

Beiträge zur Wuchsform und Biologie der Gefäßpflanzen des herzynischen Raumes. 2: *Smyrniium perfoliatum* L. (Apiaceae)

ECKEHART J. JÄGER; KARSTEN RECKARDT

Abstract

JÄGER, E. J.; RECKARDT, K.: Growth form and life history of higher plants of Central Germany.2. *Smyrniium perfoliatum* L. (Apiaceae). - Hercynia N.F. **31** (1998): 103-116.

Smyrniium perfoliatum, an alien established in few places in Germany, belongs to a genus of 5-7 species distributed in the Mediterranean-Submediterranean-Iranian region. *S. perfoliatum* is a strictly summergreen pluriennial monocarpic tuber geophyte with exclusively generative reproduction. The structure of the adult plant is strongly fixed. The orthotropous stem bears at its base 4 scale leaves, 2 stalked, biternate basal leaves, 2-3 biternate cauline leaves and 4-6 undivided amplexicaul yellow-green bracts. All these bracts but the lowermost one subtend paraclades. Each paraclade develops only the 2 bract-like prophylls, that may subtend paraclades of the 2nd order. The main stem and all paraclades are terminated by double umbels. Only the terminal main inflorescence and those of the paraclades of the 1st order produce fruits.

The morphological character of the tuber emerges from its curious development. The vegetation point of the shoot becomes displaced into the primary root and is moved 6-8 cm into the soil with the growing root (the latter hitherto interpreted as cotyledonary sheath covered by root tissue). There a small tuber about 5 mm thick is developed from root and hypocotyle tissue in the spring of the germination year. During the 4-6 years of development to maturity, this tuber is thickened to about 2,5 cm. Every autumn it develops a few new roots, the proximal parts of which will become thickened and integrated into the tuber. Leaves of vegetative plants are alive from February to early June only, roots from October to June. Towards the end of June all leaves are withered. The generative plants have then only all the bracts and some roots alive, the biternate basal and cauline leaves being wilted long before. The dissemination time is towards the end of July. Distribution maps of all species of the genus *Smyrniium* and illustrations of the developmental stages of *S. perfoliatum* are provided.

Keywords: *Smyrniium perfoliatum*, life history, distribution, tuber development, growth form.

1. Einleitung : Geschichte, bisherige Untersuchungen

Smyrniium perfoliatum L. ist in Zentraleuropa nicht heimisch und nur an wenigen Stellen eingebürgert, vor allem in botanischen Gärten und Schloßparks (Halle, Schwetzingen, Wien, Mödling, Graz, Zürich, Teplice-Sanov (Teplitz-Schönau), bei Prag, Bratislava, Tmava). Da sich diese Art aber durch besonders interessante Wuchsmerkmale auszeichnet, wird sie in diesem Rahmen mit behandelt. Im 16. Jahrhundert wurde sie in Westeuropa als Nahrungspflanze kultiviert, in der Schweiz noch zu Beginn des 19. Jahrhunderts in Gärten und Weinbergen angepflanzt, die Wurzeln wurden im Altertum von den Griechen als Heilmittel verwendet. Das verwandte *S. olusatrum* L. wurde vom Altertum bis ins 16. Jahrhundert in Süd- und Westeuropa, in der Schweiz noch im 19. Jahrhundert anstelle von Sellerie (*Apium graveolens* L.) als Kulturpflanze angebaut (HEGI 1926, SCHULTZE-MOTEL 1986).

Eine frühere morphologische Untersuchung bezieht sich auf die Knollenbildung des mit *S. perfoliatum* nahe verwandten *S. rotundifolium*: GENEAU DE LAMARLIÈRE (1893) untersuchte die Knollen der Keimpflanze

dieser Art morphologisch und anatomisch und verglich sie mit denen anderer Arten der Apiaceae. TROLL (1937) erwähnt diese Arbeit, hat sie aber offenbar nicht ernst genommen, da er auf S. 752 *S. parfoliatum* nur im Zusammenhang mit Wurzelrübenpflanzen wie *Daucus* und *Pastinaca* nennt und auf die Knollenbildung nicht eingeht.

S. parfoliatum wurde von uns an zwei verwilderten und seit vielen Jahrzehnten konstanten Beständen im Botanischen Garten Halle über drei Jahre beobachtet. Der eine Bestand wächst auf frischem, flachgründigem, nährstoffreichem Boden zwischen *Hedera helix* im Schatten von *Aesculus* und *Cephalotaxus*, der andere an einer sonnigen Mauer unter einer großen *Pterocarya fraxinifolia*, ebenfalls auf frisch (-trockenem), nährstoffreichem Boden zusammen mit anderen verwilderten Apiaceen.

Die Pflanzen wurden markiert, zu verschiedenen Jahreszeiten und in verschiedenen Altersstadien ausgegraben, vermessen, die Größe und das Volumen der Knollen wurde bestimmt, die Blüten und die Diasporenproduktion ermittelt und die Knollen anatomisch untersucht. Auf einer Probefläche wurden alle Knollen während der Sommergeruhe ausgegraben, vermessen und wieder eingesetzt, um die weitere Entwicklung zu prüfen. Aussaatversuche wurden im Freiland und in Schalen zu verschiedenen Zeiten durchgeführt. Knospenpräparation zu verschiedenen Jahreszeiten diente der Ermittlung der Anlagezeit der einzelnen Organe.

2. Die Arten der Gattung *Smyrniumparfoliatum*, ihre Areale und Standorte

Smyrniumparfoliatum L. (Gelbdolde, Lectotyp: *S. olusatrum* L.) ist eine der 52 Gattungen und etwa 335 Arten der Apiaceen-Tribus Smyrnieae DRUDE (PIMENOV et LEONOV 1993). Hierher werden viele Gattungen aus Westeurasien gestellt (*Conium*, *Eremodaucus*, *Prangos*, *Scaligera*, *Cachrys*, *Smyrniopsis* u.a.), aber auch im mediterranen Klima der südwestlichen USA ist die Tribus reich vertreten (*Apiastrum*, *Musimon*, *Oreonema*,



Abb. 1 Verbreitung der Gattung *Smyrniumparfoliatum* L. Synanthrope Vorkommen von *S. olusatrum* auch in Chile und SO-Australien (Victoria, "occasionally in old suburban gardens")

Sphaerosciadium, *Orogenia*, *Tauschia* u.a.) Zur gleichen Tribus wird aber auch *Pleurospermum* gestellt, das als temperat boreale Ostseiten-Sippe (Konzentration auf der Ostseite Eurasiens und Beschränkung auf die Bergländer in Zentraleuropa) evtl. als plesiomorphe (ursprüngliche) Schwestersippe einer jungen Artengruppe in den Winterregengebieten mit *Trifolium lupinaster*, *Senecio nemorensis*-aggr. oder *Bupleurum longifolium* verglichen werden kann. Auch an diese im östlichen Eurasien weit verbreiteten Arten schließen sich artenreiche mediterrane Verwandtschaftskreise an. Die Tribus *Smyrnieae* wird allerdings von PIMENOV et LEONOV (1993) geradezu als Musterbeispiel eines künstlich umgrenzten Taxons angeführt, insofern bedarf das geschilderte Muster der Sippendifferenzierung der Überprüfung. Die Nachbargattung ist offenbar die wohl monotypische, im Hinblick auf die quirlständigen, fast ganzrandigen Brakteen stark abgeleitete armenisch-westiranisch/montane *Smyrniopsis* BOISS. GENEAU DE LAMARLIÈRE (1893) faßt *Smyrnum* mit *Bunium*, *Conopodium* und *Chaerophyllum* zur *Bunium*-Gruppe zusammen, die sich u. a. durch ähnliche Knollenbildung auszeichnet.

Smyrnum ist insgesamt ziemlich eng ans mediterran-(orientalisch-submediterrane) Winterregengebiet gebunden, nur in der Atlantischen Florenprovinz dringt die Gattung mit *S. olusatrum* synanthrop bis an die Nordgrenze der temperaten Zone vor (Abb. 1). Das Gattungsareal nimmt ein ökogeographisch einheitliches Gebiet ein, das sich auch bei anderen Sippen wiederfindet, z. B. bei *Geranium rotundifolium* und der Gattung *Apium*. Die Verbreitungskarten zeigen die Areale aller Arten der Gattung:

S. olusatrum L. (Abb. 2): makaronesisch-mediterran-west-zentral-(ost)submediterranean-atlantisch; auf den Britischen Inseln (dort vor allem litoral), in Makaronesien und wohl auch im größten Teil des französischen Areals synanthrop, der vorgeschobene Fundort Texel schon seit über 260 Jahren konstant. In Spanien an feuchten Ruderalstandorten (Urtico-Smyrnetum), daher vielleicht auch dort nur archäophytisch. Steigt auf den Balearen und in Süditalien bis 800 m, in Catalonien bis 550 m, in der Türkei bis 300 m, auf Zypern bis

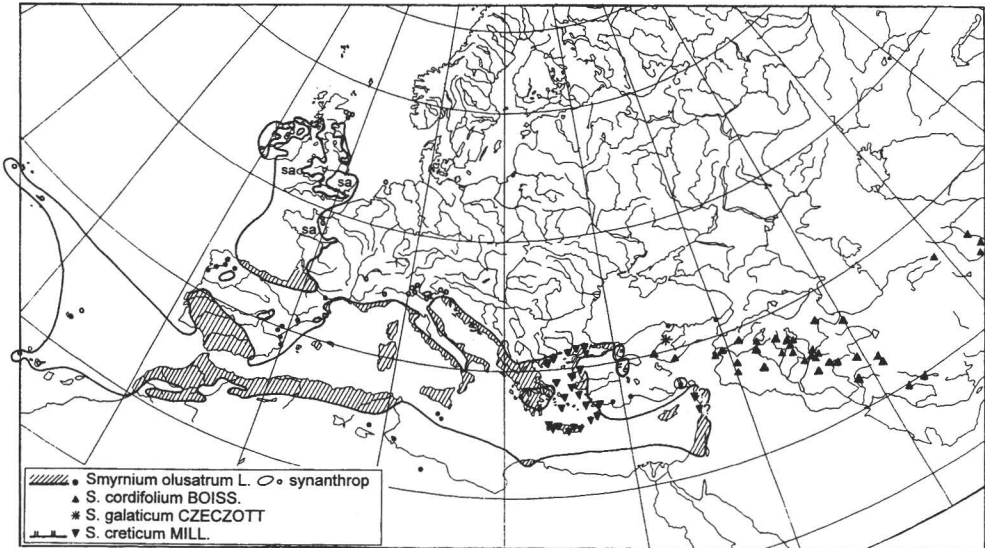


Abb. 2 Verbreitung von *Smyrnum olusatrum* L., *S. cordifolium* BOISS., *S. galaticum* CZECZOTT und *S. creticum* MILL. (vgl. Text)

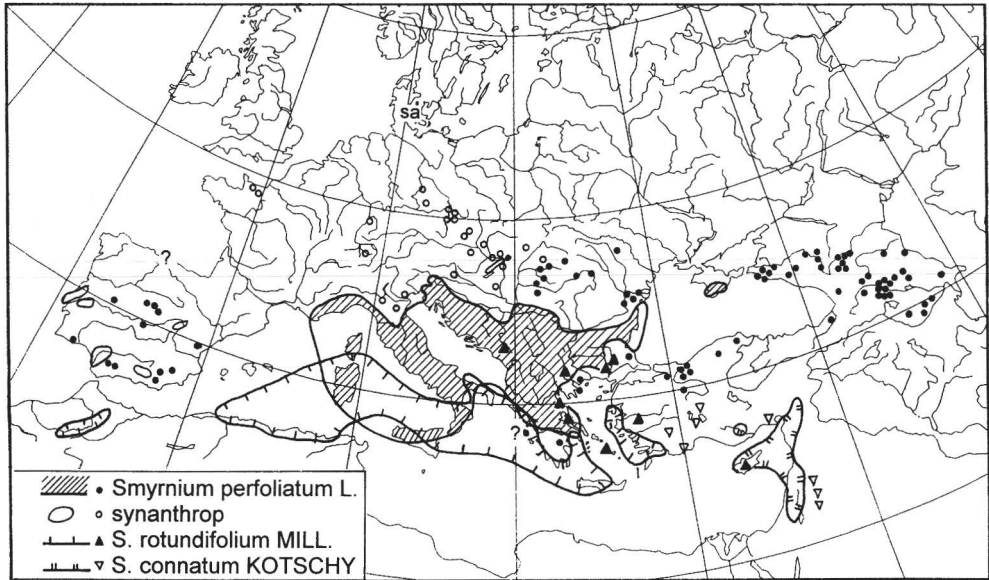


Abb. 3 Verbreitung von *Smyrniumparfoliatum* L., *S. rotundifolium* MILL. und *S. connatum* KOTSCHY (vgl. Text)

600 m. Das Areal entspricht dem *Trifolium stellatum*-Typ (MEUSEL et JÄGER 1992), es ähnelt sehr dem von *Pistacia lentiscus*.

S. parfoliatum L. (Abb. 3): (zentralmediterran)-zentral-ostsubmediterran/(montan), synanthrop: subatlantisch-zentraleuropäisch. Angaben von den Balearen und der Iberischen Halbinsel sind nach BOLÒS et VIGO (1990) irrtümlich. In der Moldau-Republik wohl indigen (MYRZA 1991). In der Slowakei nach KRISA et al. (1968) nicht sicher spontan. Fehlt nach HARTVIG (in STRID 1986) wohl auf dem Peloponnes und in der Ägäis. Synanthrop auch in Dänemark (Flora Europaea 1968). Steigt in der Türkei von 250-2000 m, in Italien bis 1500 m, in Nordafrika von 1600-2400 m auf. Auch diese Art ist etwas hemerophil. Sie wird von Wäldern, Waldrändern und Gebüsch, vom Kaukasus auch aus Gärten angegeben. In Kroatien wächst sie in Kalkschuttfuren des *Peltarion alliaceae*, in Mazedonien u. a. im *Juglando-Platanetum orientalis*, einem gestörten nitrophilen Auenwald (HORVAT et al. 1974). Aus Rumänien und Ungarn werden Vorkommen aus *Alliarion*-Gesellschaften genannt (Soó 1968), aus Ungarn außerdem aus verschiedenen Waldgesellschaften der *Quercofagetea* und aus *Kahlschlag*-Gesellschaften (*Atropion*). OBERDORFER (1994) nennt Unkrautfluren, Säume von Parkwäldern auf frischen, nährstoffreichen, locker-humosen, sandigen Lehmböden und gibt die Art als wärmeliebende Halbschattenpflanze z. B. aus dem *Alliarion* an. Das Areal entspricht dem *Staphylea pinnata*-Typ (MEUSEL et JÄGER 1992).

S. rotundifolium MILL. (Abb. 3, incl. var. *ovatifolium* HALACSY; ähnelt türkischen Formen von *S. parfoliatum* und steht dieser Art sehr nahe, von HARTVIG in STRID 1986 wird sie als subsp. *rotundifolium* (MILL.) HARTVIG in *S. parfoliatum* eingezogen): zentralmediterran-südwestanatolisch; in Griechenland in zeitweilig trockenen Bergwäldern, Olivenhainen, aufgelassenen Terrassenkulturen, auf Cypern aber in feuchten, schattigen Wäldern; dort, in Griechenland und in der Türkei bis 600 m, auf Kreta bis 800 m aufsteigend.

S. cordifolium BOISS. (Abb. 2): zentralanatolisch-südwestiranisch-nordiranisch/montan, bei (500)-1400-2200-(2760) m; schattige Schluchten der Eichenstufe, Felssteppen, auch Äcker. Das Areal entspricht dem *Juniperus excelsa*-Typ (MEUSEL et JÄGER 1992).

S. connatum KOTSCHY (Abb. 3): südanatolisch-syrisch-palästinisch/montan, bei 700-1800 m; felsige, baumbestandene Gebirgsstandorte, auch Hecken und Felder.

S. creticum MILL. (Abb. 2, Syn.: *S. apiifolium* WILLD., *S. aeolicum* CAND., *S. orphanidis* BOISS., vgl. STEVENS in DAVIS 1985): cretisch-hellenisch-ägäisch-westanatolisch; mediterrane Strauchformationen. Die Angaben aus Syrien (Lattaquie, Bosra, Bosra-Salkhad; MOUTERDE 1986 als *S. orphanidis* BOISS.) werden von DAVIS (1985) nicht erwähnt. Auf Kreta von 0-1100 m. Das Areal entspricht dem *Sarcopoterium*-Typ (MEUSEL et JÄGER 1992), es ähnelt z. B. dem von *Euphorbia acanthothamnus* oder *Carlina graeca*.

S. galaticum CZECZOTT (Abb. 2): zweifelhafte Art, nur vom Typus-Fundort aus Nordanatolien von der Abbildung und Beschreibung bekannt.

Die Gattung ist also in den Bergwaldgebieten des östlichen Mediterranraumes besonders formenreich. Die Standortsamplitude umfaßt dort lockere, im Sommer austrocknende Bergwälder (meist Eichenwälder) auf Felstandorten und in schattigen Schluchten, Küstenfelsen und anthropogene Standorte wie Hecken, Plantagen, vernachlässigte Dauerkulturen und Äcker.

Eine ähnliche west-östliche Sippendifferenzierung im mediterran-ostsubmediterran-orientalischen Raum findet man bei mehreren Gattungen (oder infragenerischen Taxa), z. B. bei *Carlina*, bei *Bombycilaena*, bei der *Carduus pycnocephalus*-Gruppe, bei *Centaurea* sect. *Calcitrapa* und *Senecio* sect. *Incani* (Karten bei MEUSEL et JÄGER 1992; die letztere wie *Smyrniium* synanthrop in England und mit einer dem *Pleurospermum* entsprechenden Ostseitensippe, nämlich der *Senecio nemorensis*-Gruppe, in der weiteren Verwandtschaft). Meist ist eine solche Differenzierung mit einem Vorrücken in zunehmend aride Gebiete verbunden.

Auch bei *Smyrniium* kann man in den wesentlichen unterscheidenden Merkmalen (Ausbildung und Stellung der Brakteen, Blattrand) eine Progression erkennen, die dieser Richtung der ökogeographischen Progression entspricht (Abb. 4), allerdings mit anderen Merkmalen überprüft werden müßte. Apomorphie (abgeleitete) Merkmale wären, wenn man etwa *Pleurospermum* als Außengruppe vergleicht, das Vorhandensein der durch Verlaubung des Blattgrundes entstandenen, spreitenlosen Brakteen, deren zunehmende Ganzrandigkeit (auch die geringere Zähnung der Fiederblätter), die gegenständige Stellung dieser Brakteen und schließlich ihre paarweise Verwachsung, die bei *S. connatum* zu "durchwachsenen" Blättern (ähnlich *Lonicera caprifolium*) führt. Als basale Schwestersippe aller übrigen Arten hat *S. olusatrum* noch keine spreitenlosen Brakteen. Die wechselständige Stellung aller Blätter und ihre deutliche Zähnung, aber auch das Vorhandensein eines Hüllchenrestes begründen außerdem die Stellung an der Basis des Verwandtschafts-Schemas (Abb. 4). Von den übrigen Arten, die spreitenlose Brakteen mit Schauwirkung ausbilden und die Hüllchenblätter verloren haben, ist *S. perfoliatum* durch Wechselständigkeit und gezähnte Brakteen ausgezeichnet, das sehr nahestehende *S. rotundifolium* mit ± ganzrandigen, rundlicheren Brakteen dringt weiter ins trockene Ostmediterrangebiet vor. Dort und im Orient wachsen 3 Arten mit opponierten Brakteen, die bei *S. creticum* gezähnt, bei *S. cordifolium* ganzrandig, bei *S. connatum* schließlich verwachsen sind.

3. Die Wuchsform der adulten Pflanze von *Smyrniium perfoliatum*

Smyrniium perfoliatum ist ein hochwüchsiger, streng frühjahrsgrüner, plurienn monokarpischer (= semelparer, hapaxanther) Knollen-Geophyt, der sich ausschließlich generativ vermehrt.

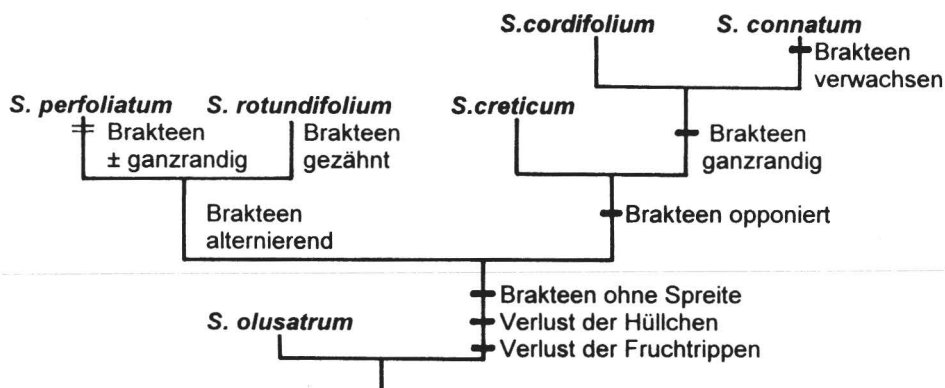


Abb. 4 Verwandtschafts-Schema der Gattung *Smyrniumparfoliatum* nach morphologischen Merkmalen (vgl. Text)

Der Bau der erwachsenen Pflanze ist ziemlich streng fixiert: Die (0,50-)0,70-0,90(-1,20) m hohe, orthotrope Sproßachse trägt als Knospenschuppen an der Basis 4 Niederblätter, in der Höhe der Erdoberfläche 2 gestielte, biternate (doppelt dreiteilige) Laubblätter, am gestreckten Sproß noch deren 2-3. An den folgenden Knoten ändert sich die Blattgestalt gewöhnlich abrupt: hier sitzen noch 4-6 ungeteilte, stengelumfassende Hochblätter von auffälliger gelbgrüner Farbe an, die die Attraktivität der gelben Doppeldolden verstärken. Diese Hochblätter werden vom verlaubten Blattgrund gebildet (TROLL 1939). Interessant ist die unterschiedliche Lebensdauer dieser beiden Blatt-Typen, die nur selten durch Übergangsformen verbunden sind (s. Kap. 5). Die geteilten Stengelblätter tragen niemals Seitensprosse, auch die Achsel des untersten Hochblattes bleibt gewöhnlich leer. Alle übrigen Hochblätter tragen Seitensprosse, die wie der Hauptsproß mit einer Doppeldolde enden. Außerdem tragen diese Parakladien nur die beiden Vorblätter, die ebenfalls als stengelumfassende, gelbgrüne Brakteen ausgebildet sind (Abb. 5 h-i). In den Achseln der Vorblätter dieser Bereicherungstriebe (Parakladien) können Parakladien 2. Ordnung ausgebildet werden, oft bleiben diese aber rudimentär, bisweilen finden sich in ihren Vorblattachsen aber auch Anlagen von Parakladien 3. Ordnung. Der Gesamtblütenstand ist also homogenisiert und hat die Struktur eines Thyrsoids, wenn man die Doppeldolden als den Blüten entsprechende Elemente betrachtet. Die Hemmungszone ist sehr deutlich ausgebildet und streng auf den Bereich der geteilten Laubblätter und des unteren Hochblatts begrenzt. Die Parakladien sind akroton gefördert, so daß die oberen die Enddolde übergipfeln.

Der Sproß geht aus einer 24-50 mm langen, 16-27 mm dicken Knolle hervor (Abb. 6), die wenige zarte, bis zur 2. Ordnung verzweigte Wurzeln trägt. Diese nutzen vor allem die oberen 15 cm des Bodens (maximale Tiefe: 30 cm, maximaler Radius: 62 cm; Wurzelprofil bei LICHTENEGGER 1997 in *Stapfia/Linz* 49: 270). Die Knolle selbst liegt mit ihrem oberen Ende 6-8 cm tief im Boden.

4. Jugendentwicklung

Nach der Samenreife und Dissemination im Juli sind die Samen dormant, kontrollierte Aussaat unter Freilandbedingungen und Aussaat in Schalen brachte keine Keimung. Auch fünftägige Naßstratifikation bei + 5 brachte keinen Erfolg. Im Frühjahr erfolgt die Keimung sehr zeitig (Ende Februar bis Anfang März). Die großen Kotyledonen (vgl. Abb. 5 a, b) werden weit über die Erdoberfläche gebracht, sie wachsen bis zum Mai noch

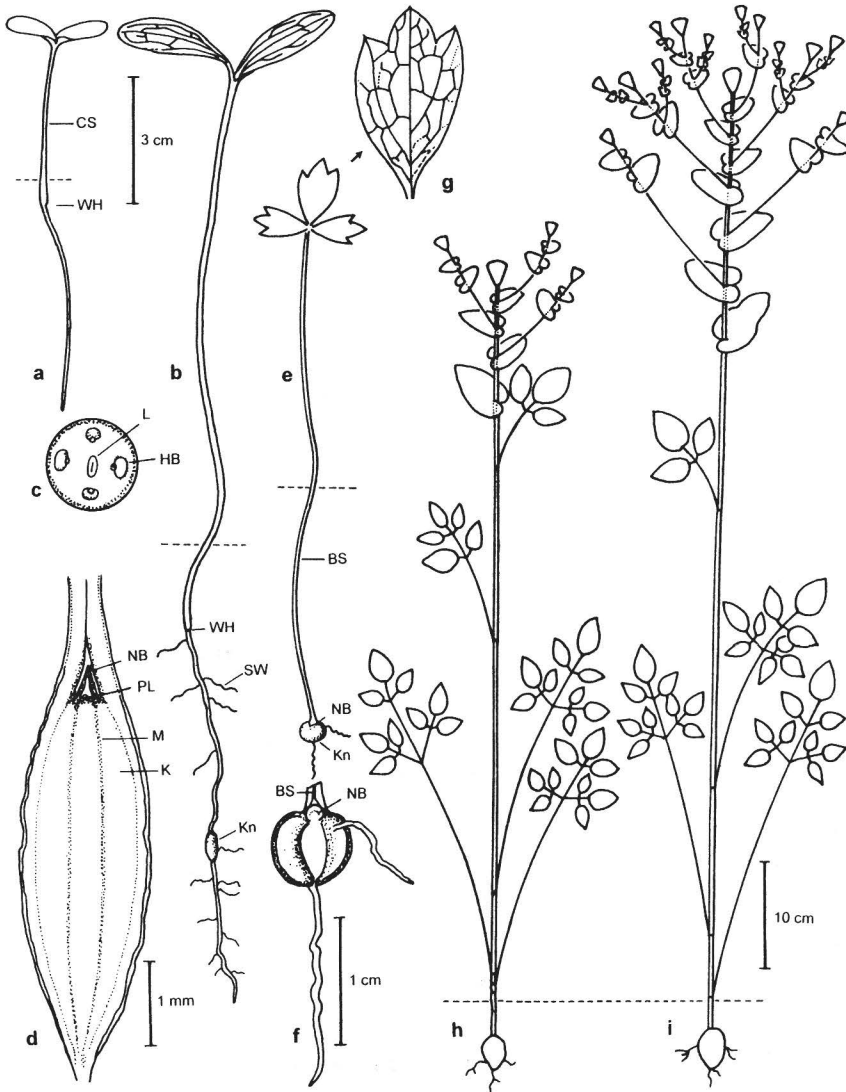


Abb. 5 Jugendentwicklung und Wuchsform von *Smyrnium perfoliatum*. Verwilderte Pflanzen im Botanischen Garten Halle

a: Junger Keimling (17.3.1997) - b: Keimling am 15.4.1997, 2 Wochen vor dem Einziehen. - c: Querschnitt durch die Kotyledonarscheide - d: Vergrößerter Längsschnitt durch die Knolle - e: Jungpflanze im 1. Jahr nach der Keimung, 17.3.1997. Die Blattscheide reicht bis zur Knolle. - f: Knolle von e im Längsschnitt. Die Scheide des Laubblatts umschließt die Anlagen von 3 Niederblättern, die den Vegetationskegel umschließen. Das nächstjährige Laubblatt wird nicht vor Anfang August angelegt. - g: Blattfieder von e mit Nervatur. - h und i: Wuchsform-Schemata einer schwächeren (h, Knollen-Volumen 3 cm^3) und einer kräftigeren Pflanze (i, Knollen-Volumen 6 cm^3) im Zustand der späten Anthese. Internodienlängen und -zahlen entsprechen wirklichen Verhältnissen. Parakladien nur in den Achseln von Hochblättern und nur mit Vorblättern. Bodenoberfläche gestrichelt.

BS Blattscheide, CS Kotyledonarscheide, HB Hauptnerv-Bündel, K Kambium, Kn Knolle, L Lumen der Kotyledonarscheide, M Mark, NB Niederblatt, PL Plumula, PW Primärwurzel, SW Seitenwurzel, WH Wurzelhals

weiter auf 30 x 8 mm heran, sterben aber dann ab, ohne daß weitere Blätter ausgebildet werden. Die Primärwurzel dringt zunächst unverzweigt etwa 8 cm tief in den Boden, sie trägt Wurzelhaare und verzweigt sich schließlich, wie es für Wurzeln typisch ist, endogen. Die Kotyledonen werden nicht vom Hypokotyl über die Erde gebracht (dieses bleibt vollkommen unentwickelt), sondern von der langen Kotyledonarscheide. Diese setzt sich äußerlich gegen die Primärwurzel deutlich durch ihre glatte Epidermis, durch ihren negativ geotropen Wuchs, durch ihre straffe, gerade Wuchsrichtung und durch den größeren Durchmesser ab, der am Wurzelhals plötzlich abnimmt. Der Wurzelhals liegt etwa 1-2 cm tief im Auflagehumus. Auch an diesem Wurzelhals findet man jedoch keinen Sproßvegetationspunkt. Die obere Epidermis und die adaxialen Gewebepartien der Kotyledonen einschließlich ihrer 4 Leitbündel (2 von den Mittelnerven, zwei aus den Seitennerven benachbarter Kotyledonen verschmolzen, Abb. 5c) setzen sich vielmehr in die Wurzel hinein fort. Der Sproßvegetationspunkt ist tief in die Wurzel verlagert. Er findet sich in der Nähe ihrer Spitze und wird mit ihrem positiv geotropen Wachstum ca. 6-8 cm unter die Erdoberfläche verlagert.

Von IRMISCH (1855, 1862) HILDEBRANDT (1899) und HACCUS (1952, 1953), die mehrere ähnliche Fälle untersuchten, wird der untere Abschnitt diesen achsenförmigen Organs nicht als Wurzel, sondern als Kotyledonarscheide bezeichnet, die durch Übergreifen der Dermatogen-Aufspaltung des Wurzelvegetationspunktes und endogene Seitenwurzelbildung morphologisch und funktionell völlig einer Wurzel gleicht. "Die in ihrer ganzen Länge nach positiv geotropisch sich verhaltende Kotyledonarscheide ist dicht mit Wurzelhaaren besetzt und bildet später reichlich kräftige Beiwurzeln aus. Die Radicula wächst zunächst kaum" heißt es bei HACCUS (1952, S. 455-456) für *Tropaeolum brachyceras*.

Grundsätzlich ist eine Deutung als Kotyledonarscheide, die von Wurzelgewebe umkleidet ist, nicht prinzipiell verschieden von einer Interpretation des unteren Achsenteiles als Primärwurzel, in die sich die inneren Gewebe der Kotyledonarscheide fortsetzen, und in die der Sproßvegetationspunkt hinein verlagert ist. Wir halten die zweite Interpretation jedoch für wesentlich einfacher. Sie erklärt die Wuchsrichtung, das geschlängelte, wurzelgleiche Wuchsverhalten, die endogene Seitenwurzelbildung, das Vorhandensein einer echten Rhizodermis und die scharfe Grenze derselben an einer dem Wurzelhals entsprechenden Verjüngung. Die Deutung als unterer Abschnitt der Kotyledonarscheide kann alle diese Eigenschaften nicht erklären. So schreibt HACCUS (1952, S. 486): "Auffallend und bisher noch nicht befriedigend geklärt ist die Tatsache, daß der unterste Teil des Kotyledonarstieles anatomisch und physiologisch Wurzelmerkmale aufweist." Und bei HILDEBRANDT (1899, S. 164) liest man: "Das höchst Merkwürdige an den Keimlingen von *Anemone apennina* ist also dies, daß der Cotyledonarstiel, entstanden - phylogenetisch - aus der Verwachsung zweier Cotyledonenstiele, in seinem unteren Theile Wurzelfunction und Wurzelbau angenommen hat, so daß man ihn, wenn man die ganze Keimung nicht genauer untersucht, für eine echte Wurzel halten würde. Auch ich war zuerst dieser Meinung, bis mir doch schließlich nichts anderes übrig blieb, als diese so merkwürdige Umbildung zuzugestehen, welche man von vornherein für kaum möglich gehalten haben würde. Besonders überraschend ist es, daß aus dem Cotyledonarstiel sich bisweilen seitlich wirkliche Wurzeln entwickeln; wenn man aber bedenkt, daß man ja künstlich ebenfalls Blattstiele zur Bewurzelung bringen kann, so steht die Sache doch nicht so unglaublich und vereinzelt da." Offenbar widersprach eine Vermischung von Sproß- und Wurzelgewebe so sehr der Lehre von den Grundorganen der Gefäßpflanzen, daß zu dieser Hilfskonstruktion gegriffen werden mußte. Nur von GENEAU DE LAMARLIERE (1864) wird eine Deutung als Wurzel mit hineingesenktem Sproßvegetationspunkt vertreten. Eine Nachuntersuchung der etwa 30 Parallelfälle, die HACCUS (1952) aufzählt, sollte klären helfen, ob sich diese Interpretation auch mit anatomischen Merkmalen stützen läßt. Es ist interessant, daß knollenbildende Sippen aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen dasselbe oder ein sehr ähnliches Verhalten zeigen: *Chaerophyllum bulbosum*, *Anemone apennina*, *Corydalis cava*, *Tropaeolum brachyceras*, *Megarhiza californica* u.a., also Vertreter von mindestens 6 Familien. Bei den stärker abge-

leiteten einkeimblättrigen Dikotyledonen unter ihnen ist die Entsprechung mit dem Bau der Wurzel auch anatomisch nahezu vollständig. Das Achsenorgan zeigt hier auch das typische radiale Leitbündel der Wurzel. Das Lumen der Kotyledonarscheide endet hier schon dicht über dem Sproßvegetationspunkt mit der Scheidenöffnung. Auch hier halten wir eine Verschiebung des Sproßvegetationspunktes auf die Wurzel für die richtige Interpretation.

Die Entstehung der Verbindung von Geweben der Kotyledonarscheide und äußerem Wurzelgewebe und die Verlagerung des Sproßvegetationspunktes bei *Smyrnum perfoliatum* kann man sich erklären, wenn man annimmt, daß nur das Rindengewebe der Wurzel stark gestreckt wird, während das Plerom kurz bleibt. Freilich ist es verwirrend (und es spricht für die "Kontinuum-Morphologie", SATTLER 1996), daß hier Sproßgewebe die Wurzel durchzieht. Diese Verhältnisse machen eine Abgrenzung von Hypokotyl- und Wurzelgewebe in diesem Falle unmöglich, so daß auch der morphologische Charakter der Knolle nicht eindeutig festzustellen ist. Wenn TROLL (1937, S. 754) für *Bunium bulbocastanum* schreibt: "Zweifellos handelt es sich dabei um das Hypokotyl", so ist es für diese Art, für *Smyrnum perfoliatum* und wohl auch für die übrigen sich ähnlich verhaltenden Sippen recht zweifelhaft, ob Sproß- oder Wurzelgewebe oder (am wahrscheinlichsten) beides an der Bildung der Knolle teilhat. Wenn der Sproßvegetationspunkt in den Boden gebracht wird, indem sich nur die äußeren Schichten (Rhizodermis, Rinde) der Primärwurzel strecken, der Zentralzylinder jedoch nicht, so wird an der Knolle theoretisch die Wurzel, das stark reduzierte Hypokotyl, vielleicht auch epikotyles Gewebe beteiligt sein. Auch GENEAU DE LAMARLIÈRE (1893, S. 226) schreibt vom Sproßvegetationspunkt von *S. rotundifolium*: "...et peut des lors être considérée comme incorporée à la racine. C'est d'ailleurs un cas excessivement rare, si non unique. Il résulte de plus qu'il est impossible d'indiquer la véritable origine du tubercule, et de dire s'il forme aux dépens de la racine ou de la tige ou des deux à la fois."

Diese Form der Knollenbildung trifft übrigens nicht für alle *Smyrnum*-Arten zu. *Smyrnum olusatrum* bildet die Knolle an der Basis der Keimblattscheide. Diese Art entwickelt außerdem im Keimjahr bereits Laubblätter.

Im Vorfrühling des 2. Jahres wird bei *S. perfoliatum* nach Streckung von 2 Knospenschuppen ein einziges, einfach dreiteiliges Laubblatt entfaltet (Abb. 5 e). Die monopodiale Sproßfortsetzung bildet eine von 3 Niederblättern umhüllte Laubknospe am oberen Ende der Knolle. Die Knospenschuppen sind im Juni schon makroskopisch erkennbar. Die Knolle bildet Ende September 2 bis 4 neue, zarte Wurzeln aus. Im folgenden Frühjahr wächst sie nicht nur in die Dicke, sondern durch Einbeziehung der stark anschwellenden Basen einer (in späteren Jahren manchmal auch mehrerer) positiv geotropen Wurzel auch in die Länge. An älteren Knollen werden mehr (etwa 10-15) Wurzeln entwickelt, und auch die verdickten Basen plagiotroper Seitenwurzeln können zum Knollenwachstum beitragen.

Die erwachsene Knolle ist also mindestens zum größten Teil eine Wurzelknolle. Bis zur Blühreife wächst ihr Mark auf etwa 8-15 mm Durchmesser, die Rinde auf 5-7 mm Dicke an (Abb. 6). Dieses Wachstum erfordert mehrere Jahre. In der Rindenschicht der Knolle sind im Mai auf dem Querschnitt undeutliche Zuwachszonen zu erkennen, die wohl Jahresringen entsprechen (Abb. 6 d2). Aus der Zahl dieser Zonen, aber auch aus den Größenklassen und aus der Entwicklung von Knollen, die wir während ihrer Sommerruhe ausgruben, vermaßen und wieder eingruben, schließen wir auf eine Dauer des Jugendstadiums von 4-6 Jahren (Tab. 1). Alle Angaben in der Literatur über zweijährige oder gar einjährige Lebensdauer (z. B. Soó 1968, Flóra Slovenska 1984, SEBALD et al. 1992) sind ganz sicher irrtümllich. Eine wahrscheinlich 4-jährige Pflanze entwickelte 2 Laubblätter, beide doppelt dreiteilig (biternat), das äußere mit gestielten, das innere mit ungestielten Fiederchen. Die größten vegetativen Pflanzen bilden 4 Grundblätter und eine Knolle von bis zu 20 x 34 mm. Die Blühreife

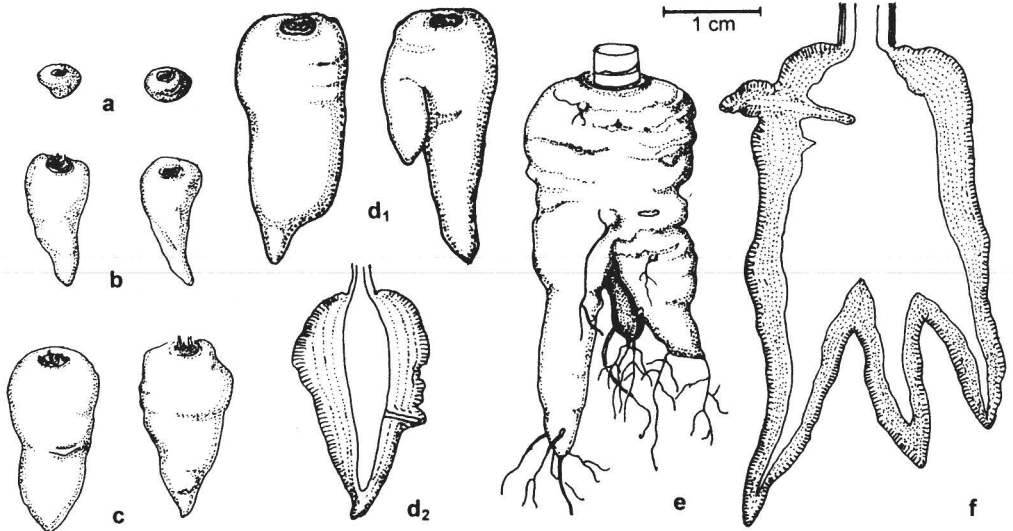


Abb. 6 Größenklassen der Knollen von *Smyrniun perfoliatum* im gleichen Maßstab (vgl. Tab. 1; Botanischer Garten Halle, 1.7.1996, nach völligem Absterben des Laubes der vegetativen Pflanzen)

a: Kleinste Größenklasse, abgeplattet kugelig, Durchmesser 5 mm. Diesjährig. - b: 2. Größenklasse, 6 x 12 mm, vorjährig (oder 2-3 Jahre alt). - c: 3. Größenklasse. - d₁: 4. Größenklasse, für blühreif gehalten, aber alle 7 wieder eingesetzten Knollen dieser Klasse blühten im nächsten Jahr noch nicht, z.T. im übernächsten Jahr. - d₂: Längsschnitt durch eine Knolle der 4. Größenklasse. Medulläres und kortikales Dickenwachstum. Das Mark setzt sich ohne Grenze in dem sekundären Längenzuwachs der Knolle fort. In der Rinde Schichtgrenzen, die wohl Jahreszuwachsgrenzen entsprechen. - e: Knolle einer fruchtenden Pflanze, bereits welk und mit absterbenden Wurzeln. - f: Längsschnitt durch die größte gefundene Knolle.

Tabelle 1 Einteilung der am 1.7. 1996 im Botanischen Garten Halle auf einer Gesamtfläche von 0,2 m² ausgegrabenen Knollen nach Größenklassen in Abhängigkeit von Volumen, Länge und größtem Durchmesser.

Größenklasse 1: diesjährige Keimlinge; Größenklasse 2-4: vegetativ; Größenklasse 5: blühende Pflanzen

Knolle	Klasse 1			Klasse 2			Klasse 3			Klasse 4			Klasse 5		
	Vol. cm ³	Länge mm	Ø mm	Vol. cm ³	Länge mm	Ø mm	Vol. cm ³	Länge mm	Ø mm	Vol. cm ³	Länge mm	Ø mm	Vol. cm ³	Länge mm	Ø mm
1	0,15	5,5	6,0	1,0	13,0	11,0	1,5	20,5	13,0	3,0	24,0	15,5	3,0	27,0	16,0
2	0,2	6,5	7,0	1,0	17,0	10,0	2,0	27,0	13,0	3,0	25,0	14,0	3,0	24,0	17,0
3	0,2	9,0	7,0	0,75	14,0	9,5	2,2	26,0	13,0	3,2	30,0	17,0	5,0	36,5	18,5
4	0,1	5,0	6,5	1,0	16,0	10,0	1,75	21,0	13,5	2,5	26,0	14,0	6,0	41,0	20,0
5	0,2	7,0	7,0	0,5	16,0	9,0	1,75	21,0	13,0	2,5	33,5	13,0	6,0	33,5	19,0
6							1,5	19,0	12,0				6,0	32,0	23,0
7													4,0	35,0	18,0

ist, wie Tabelle 1 zeigt, eng mit dem Knollenvolumen korreliert. Um ins generative Stadium einzutreten, braucht die Pflanze offenbar eine Knolle von mindestens 3 cm^3 Volumen.

Alle Pflanzen, die Blüten entwickelten, starben ohne Anlage von Innovationsorganen ab. *Smyrniium perfoliatum* ist also streng hapaxanth.

5. Jahreszeitliche Entwicklung (vgl. das Phänogramm Abb. 7)

In der Jahresrhythmik der Belaubung, Speicherung und Bewurzelung ähneln die vegetativen Pflanzen sehr anderen Frühjahrsgeophyten wie *Gagea*-Arten, *Galanthus nivalis*, *Leucojum vernum* oder *Crocus tommasinianus*. Die grundständigen Blätter treiben nämlich schon im Vorfrühling (Februar-März) aus, Ende März sind sie voll entfaltet, schon Ende Mai welken sie ab, und in der 2. Junihälfte sind sie bereits zersetzt. Auch die Keimblätter sind im März voll entfaltet, sie wachsen aber bis zum Mai noch auf die doppelte Größe heran. Die Wurzeln treiben im Herbst (Ende September) aus und sind im nächsten Juni (bis auf die verdickten Basen) nicht mehr vorhanden. Die generativen Exemplare verlieren die gefiederten Laubblätter zur selben Zeit wie die vegetativen Pflanzen, die großen, herz-eiförmigen Brakteen jedoch leben einen ganzen Monat länger und sind während der Ausbildung der Früchte die einzigen assimilierenden Blattorgane. Ende Juni trägt die Knolle der fruchtenden Pflanze auch noch vereinzelte lebende Wurzeln.

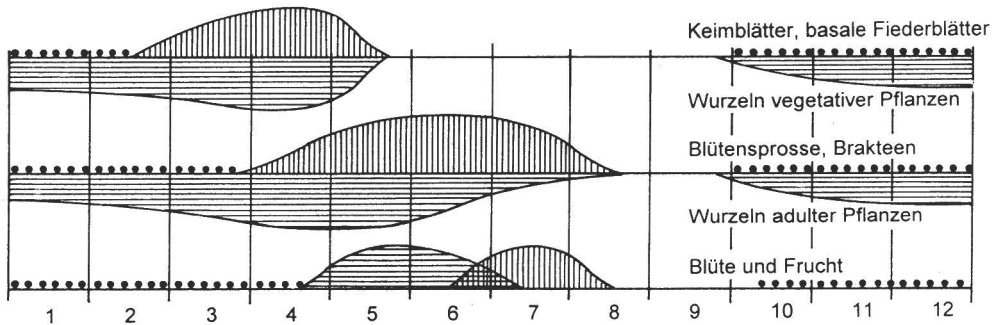


Abb. 7 Phänogramm von *Smyrniium perfoliatum* in Halle (Mittel der Jahre 1995-97)

Mit Punkten ist die Zeit markiert, in der die betreffenden Organe bereits angelegt sind.

Die Sproßstreckung beginnt Ende März, dann entfalten sich auch die gefiederten Stengelblätter. Die Anlage der terminalen Infloreszenz erfolgt schon im Herbst des Vorjahres. Am 14. Oktober waren die Anlagen der Döldchen deutlich zu erkennen, noch nicht die Anlagen der einzelnen Blüten. Zu dieser Zeit strecken sich auch die 3-4 Knospenschuppen (Niederblätter) blühreifer Pflanzen bereits auf etwa 2-8 mm. Das Sproßwachstum ist zur Zeit der Vollblüte im Mai abgeschlossen. Ende Juni ist der Fruchtsatz fixiert, die letzten Blüten fallen ab, ohne zu fruchten, und nun beginnen auch die Brakteen zu welken. Die Fruchtreife (Mitte Juli) ist an der Braunfärbung der bis dahin grünen Früchte zu erkennen. Ende Juli fallen die Teilfrüchte ab.

6. Blüte und Diasporenproduktion

Die Zahl der Blüten pro Döldchen liegt bei (5-)11(-20), sie nimmt im unteren (peripheren) Bereich der Dolde zu. Pro Dolde werden etwa 9 Döldchen mit zusammen etwa 100 Blüten gebildet. Die gerade erblühenden Dolden übergipfeln die bereits verblühten. Die Bestäuber-Insekten wurden von uns nicht bestimmt. Gewöhnlich handelt es sich bei Apiaceen um Dipteren und Coleopteren.

Die Infloreszenzanlagen der Parakladien 2. Ordnung verkümmern z. T. in der Anlage. Auffällig ist aber, daß auch gut entwickelte Dolden der Parakladien 2. Ordnung keine Früchte entwickelten, und daß auch die distalen (= zentralen) Döldchen der terminalen Dolde und der Dolden der Parakladien 1. Ordnung gewöhnlich steril blieben. Wenn 3-6 Parakladien 1. Ordnung ausgebildet werden, so sind insgesamt etwa 800-1500 Teilfrüchte pro Pflanze möglich ("weibliches Angebot"). Tatsächlich werden nach unseren Zählungen nur etwa 20 % der Teilfrüchte ausgebildet, nämlich etwa 100-300. Die Diasporen sind fast rund, schwach kantig und 3 mm dick. Sie haben keine speziellen Ausbreitungseinrichtungen, fallen also barochor zu Boden. Auch durch Tiere werden sie offenbar nicht verschleppt, sonst wäre es nicht zu erklären, daß sich kleine Populationen über viele Jahrzehnte erhalten, ohne sich auszubreiten, wie die wohl von SCHIMPER angesäte und seit 150 Jahren beobachtete im Schloßpark von Schwetzingen (SEBALD et al. 1992).

7. Gefährdung und Naturschutz

Zu ihrer Erhaltung bedarf die Art in Zentraleuropa keiner besonderen Maßnahmen, da sie in den botanischen Gärten, aus denen sie z. T. verwilderte, weiter kultiviert wird. Das einzige Vorkommen in Baden-Württemberg wird in der neuen "Roten Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands" (KORNECK et al. 1996) als potentiell gefährdet eingestuft. Für Nordrhein-Westfalen, Sachsen-Anhalt und Nordwest-Sachsen gilt die Art als unbeständig. Da die wenigen zentraleuropäischen Vorkommen ausschließlich synanthrop sind, ist im Hinblick auf das weite südeuropäische Areal die Schutzwürdigkeit von *S. perfoliatum* in Zentraleuropa als gering zu bewerten. In Frankreich, wo die Art in die Rote Liste aufgenommen und kartiert wurde, wird das Indigenat diskutiert (OLIVIER et al. 1995). In den zentraleuropäischen Ländern wird sie im nationalen Maßstab trotz ihrer Seltenheit zu Recht nirgends als Rote-Liste-Art geführt. Das nahestehende *S. rotundifolium* wird in der Roten Liste von Frankreich als in Süd-Korsika möglicherweise erloschen geführt.

8. Danksagung

Wir danken Frau Dipl.-Biol. P. FÖRSTER (Mühlhausen) und Herrn Prof. Dr. H.-J. TILLICH (München) für anregende Diskussionen zur Knollenbildung und für Hinweise auf Parallelfälle. Frau H. ZECH half bei der Ausführung der Schemata.

Nachtrag

Eine Untersuchung kretischer Pflanzen von *Smyrniurn rotundifolium* (bei Koxare, 2.4.1998, blühend) ergab im apikalen Abschnitt den gleichen cymösen Bau der Seitensprosse wie bei *S. perfoliatum*. Die Seitensprosse in den Achseln der Übergangsblätter und der unteren Brakteen jedoch trugen bei manchen kräftigen Exemplaren 3 Brakteen und 3 Seitenzweige 2. Ordnung. Die Hemmungszone war auch hier (im Gegensatz zu *S. olusatrum*) stets ausgeprägt, die Fiederblattachseln waren stets steril.

9. Zusammenfassung

JÄGER, E.J.; RECKARDT, K.: Beiträge zur Wuchsform und Biologie der Gefäßpflanzen des hercynischen Raumes. 2: *Smyrniium perfoliatum* L. (Apiaceae). - Hercynia N.F. 31 (1998): 103-116.

Smyrniium perfoliatum (Gelbdolde), ein in Deutschland nur an wenigen Stellen eingebürgerter Archäophyt, gehört zu einer mediterran-submediterran-orientalisch verbreiteten Gattung mit 5-7 Arten (alle hier in Karten dargestellt). *S. perfoliatum* ist ein strikt monokarpischer, pluriener Frühjahrs-Knollengeophyt. Die Art reproduziert sich ausschließlich durch Samen (100-300 Teilfrüchte/Pflanze). Die Wuchsform ist sehr stark fixiert. Die aufrechte Sprossachse der blühenden Pflanze trägt an der Basis, die der Knolle aufsitzt, 4 Niederblattschuppen, 2 gestielte biternate Grundblätter, 2-3 biternate Stengelblätter und 4-6 ungeteilte, stengelumfassende, gelbgrüne Brakteen, die dem verlaubten Blattgrund entsprechen. Außer der untersten tragen alle diese Brakteen Parakladien, die 2 Brakteen als Vorblätter entwickeln, in deren Achseln Parakladien zweiter Ordnung stehen können. Der Hauptsproß und alle Parakladien enden in Doppeldolden, aber die Dolden der Parakladien 2. Ordnung sind männlich und tragen keine Frucht.

Im Keimjahr werden nur die Kotedonen ausgebildet, deren Scheide sich tief in die Wurzel fortsetzt, so daß der Sproßvegetationspunkt in die Nähe der Wurzelspitze gelangt, und mit dem Wurzelwachstum etwa 6-8 cm tief in die Erde verlagert wird. Dort wird eine Knolle gebildet, die in den nächsten 4-6 Jahren durch Integration verdickter Wurzelbasen auf ca. 2,5 cm Durchmesser heranwächst. Diese Deutung des Keimlings wird der bisherigen gegenübergestellt und begründet. Ein Phänogramm zeigt die jahreszeitliche Sproß- und Wurzelentwicklung.

8. Literatur

- BOLÓS, O. DE.; VIGO, J. (1990): Flora dels paisos Catalans. Vol. 2. - Barcelona.
- DAVIS, P. H. (1972): Flora of Turkey. Vol. 4. - Edinburgh.
- Flora Europaea, Vol. II (1968). - Cambridge
- Flóra Slovenska Vol. 4/1 (ed.: BERTOVÁ, L.) (1984) - Bratislava.
- GÉNEAU DE LAMARLIÈRE, L. (1893): Recherches sur le développement de quelques Umbellifères. - Revue Gen. Bot. 5, 159-171, 224-229, 258-264.
- HACCIUS, B. (1952): Verbreitung und Ausbildung der Einkeimblättrigkeit bei den Umbelliferen. Österr. Bot. Z. 99: 483-505.
- HACCIUS, B. (1953): Histogenetische Untersuchungen an Wurzelhaube und Kotedonarscheide geophiler Keimpflanzen (*Podophyllum* und *Eranthis*). - Planta 41: 439-458.
- HACCIUS, B.; FISCHER, E. (1959): Embryologische und histogenetische Studien an "monokotylen Dikotylen" III. *Anemone apennina* L. - Österr. Bot. Zeitschr. 106: 373-389.
- HILDEBRANDT, F. (1899): Die Keimung der Samen von *Anemone apennina*. - Ber. Deutsch. Botan. Ges. 17: 161-166.
- HEGI, G (1926): Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Bd. V 2. - München (unveränderter Nachdruck mit Nachträgen 1965).
- HORVAT, I.; GLAVAC, V.; ELLENBERG, H. (1974): Vegetation Südosteuropas. - Jena.
- IRMISCH, T. (1855): Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen II. *Carum bulbocastanum* und *Chaerophyllum bulbosum* nach ihrer Keimung. - Abhandl. Naturforsch. Ges. Halle 2 (Jg. 1854): 47-56 + Tafel 3.
- IRMISCH, T. (1862): Über einige Fumariaceen. - Abhandl. Naturforsch. Ges. Halle 6: 195-316.
- KORNECK, D.; SCHNITTLER, M.; VOLLMER, I. (1996): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta et

- Spermatophyta) Deutschlands. - Schriftenreihe f. Vegetationskunde (Bonn-Bad Godesberg) H. 28: 21-187.
- KRÍSA, B.; CHRTEK, J.; SLAVÍKOVÁ, Z. (1968). Anmerkungen zur Verbreitung der Art *Smyrniium perfoliatum* L. in der Tschechoslowakei. - Zprávy Československé Bot. Spolecn. ČSAV 3: 65-68.
- MOUTERDE, P. (1986): Nouvelle flore du Liban et de la Syrie. Beyrouth.
- MYRZA, M. V. (1991): O nekotorych redkich i adventivnykh rastenijach Moldavii. - Botan. Žurn. 76/1: 129-134.
- OBENDORFER, E. (1994): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. - Stuttgart.
- OLIVIER, L.; GALLAND, J.-P.; MAURIN, H. (1965): Livre rouge de la flore menacée de France. Tome I. - Paris.
- RECHINGER, K. H. (1987): Flora Iranica, Lfg. 162: Umbelliferae.- Graz.
- PIMENOV, M. G.; LEONOV, M. V. (1993): The genera of the Umbelliferae. A nomenclator. - Kew and Moscow.
- SATTLER, R. (1996): Classical morphology and continuum morphology: opposition and continuum. Ann. Bot. 78: 577-581.
- SCHULTZE-MOTEL, J. (Herausg., 1986): RUDOLF MANSFELDS Verzeichnis landwirtschaftlicher und gärtnerischer Kulturpflanzen (ohne Zierpflanzen) Band 2. - Berlin.
- SEBALD, O.; SEYBOLD, S.; PHILIPPI, G. (1992): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs, Bd. 4: Spezieller Teil (Spermatophyta, Unterklasse Rosidae) Haloragaceae bis Apiaceae. - Stuttgart.
- SOÓ, R. (1966): A Magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve II. - Budapest.
- STRID, A. (1986): Mountain flora of Greece. Vol. 1. - Cambridge.
- TROLL, W. (1937, 1939): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 1. Bd.: Vegetationsorgane, 1. u. 2. Teil. - Berlin.

Manuskript angenommen: 19. Februar 1998

Anschriften der Verfasser:

*Prof. Dr. E.J. Jäger, Institut für Geobotanik und Botanischer Garten, Neuwerk 21, D-06108 Halle;
Karsten Reckardt, Kirchplatz 2, D-06279 Schraplau.*