 S.

ROTHMALER, W. (Begr.); JÄGER, E. J. & WERNER, K. (2002): Exkursionsflora von Deutschland. Bd. 4 Gefäßpflanzen: Kritischer Band. 9. Aufl. – Heidelberg, Berlin (Spektrum-Verlag), 948 S.

TROLL, W. (1937): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1. Vegetationsorgane. T. 1. – Berlin (Borntraeger-Verlag), S. 1-955.

TROLL, W. (1939): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1. Vegetationsorgane T. 2. – Berlin (Borntraeger-Verlag), S. 957-2005.

TROLL, W. (1941): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1. Vegetationsorgane T. 3. – Berlin (Borntraeger-Verlag), S. 2007-2736.

TROLL, W. bearbeitet von SIEGERT, I. & SIEGERT, A. (1971): Register zur Vergleichenden Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1-3. – Koenigstein (Koeltz-Verlag), 190 S.

WAGENITZ, G. (1997): Wörterbuch der Botanik. – Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm (Fischer-Verlag), 532 S.

WERNER, K. (1975): Konzeption zur Wuchsformanalyse Höherer Pflanzen. – Zirkular 12. Int. Bot. Kongress, Leningrad 1975, (Mskr.).

WIEGLEB, G. (1991): Die Lebens- und Wuchsformen der makrophytischen Wasserpflanzen und ihre Beziehung zur Ökologie, Verbreitung und Vergesellschaftung der Arten. – Tuexenia **11**: 135-147.

WITTROCK, V. B. (1884): Ueber Wurzelsprosse bei krautigen Gewächsen, mit besonderer Rücksicht auf ihre verschiedene biologische Bedeutung. – Biol. Centralbl. **17**: 227-232, 257-264.

Neben den bibliographischen Verweisen für die einzelnen Arten im Tabellenteil sind nachfolgend solche Quellen aufgeführt, die darüber hinaus sowie neben der bereits o. g. Literatur berücksichtigt, jedoch aufgrund ihres Umfangs nicht bei jeder einzelnen Art zitiert wurden. Gleiches gilt auch für den überwiegenden Teil der o. g. Literatur.

GARCKE, A. (1972): Illustrierte Flora. Deutschland und angrenzende Gebiete. 23. Aufl. – Hamburg, Berlin (Parey-Verlag), 1607 S.

HANF, M. (1990): Ackerunkräuter Europas mit ihren Keimlingen und Samen. 3. Aufl., BLV München, DLG-Verl. Frankfurt/M., Landwirtschaftsverlag Münster-Hiltrup, Österr. Agrarverlag Wien, Bugra Suisse Wabern-Bern, 496 S.

KÄSTNER, A.; JÄGER, E. J. & SCHUBERT, R. (2001): Handbuch der Segetalpflanzen Mitteleuropas. Wien (Springer-Verlag), 609 S.

KLIMEŠ, L., KLIMEŠOVÁ, J., HENDRIKS, R. & van GROENENDAEL, J. (1997). CLO-PLA Datenbank zu klonalen Pflanzen. vgl.: Clonal plant architectures: a comparative analysis of form and function. In: de KROON, H. & van GROENENDAEL, J. (Hrsg.): The ecology and evolution of clonal plants. Leiden (Backhuys Publishers), S. 1-29.

OBERDORFER, E. (1994): Pflanzensoziologische Exkursinsflora. 7. Aufl. – Stuttgart (Ulmer-Verlag), 1054 S.

PAGE, C. N. (1997): The ferns of Britain and Ireland. 2nd ed. – Cambridge (Univ. Press), 540 S.

RAUNKIEAR, C. (1895-1899): De danske blomsterplanters naturhistorie. Bd. 1. Enkimbladede. – Kjobenhavn (Gyldendalske Boghandels Forlag), 724 S.

SCHMEIL, O.; FITSCHEN, J. (Begr.); SENGHAS, K. & SEYBOLD, S. (2000): Flora von Deutschland und angrenzender Länder. 91. Aufl. – Wiebelsheim (Quelle & Meyer-Verlag), 864 S.

SEBALD, O.; SEYBOLD, S.; PHILIPPI, G. & WÖRZ, A. (Hrsg.) (1990-1998): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Bd. 1-8. – Stuttgart (Ulmer- Verlag).

TROLL, W. (1954): Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Bd. 1. Der vegetative Aufbau. Jena (Fischer-Verlag), 258 S.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Anselm Krumbiegel
Clara-Zetkin-Str. 16
06114 Halle/S.
Deutschland
krumbiegel@germanynet.de