

Aus dem Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie
der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
(Direktor: Prof. Dr. H. Meusel)

Wuchsformen heimischer Rubiaceen¹

Von

Gertrud Mörchen

Mit 22 Abbildungen

(Eingegangen am 6. Juli 1965)

I. Einleitung

Am Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der Martin-Luther-Universität Halle ist eine Reihe Wuchsformuntersuchungen durchgeführt worden an einheimischen Arten von Familien, die für das mitteldeutsche Grünland von Bedeutung sind (z. B. Mühlberg 1956, 1963, Jäger 1957, Gluch 1964). In diesen Rahmen gehört auch die vorliegende Studie über die Wuchsformen der häufigsten Rubiaceen des mitteldeutschen Raumes.

Angaben über Rubiaceen-Wuchsformen liegen vor in verstreuten Mitteilungen von Wydler (1851, 1859, 1860) und bei Wehsarg (1935, 1954). Zur allgemeinen Morphologie der Stellaten, besonders zur Morphologie der Keimung, entnahm ich einiges aus einer Arbeit von Franke (1896). Die Beobachtungen über die Entwicklungsrhythmik wurden angeregt durch die bekannte Studie von Diels (1918). Er stellte bei krautigen Perennen des europäischen Sommerwaldes unterschiedliches rhythmisches Verhalten fest. Nach dem Vorbild von Diels wurden Freilandpflanzen vor dem ersten Frost eingetopft und im Kalthaus frostfrei unter günstigen Feuchtigkeitsverhältnissen überwintert.

Bearbeitet und in Zeichnungen festgehalten wurden vor allem die ober- und unterirdischen Sproßsysteme. Der Infloreszenzbau wurde in die Darstellung einbezogen, soweit es für die Charakterisierung des gesamten Sproßaufbaus von Wert zu sein schien. Das Pflanzenmaterial stammt zum größten Teil aus der unmittelbaren Umgebung von Halle (besonders Franzigmark und Elsteraue) und aus dem Harz (südlich von Trautenstein — Hasselfelde — Güntersberge).

Die Pflanzen wurden meist mit dem Feldspaten ausgehoben, die Erde wegpräpariert oder mit Wasser ausgeschlämmt. Von der Bewurzelung ist daher im allgemeinen nur die Insertion am Sproß, Stärke und Zahl der einzelnen Wurzeln berücksichtigt; genauer Verlauf, Verzweigung und Tiefgang der Wurzeln wurden nicht untersucht. Die Zeichnungen sind z. T. schematisiert: Als Nodienmarkierung sind die Internodienstriche durch Zwischenräume getrennt. Querbögen geben die Blattquirle wieder, und zwar apikal gerichtete Bögen die jungen, basal gerichtete

¹ 1958 als Staatsexamensarbeit vorgelegt. 1964 für die Veröffentlichung überarbeitet. Für wertvolle Hinweise bin ich Herrn Dr. H. Mühlberg zu Dank verpflichtet.

die absterbenden Quirle. Die Bogenlänge entspricht der Blattlänge. Die Blätter einer Sproßgeneration sind der Übersichtlichkeit wegen auch dann alle eingezeichnet, wenn die untersten (meist Niederblätter) schon verschwunden sind. Kreise bedeuten Teilinfloreszenzen, Punkte stehen für Einzelblüten, auch für Knospen oder Früchte. Kleine Querstriche über Sproßenden bedeuten, daß der Sproß hier abgestorben ist. Die Projektion in eine Ebene bringt es mit sich, daß Dekussation wie Distichie erscheint; in der Ausrichtung der Seitenzweige wurde dennoch eine Annäherung an das natürliche Bild zu erreichen versucht. In den Abbildungen verwendete Abkürzungen bedeuten:

- HS — Hauptsproß
 P — Primansproß
 1, 2, 3 — 1., 2., 3. Beisproß

II. Allgemeines

Alle bei uns heimischen Vertreter der Familie der Rubiaceen gehören innerhalb der Unterfamilie der Coffeoiden zur Tribus der Stellaten (= *Galieae*). Typisch für diese Gruppe sind die sternförmigen Blattquirle, die sich aus den gegenständigen Hauptblättern und diesen sehr ähnlich gestalteten Nebenblättern zusammensetzen. Exakt morphologisch muß man also von Scheinquirlen sprechen; in dieser Arbeit wird trotzdem der Einfachheit halber der Ausdruck Quirl verwendet.

Eine weitere Besonderheit der Stellaten gegenüber den anderen Rubiaceen sind die vierkantigen Sproßachsen vom Epikotyl an aufwärts. Ausnahmsweise findet man auch einige Internodien oder ganze Sprosse mit dreier- oder sechskantiger Achse, verbunden mit dreigliedrigen Hauptblattwirteln. Die Achsenkanten entstehen durch verstärkte Ausbildung des Rindenparenchyms und können als Stärkespeicher fungieren. Sie tragen oft markante Kollenchymrippen. Bei den geophilen Ausläufern sind die Kanten manchmal stark abgerundet, z. B. bei *G. boreale*.

Die achsialen Leitgefäße bilden einen geschlossenen Ring, und nach Absterben der primären Rinde entstehen drehrunde Achsen. Alle Sproßachsen sind radiär gebaut, unabhängig von ihrer Lage.

Von den 4 Kanten tragen 2 opponierte an den Nodien die Hauptblätter und laufen in deren Mittelrippen aus (Abb. 1, I). Die Achselsprosse müßten dadurch an den Kanten des Hauptsprosses stehen. Eine Verdrängung der Hauptsproßkanten einerseits und eine meist gegenwärtige Verschiebung der beiden Seitensproßanlagen andererseits führt jedoch dazu, daß die Seitensprosse an den Flächen der Hauptachse liegen (Abb. 1, II).

Sehr häufig, besonders am Kotyledonarknoten und in der reproduktiven Region, werden seriale Beisprosse angelegt und ausgebildet. Schon Wydler (1851, 1860) hat beschrieben, daß sie sich abwechselnd nach rechts und links wenden (biserialer Beisproßbildung nach Troll 1937/41) und daß sie an einem Knoten meist gegenwärtig, gelegentlich auch gleichwärtig sind. Dieses Verhalten habe ich in Abbildung 1, III schematisch dargestellt. Eine ähnliche Skizze von Franke (1896), in der 1. Beisproß — Primansproß — 2. Beisproß wie laterale Beisprosse nebeneinander gezeichnet sind, entspricht nicht den tatsächlichen Verhältnissen. Wenn keine Beisprosse zur Ausbildung kommen, werden die beiden Achselsprosse an einem Knoten meist ungleich groß, und

oft erscheint nur 1 Seitensproß je Knoten, vor allem in der vegetativen Region der Triebe. Am Kotyledonarknoten ist der häufig zu beobachtende Größenunterschied der Triebe wohl durch besondere Umstände bedingt (siehe Keimung von *G. aparine*). Die Achsel mit im Wachstum gefördertem Sproß wird kurz als Plus-Achsel, die andere als Minus-Achsel bezeichnet, die entsprechenden Achselprodukte als Plus-Sproß und Minus-Sproß. Der Plus-Sproß erscheint in der Regel an jedem höheren Knoten homodrom um 90 Grad versetzt. Schwächere oder stärkere Torsion der Achse verändert diesen Winkel.

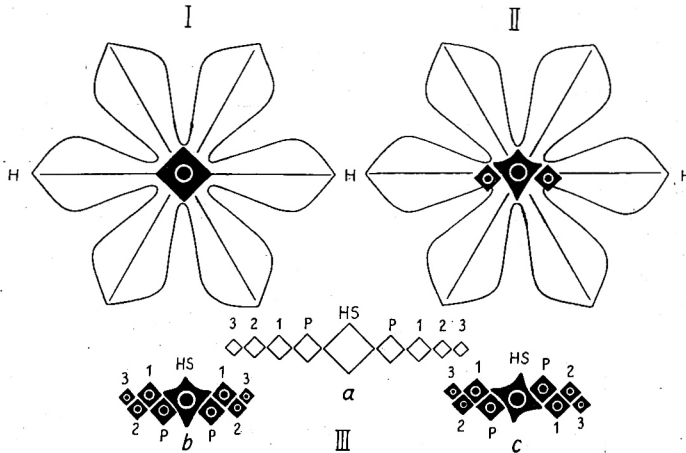


Abb. 1. Schematische Darstellung der Seitensproßanordnung bei Stellaten. (H = Hauptblatt)
 I Normale Achsenquerschnittsform (unterhalb eines Knotens);
 II Hauptachsenquerschnitt durch Seitensproßanlage verändert (oberhalb eines Knotens);
 III Beisproßanordnung: A theoretische Anlage, B und C Erscheinungsformen der biserialen Anordnung

Bei den Infloreszenzen wird oft summarisch von Rispen die Rede sein. Morphologisch handelt es sich wohl nie um reine Rispen, die Endverzweigungen sind nach Wydler (1851) dichasial, schraubelig oder wickelig. Darauf gehe ich nicht näher ein, da der genauere Aufbau der Infloreszenzen für die Wuchsform ohne Bedeutung ist.

Die für die Stellaten typischen Spaltfrüchte sind bei den einzelnen Arten nach Größe und Oberflächenstruktur verschieden. Doch sind Samen und Keimlinge bei allen untersuchten Arten grundsätzlich gleich gestaltet und werden deshalb nur einmal, bei *Galium aparine*, genauer geschildert.

III. Annuelle Arten

1. *Galium aparine* L. (Klettenlabkraut)

Galium aparine ist ein weitverbreitetes Element unserer Ruderal- und Segetalgesellschaften, kommt aber ebenso häufig, oft massenhaft im Auwald, im Erlenbruch und im hohen Ufergebüsch vor. Es liebt frische, nährstoffreiche, stickstoffhaltige, milde, mehr oder weniger humose Lehm- und Tonböden und gilt als Lehmanzeiger.

Die fast erbsengroßen Spaltfrüchte von *G. aparine* sind durch den Besatz mit hakig gekrümmten, starren Haaren vorzüglich an Epizoochorie angepaßt (Abb. 2, I). Die Fruchtwand vergeht im Boden bald. Der einzige enthaltene Samen hat eine urnenartig gewölbte Form. Der Embryo ist in ein horniges Endosperm eingebettet (Abb. 2, II). Die Keimung erfolgt epigäisch (Abb. 2, III). Die Keimblattspreiten vergrößern sich nachträglich noch stark und fungieren längere Zeit als Assimilationsorgane. Sie sind infolge der Krümmung des Embryos im Samen (Abb. 2, II) ungleich groß: das innere Keimblatt ist etwas

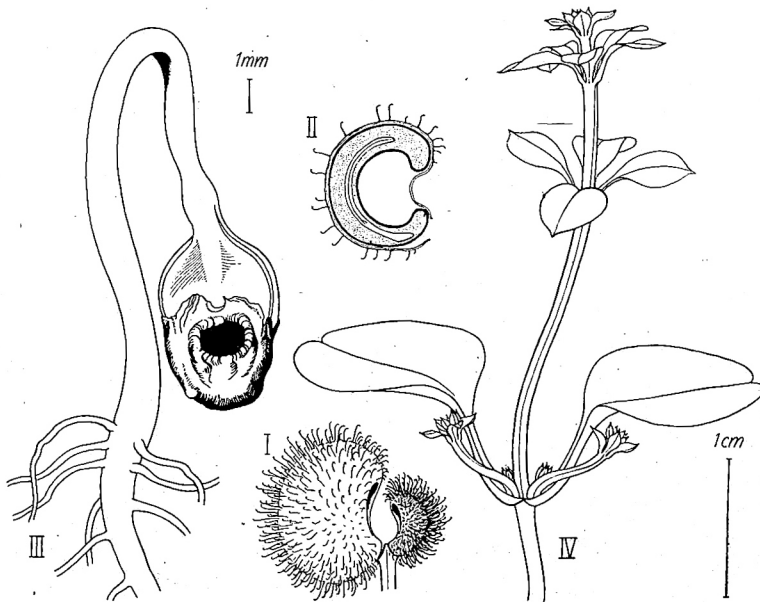


Abb. 2. *Galium aparine*

- I Reife Spaltfrüchte (die verkümmerte rechte Frucht mit ebenso viel Hakenhaaren wie die voll entwickelte linke);
- II Spaltfrucht längs geschnitten (die mit Häkchen besetzte Fruchtwand löst sich bereits ab);
- III Keimling, der sich eben von der Testa befreit (schwarz gezeichnet die Öffnung des vom Samenkörper umschlossenen Hohlraums);
- IV Keimpflanze mit beginnender Kotyledonarverzweigung

kleiner als das äußere. Franke (1896), der umfangreiche Keimlingsuntersuchungen bei Stellaten durchgeführt hat, sagt, daß „in allen Fällen“ der Achsel sproß des kräftigeren Kotyledos gegenüber dem opponierten im Wachstum gefördert sei. Nach meinen Beobachtungen handelt es sich dabei mehr um eine Tendenz, die sich bei anderen Arten gelegentlich recht deutlich ausprägt (z. B. bei *G. mollugo*, Abb. 15), oft aber gar nicht in Erscheinung tritt. Die jungen Pflanzen von *G. aparine* zeigen bei ungestörtem Wachstum eine fast mathematische Symmetrie (Abb. 3).

Der Keimling mit stielrundem Hypokotyl, herangewachsenen Kotyledonen und Sproßknospe treibt an der nicht sehr tief gehenden Primärwurzel

zahlreiche Seitenwurzeln, wodurch der Aufbau des allorhizen Wurzelsystems eingeleitet wird. Sproßbürtige Wurzeln fand ich bei den untersuchten annuellen Arten nie. Die scharfkantige, mit Hakenhaaren besetzte Achse des Hauptsprosses streckt sich, und es entfalten sich die ersten Blattwirtel. Bei unseren Stellaten ist der Primärblattwirtel immer viergliedrig. Je nach der Art bleibt die Vierzahl bei den folgenden Nodien konstant (z. B. bei *Cruciata laevipes*, *G. boreale*, weniger konsequent bei *G. palustre*) oder vermehrt sich nach und nach. So sind für *G. aparine* 6- bis 8gliedrige Wirtel die Regel.

In den Achseln der Keimblätter entspringen sehr bald die Primansprosse und in der Folge meist eine mehr oder weniger große Zahl von Beisprossen (Abb. 2, IV und 4). Später verzweigt sich die Pflanze an höher gelegenen Nodien. Die Weiterentwicklung verläuft an verschiedenen Standorten sehr

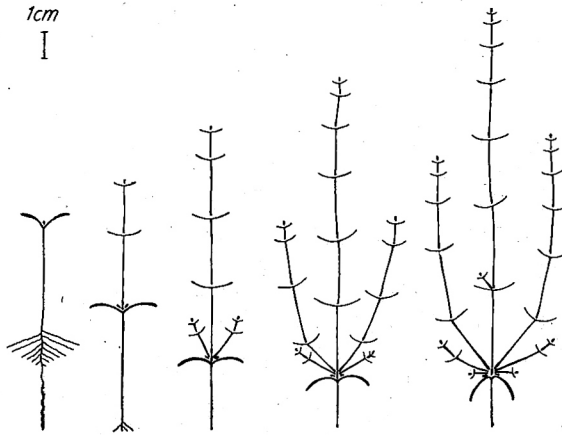


Abb. 3. *Galium aparine*. Entwicklungsstadien junger Pflanzen

unterschiedlich. Unter günstigen Lichtverhältnissen zwischen niedrigen Nachbarpflanzen, so auf Hackfruchtäckern und offenem Schuttgelände, entwickeln sich die Pflanzen harmonisch weiter (Abb. 4). Die basale Verzweigung wird ausgebaut und bereichert, die schlaffen Triebe wachsen mehr oder weniger plagiotrop und haken sich an den Nachbarpflanzen fest. An ihren oberen Abschnitten werden die für *G. aparine* typischen wenigblütigen Infloreszenz-zweige in aufsteigender Folge ausgebildet.

Es lassen sich zwei verschiedene Verzweigungstypen finden, die durch Übergänge verbunden sind. Die seitlichen Kotyledonarsprosse können eine beherrschende Rolle spielen und oft den Hauptsproß geradezu verdrängen, oder die Hauptachse wächst kräftig und treibt eine oft sehr große Zahl schwächerer Seitensprosse, die mehreren basalen Nodien entspringen. Die in Abbildung 4 dargestellte Pflanze steht zwischen beiden Extremen. Ihr Kotyledonarknoten treibt noch immer neue Beisprosse.

Auf dem Acker fügt sich *G. aparine* dem durch die Bearbeitung gegebenen Rhythmus ein. Blühende Pflanzen findet man ab Mai/Juni, fruchtende ab

Juni die ganze Vegetationsperiode hindurch. Reife Samen keimen unter günstigen Bedingungen jederzeit innerhalb von 2 bis 3 Wochen, und da die Pflanzen im Sommer höchstens 3 Monate bis zur Fruchtreife brauchen, können mitunter jährlich mehrere Generationen erscheinen.

In Wald- und Gebüschgesellschaften wird die Entwicklung dagegen vom Jahresrhythmus bestimmt, es kommt jährlich nur eine Generation zur Entfaltung. Die ungünstigeren Lichtverhältnisse bewirken, daß die Pflanzen ihre

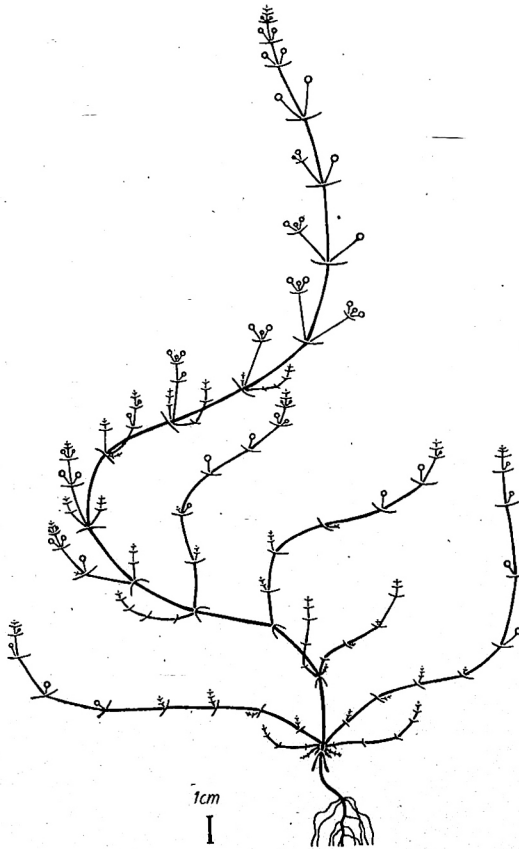


Abb. 4. *Galium aparine*. Blühende und fruchtende Pflanze von einem Kartoffelacker bei Planena (Sept.)

Gestalt stark dem Lichtgewinn anpassen. Wir wollen hier die Entwicklung im Laufe eines Jahres verfolgen. Die Keimlinge erscheinen ab Anfang August in großen Mengen und wachsen stellenweise in rasigen Verbänden hoch. Im Herbst, wenn das Laub gefallen ist und die Kräuter fast alle verdorrt sind, haben die jungen Pflanzen genug Raum und Licht. Bis zum Einbruch des Winters durchlaufen sie die in Abbildung 3 dargestellten Entwicklungsstadien, werden oft noch wesentlich größer, doch kommen sie nicht mehr zum Blühen.

Durch stärkeren Frost sterben viele Sprosse ab, aber verbliebene oder nachtreibende wachsen mit unverminderter Vitalität weiter, sobald es die Temperaturen erlauben.

G. aparine verhält sich hier nicht als Therophyt im eigentlichen Sinne, denn die ungünstige Jahreszeit überdauern im allgemeinen nicht Samen, sondern mehr oder weniger stark herangewachsene Pflanzen. Nach Braun-

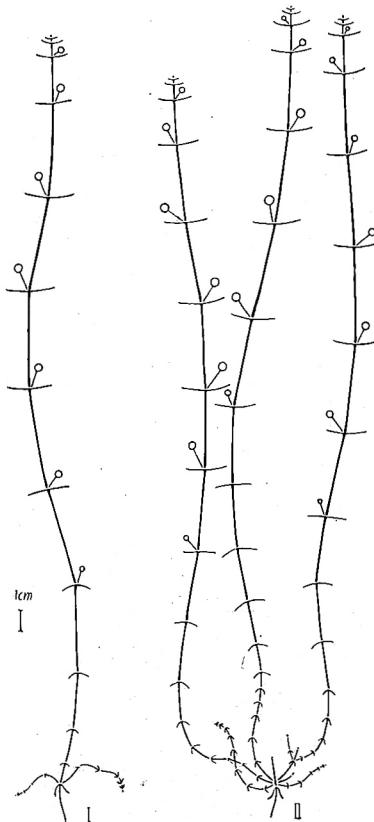


Abb. 5. *Galium aparine*. Blühende Pflanzen von gebüschreichem Auwaldrand (Burgholz, Ende Mai)

I Im Frühjahr gekeimt,
II im Herbst gekeimt

Blanquet (1951) nehmen Therophyten im kalten Klima gelegentlich Hemikryptophyten-Form an. Diese Erscheinung liegt wohl im geschilderten Fall vor.

Im Frühjahr bedeckt das Filigran der kleinblättrigen Quirle vielerorts wieder in dichten Rasen den Boden unter den noch kahlen Gehölzen. Im Mai schießen die Sprosse dann mit langen Internodien und großblättrigen Quirlen in die Höhe (Abb. 5).

Von den vielen kleinen Zweigen einer Pflanze können sich jetzt nur wenige kräftige Achsen, sehr häufig nur eine, behaupten, die übrigen gehen zugrunde. Nur bei spät gekeimten Pflanzen spielt der Hauptsproß die führende Rolle (Abb. 5, I). Meist ist er im Winter abgestorben, oft fallen auch weitere Kotyledonarsprosse aus, und irgendwelche basalen Seitenzweige steigen auf (Abb. 5, II). Wenn der Hauptsproß sehr frühzeitig abstirbt, zeigt sich meist deutlich ein Größenunterschied bei den Primansprossen, was bei normaler Entwicklung nie der Fall ist. Einzeln oder zu mehreren miteinander verhakt, klettern die sich streckenden, passiv hin und her gebogenen Triebe im Geäst der beschattenden Nachbarpflanzen als Spreizklimmer empor ans Licht. Sie können über 3 m Länge erreichen. Infloreszenzzweige werden unterwärts nur in den Plus-Achseln, oberwärts auch in den Minus-Achseln ausgebildet. Die unteren Sproßteile sind längst verdorrt, wenn oben die Endblüten zu Früchten reifen. Oft stirbt die ganze Pflanze ab, ehe die letzten Blüten sich entfalten. Die dünnen Achsen hängen noch lange im Gestrüpp, während unten die Keimlinge sprießen.

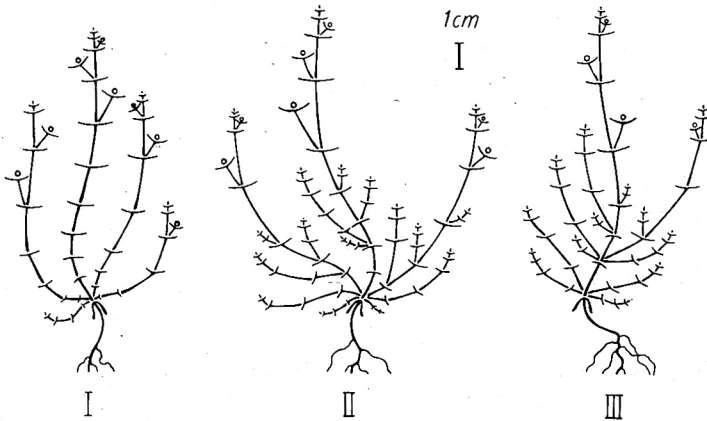


Abb. 6. *Sherardia arvensis*. Blühende Pflanzen
I von armem Muschelkalkacker bei Jena (Mai),
II, III von gutem Lehm Boden bei Sondershausen (Juni)

2. *Galium tricornerutum* Dandy (Dreihörniges Labkraut)

Galium tricornerutum, ein kurzlebiges Ackerunkraut wie *Galium aparine*, unterscheidet sich von diesem durch etwas andere ökologische Ansprüche, es bevorzugt kalkhaltige Lehmböden. In der Wuchsform ist es der oben beschriebenen Art sehr ähnlich.

3. *Sherardia arvensis* L. (Ackerröte)

Sherardia arvensis ist ein ziemlich verbreitetes Unkraut auf Halmfruchtäckern mit nährstoffreichen, meist kalkhaltigen, sommertrockenen, sandigen oder tonigen Lehmböden. Es ist mäßig stickstoffliebend.

Die Keimlinge haben kurzgestielte Kotyledonen von ei- bis fast kreisrunder Form. Die erste Verzweigung geht auch bei dieser Art vom Kotyledonarknoten aus. Durch die gegenseitige Verdrängung bedingt, wenden sich

die Kotyledonarsprosse in verschiedene Richtungen, und zwar mehr oder weniger waagrecht, so daß sie in der Aufsicht wie Speichen eines Rades auseinanderstreben. Auf diese Weise bekommen alle Triebe Raum zur Entfaltung. Sie wachsen auf dem Stoppelacker mehr liegend, zwischen langen Halmen dagegen mehr aufsteigend.

Basale Verzweigung der Kotyledonarsprosse kann gut entwickelt sein (Abb. 6, II) oder vollständig fehlen (Abb. 6, I). Besonders starke Hauptsproßverzweigung ist mit relativ schwacher Kotyledonarknotenverzweigung verbunden (Abb. 6, III), wie das auch bei *G. aparine* der Fall ist. Auffällig ist die starke Betonung der Plus-Achsel; oft erscheint hier neben dem Primansproß ein Beisproß, während die Minus-Achsel leer bleibt.

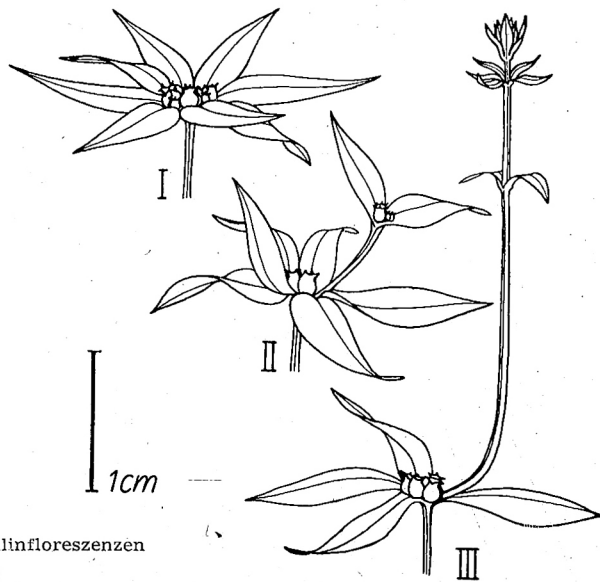


Abb. 7. *Sherardia arvensis*. Teilinfloreszenzen
I normal ausgebildet,
II, III teilweise aufgelöst

Oberhalb der Zone der vegetativen Seitentriebe steht in jeder Plus-Achsel ein Infloreszenzweig von abgeleitetem Bau (Abb. 7, I). Meist umgeben 8 gleichgroße, hüllenartig verbundene Blattorgane 3 bis 9 rötliche, dichtgedrängt stehende Blüten. Es handelt sich um eine dekussiert verzweigte Teilinfloreszenz, deren Blüten durch extreme Verkürzung der Internodien zu einem Komplex zusammengezogen sind. Die zugehörigen 4 Vorblattpaare bilden die Hülle. Eine Beschreibung dieser Verhältnisse findet sich schon bei Wydler (1851). Es kommt auch vor, daß sich diese Infloreszenzen auflösen, indem sich normalerweise gestauchte Seitenzweige strecken (Abb. 7, II) oder sogar zu vegetativen Sprossen auswachsen (Abb. 7, III).

Die Teilinfloreszenzen werden in aufsteigender Folge angelegt. Auch die kräftigeren Seitensprosse bilden Infloreszenzen aus. Verzweigungstätigkeit und Blütenbildung erschöpfen sich nach gewisser Zeit, ohne daß an den Triebspitzen Endblüten erscheinen, wie wir es bei *G. aparine* finden.

Im Laufe einer Vegetationsperiode entwickeln sich meist 2 Generationen. Die im Frühjahr gekeimten Pflanzen beginnen im Mai zu blühen und im Juni zu fruchten. Die Keimung kann unmittelbar nach der Reife erfolgen, wie bei *G. aparine*. Nach der Getreideernte läuft auf dem Stoppelacker die junge Generation auf und kommt im Spätherbst zum Fruchten. Den Winter überdauern meist Samen.

IV. Perennierende Arten

1. *Galium silvaticum* L. (Waldlabkraut)

In Mittelddeutschland ist *G. silvaticum* in lichten, mesophilen Laubmischwäldern von der Ebene bis zu mittleren Gebirgslagen häufig zu finden; es

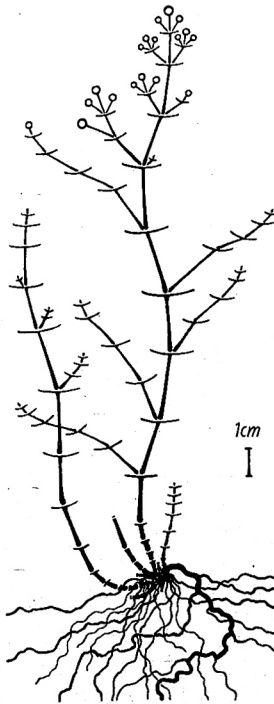


Abb. 8. *Galium silvaticum*. Junge Pflanze mit Blütrieb (Juli), aus Laubmischwald bei Güntersberge (Harz)

gilt als Charakterart des Tilio-Ulmion-Verbandes. Das Waldlabkraut ist eine Mullbodenpflanze und wächst auf lockeren, mineralkräftigen, mäßig frischen Lehmböden oder feinerdereichen Steinverwitterungsböden.

G. silvaticum zeichnet sich durch ein dichtes, horstiges Sproßsystem aus, dessen Triebe steif aufgerichtet stehen. Die Art besitzt nicht die Fähigkeit zu vegetativer Ausbreitung und Vermehrung.

Die Jugendentwicklung verläuft ganz ähnlich wie bei *G. mollugo*; bei dieser Art wird sie ausführlich geschildert (Abb. 15). Bei *G. silvaticum* sind

die Pflanzen am Anfang schon etwas kräftiger. An dem stark anschwellenden und verholzenden Kotyledonarknoten erscheinen nacheinander immer kräftigere Erstarkeungstriebe und sproßbürtige Wurzeln. Da die weitere basale Verzweigung sich auf engstem Raum abspielt, entwickelt sich mit der Zeit ein dichter Horst, der mit der Primärwurzel und vielen sproßbürtigen Wurzeln im Boden verankert ist.

Das Anfangsstadium dieser Entwicklung zeigt Abbildung 8. Die sproßbürtigen Wurzeln, die nicht nur am Kotyledonarknoten, sondern auch an jüngeren erdnahen Nodien über der Blatinserktion entspringen, werden später so stark, daß sie von der Primärwurzel, die vielleicht bei älteren Pflanzen auch abgestorben ist, nicht mehr zu unterscheiden sind.

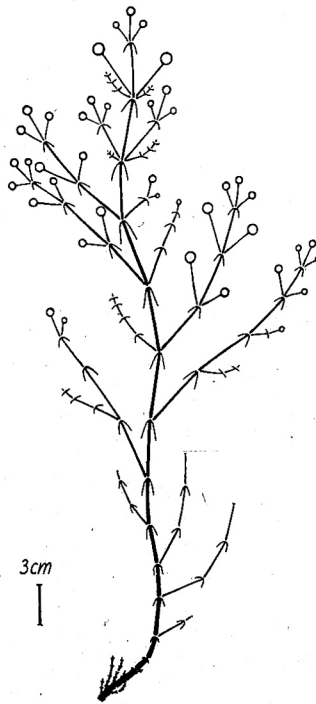


Abb. 9. *Galium silvaticum*. Fruchtender Jahrestrieb einer erwachsenen Pflanze mit basalen Erneuerungstrieben (Okt.) aus Laubmischwald bei Güntersberge (Harz)

Nach Oberdorfer (1949) ist *G. silvaticum* ein bis 50 cm tief wurzelnder Bodenbefestiger und Bodenbereiter. Dies wird besonders sinnfälliger, wo das Waldlabkraut an tätigen Hängen pflanzenwuchsarme Stellen besiedelt. Auf Überrollung mit abrutschendem Erdmaterial reagiert die Pflanze mit Verlegung des normalerweise in der Kotyledonarknotenregion gelegenen Innovationszentrums an höhere Nodien. Das ist besonders gut an jungen Pflanzen zu beobachten.

Während des Erstarkungswachstums werden jährlich von einer Pflanze nur einige wenige vegetative Sprosse hervorgebracht, die schwach oder gar nicht verzweigt sind. Sobald ein kräftigerer Trieb erscheint, trägt er eine kleine Blütenrispe (Abb. 8). An der erwachsenen Pflanze sind im allgemeinen alle Jahrestriebe reproduktiv. Sie steigen nach Ausbildung einer Reihe gestauchter Basalinternodien mit langgestreckten Internodien etwas knickig, aber im ganzen steif aufrecht in die Höhe. Sie verzweigen sich im unteren Teil nur aus den Plus-Achseln, erst im Infloreszenzbereich auch aus den Minus-Achseln (Abb. 8 und 9). Die ausgewachsenen Jahrestriebachsen sind stielrund, wie es in Floren angegeben wird; alle jungen und schwächeren Sproßachsen haben auch bei *G. silvaticum* ungefähr quadratischen Querschnitt.

Zur Hauptblütezeit im Juli und August trägt ein gut entwickelter Horst Dutzende der großen lockeren Infloreszenzen. Da diese sehr eng beieinander stehen, wirken sie alle zusammen als geschlossener Komplex und sind dadurch eine auffällige Erscheinung. Während der Fruchtreife werden an den gedrängt stehenden basalen Nodien der Jahrestriebe Erneuerungssprosse angelegt (Abb. 9). Zunächst bilden sich nur wenige kurze Internodien, die den Winter überdauern. Sie können ganz von Mullboden bedeckt sein und haben dann anliegende bleiche Niederblattquirle, oder sie erheben sich ein wenig über die Erdoberfläche. Dann sind die obersten Quirle entfaltet und ergrünt. Im Frühjahr wachsen sie mit gestreckten Internodien in die Höhe.

Bei den im Kalthaus überwinterten Pflanzen ergab sich im Laufe des Winters an den Innovationstrieben nur ein ganz geringfügiger Zuwachs. *G. silvaticum* hat also eine echte winterliche Ruheperiode. Es ist mit diesem Verhalten dem Jahresrhythmus im sommergrünen Laubwald gut angepaßt.

2. *Asperula cynanchica* L. (Hügelmeier)

Der Hügelmeier ist eine wärmeliebende Trockenrasenpflanze. Er hat habituell keinerlei Ähnlichkeit mit *G. silvaticum*, läßt sich aber der Wuchsform nach an dieses anschließen.

Asperula cynanchica entwickelt ein horstiges Sproßsystem wie *G. silvaticum* und besitzt ebenso wenig vegetative Ausbreitungsfähigkeit wie diese Art. Der Hügelmeier ist jedoch ein Pfahlwurzler; er bildet nur ganz selten einige dünne sproßbürtige Wurzeln aus. Die horstige Wuchsform, die dünne, langgestreckte Hauptwurzel, die tiefer gelegene, feuchte Bodenschichten erreicht, sowie die schmallineale Blattform von *Asperula cynanchica* dürfen wohl als gute Anpassungen an den trockenen Standort gewertet werden. Das jahresrhythmische Verhalten entspricht dem des Waldlabkrautes.

3. *Cruciata laevipes* Opiz (Kreuzlabkraut)

Cruciata laevipes ist an Weg- und Waldrändern, in Ruderalgesellschaften, an Zäunen und in lichtem Gebüsch eine ziemlich häufige Erscheinung. Es liebt etwas luftfeuchte Standorte und frische, nährstoffreiche, mildhumose, auch kalkfreie Lehm- und Tonböden.

Cruciata laevipes bildet im Gegensatz zu *G. silvaticum* ein lockeres, weitläufig verzweigtes Sproßsystem aus, das sich vegetativ stark ausbreiten und auch vermehren kann. Die erste reiche Verzweigung geht auch bei dieser Art

von der Kotyledonarknotenregion aus, doch wird das anfängliche horstähnliche Stadium bald aufgelöst. Alle Pflanzenteile sind kurzlebig, sekundäres Dickenwachstum der Achsen ist von ganz untergeordneter Bedeutung.

Eine etwa einjährige Jungpflanze, wie sie Abbildung 10 zeigt, läßt bereits wesentliche Züge der Wuchsform von *Cruciata laevipes* erkennen.

Diese Pflanze stammt sicher aus dem Herbst des Vorjahres. Der Keim sproß ist im Winter abgestorben. 3 gleichstarke Seitensprosse I. Ordnung mit ihrer reichen Verzweigung II. und III. Ordnung bilden das hier wiedergegebene Sproßsystem. Beiknospen am Kotyledonarknoten haben sich nicht weiterentwickelt. Noch sind die Achsen schwächer, die Beblätterung zarter als bei erwachsenen Pflanzen; Blütenbildung wäre frühestens im folgenden

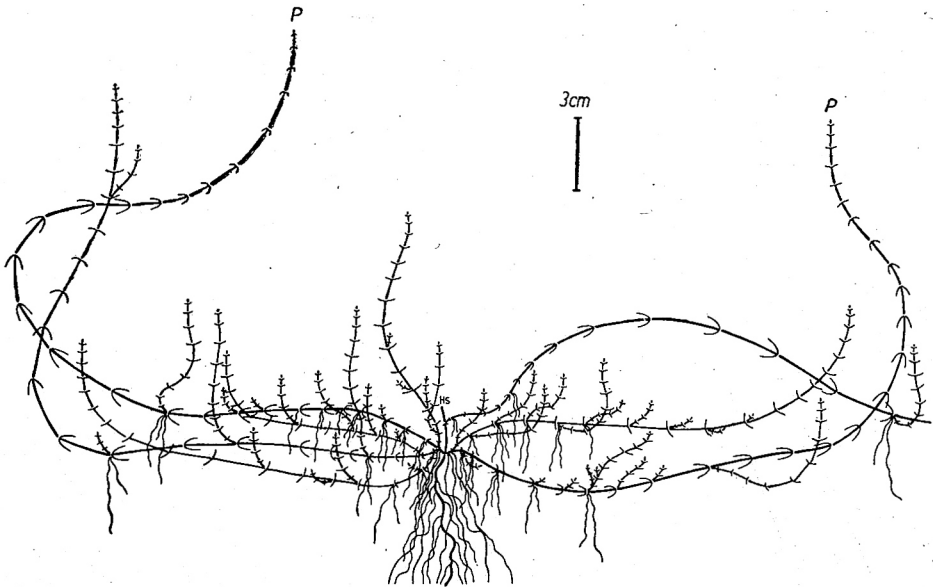


Abb. 10. *Cruciata laevipes*. Gut entwickelte, etwa 1 Jahr alte Pflanze aus einem lichten Haselgebüsch bei Siptenfelde (Harz), in etwas schräger Aufsicht (Nov.)

Jahr zu erwarten. Die Sprosse wachsen zuerst aufrecht oder etwas bogig aufsteigend, selten wirklich kriechend. Ihre schlaffen, meist unverzweigten Achsen vermögen sich ohne Halt nicht lange senkrecht in die Höhe zu strecken und legen sich daher bald um. Kommen sie mit der feuchten Erde in Berührung, so entspringen den Knoten unmittelbar über der Blattinsertion zahlreiche feine Wurzeln. Gelegentlich greift die Bewurzelung auch auf die Internodien über. Bevorzugt an diesen Stellen, aber auch an nicht bewurzelten Knoten erscheinen die Erneuerungssprosse. Sie können schon früh aus basalen Knoten Wurzeln treiben. Im übrigen verhalten sie sich wie die Mutterachse, d. h., sie legen sich bald um, bewurzeln sich und treiben wiederum junge Sprosse. Nach dem Absterben der verbindenden Achsen entstehen selbständige Pflanzen. Auf diese Weise kommt die Art neben der starken vegetativen Ausbreitung auch zu vegetativer Vermehrung. Seiten-

triebe von sekundär in den Boden gelangten Sproßachsen können eine kurze Strecke unterirdisch verlaufen und tragen dann bleiche Niederblätter, doch habe ich niemals echte Ausläuferbildungen feststellen können.

Diese im Prinzip einfache Wuchsform bietet so viele Variationsmöglichkeiten des Verzweigungsmodus, daß man kaum zwei größere Sproßsysteme (Abb. 11) finden wird, die sich auch nur einigermaßen gleichen.



Abb. 11. *Crucjata laevipes*. Sproßsystem mit abgeblühten, z. T. vegetativ sich fortsetzenden reproduktiven Trieben und vegetativen Jungtrieben (aus feuchtem Gebüsch in der Elsteraue, Sept.)

Wir haben hier ein Teilstück einer gut entwickelten erwachsenen Pflanze vor uns. Die abgeblühten Infloreszenztriebe legen sich um und bringen unterhalb, z. T. auch oberhalb der reproduktiven Region frische Triebe hervor. Die große Variabilität der Sproßfolge ist deutlich zu erkennen.

Der einfache Entwicklungsgang aufeinanderfolgender und sich überschneidender Sproßgenerationen verläuft unabhängig vom Jahresrhythmus und wird, wenn man die Pflanze im Kalthaus überwintert, ununterbrochen fortgesetzt. Er erfährt nicht einmal durch die Blütenbildung (April bis Juni, verstreut auch später noch) eine einschneidende Veränderung, denn die Infloreszenzästchen mit den kleinen gelben Blüten erscheinen seitlich am jeweiligen Leitsproß. Dieser wird dadurch also nicht in seinem Längenwachstum begrenzt. Wenn sein Vegetationskegel nicht abstirbt, setzt der Sproß monopodial sein vegetatives Wachstum fort (2 von den 9 reproduktiven Trieben in Abb. 11). Im oberen Teil der Infloreszenzregion verarmen dann

die Blütenzweige, nehmen an Zahl ab und werden oft nach Ausbildung eigenartiger steriler Übergangsstadien von normalen vegetativen Achsel sprossen abgelöst. Die reproduktive Phase erscheint hier lediglich als Durchgangsstadium. Der Trieb kann sich niederlegen und bewurzeln wie die rein vegetativen Legtriebe. An den fruchtzweigtragenden Knoten scheint allerdings die Verzweigungsfähigkeit erschöpft zu sein.

Die Blüten entfalten sich an jedem einzelnen Knoten ungefähr gleichzeitig. Betrachtet man die ganze Infloreszenzregion, die sich meist über 10 bis 20 Nodien erstreckt, so ergibt sich jedoch eine aufsteigende Entfaltungsfolge der Blüten. Dieses Verhalten ist eigentlich für die annuellen Stellaten typisch. Unter den hier beschriebenen Perennen finden wir es nur bei *Cruciata laevipes*; alle übrigen haben rispenähnliche endständige Infloreszenzen, deren Blüten sich ungefähr gleichzeitig entfalten. Im System nach Schumann (1891) zeigt sich ebenfalls eine vermittelnde Stellung der Sektion *Cruciata*, die neben ausdauernden auch einjährige Arten enthält. Da auch die unkomplizierte Wuchsform von *Cruciata laevipes* zwanglos von annuellen Formen abzuleiten ist, könnten hier echte verwandtschaftliche Beziehungen vorliegen.

Cruciata laevipes ist auf Grund seines unrhhythmischen Verhaltens auf Wiesen schnittfest.

4. *Galium palustre* L. (Sumpflabkraut)

G. palustre findet sich häufig in Verlandungsgesellschaften, an Gräben, im Röhricht, in Hochstaudenfluren, Erlenbrüchen, auch in nassen Wiesen. Den entsprechenden Untergrund stellen nährstoffreiche, stau- und sickernasse Torf- und Tonböden dar.

Kommen bei *Cruciata laevipes* Übergänge von Legtrieben zu Kriechtrieben vor, so finden wir bei *G. palustre* die Kriechtrieb wuchsform konsequent verwirklicht.

Schon der Hauptsproß der Keimpflanze kann sich umlegen und bewurzeln, und die ersten Seitensprosse entwickeln sich bereits als typische Kriechtriebe (nach der Definition von Mühlberg 1963 ined.) plagiotrop mit gestreckten Internodien, grünen Laubblättern und sproßbürtiger Bewurzelung. Die Keimachse ist — wie auch alle späteren Achsen — kurzlebig, meist wohl kaum einjährig; es tritt also bald vegetative Vermehrung ein. Die homorhize Bewurzelung besteht aus kurz und schwächlich bleibenden Wurzeln, die unmittelbar unterhalb der Nodien entspringen.

Betrachten wir ein größeres Sproßsystem einer erwachsenen Pflanze, wie es Abbildung 12 zeigt, so sehen wir jedoch, daß zu den geschilderten oberirdischen Kriechtrieben unterirdische, ausläuferartige Triebe hinzukommen können. Allen Trieben gemeinsam ist das Kriechen oder bogige Aufsteigen bei kaum variierter Internodienlänge. Unterschiede in der Ausbildung hängen offenbar mit dem Ort der Entstehung zusammen: Die oberirdisch abzweigenden Sprosse wachsen als typische Kriechtriebe mit normalen Laubblättern; die an unterirdischen, oft sekundär durch Überschwemmungsschlamm überdeckten Achsen entspringenden Seitensprosse wachsen ebenfalls plagiotrop, verlaufen also eine mehr oder weniger lange Strecke in der Erde, bleich oder rötlich, mit Niederblättern besetzt, wie echte Ausläufer. Sie können auch

unter der Erdoberfläche sehr lang werden (30 bis 40 cm) und verlaufen natürlich in voller Länge waagrecht, während die echten Kriechtriebe stets mit aufgerichtetem Apikalteil wachsen und ihr plagiotroper Basalteil sich erst nach und nach verlängert (vgl. den Hauptsproß und seine oberirdischen Seitentriebe auf Abb. 12).

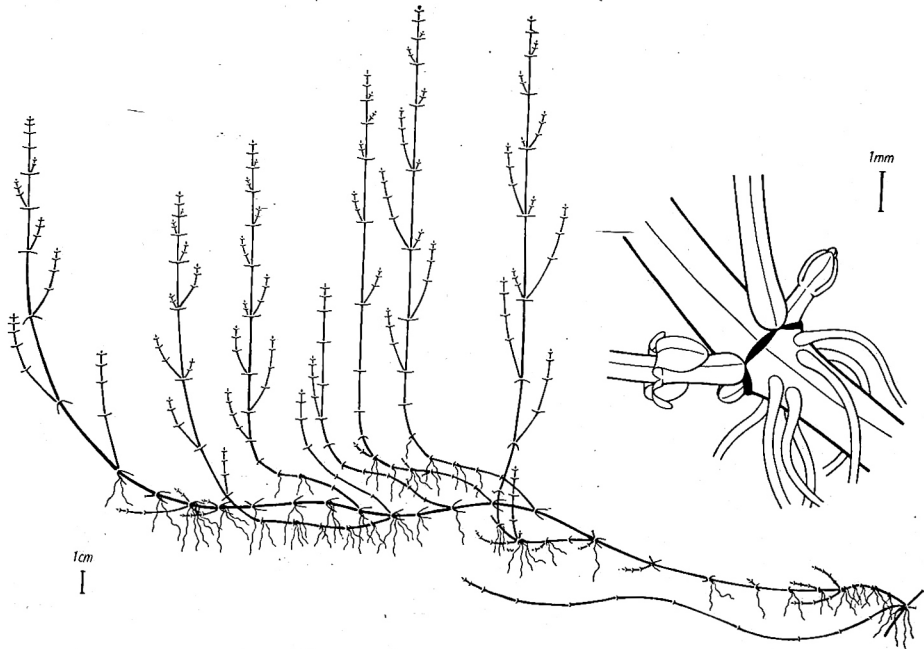


Abb. 12. *Galium palustre*. Vegetatives Sproßsystem aus Sumpfgelände bei Planena (Sept.); rechts Einzelnodus mit Seitenzweigen und sproßbürtiger Bewurzelung

G. palustre blüht vom Mai an bis in den Oktober hinein. Die reproduktiven Triebe sind normalerweise nach dem bei *G. mollugo* geschilderten Prinzip (Abb. 17) gebaut, meist aber ohne Beisprosse. Auch zur Hauptblütezeit (Mai bis Juli) findet man viele vegetative Triebe, im Spätsommer und Herbst überwiegen diese bei weitem. Im herbstlichen Kurztag ist auch häufig der Infloreszenzaufbau gestört, die typischen dichasialen Blütenbüschel wechseln unregelmäßig mit vegetativen Zweigen.

Abgesehen vom Blürrhythmus, ist bei *G. palustre* ebenso wenig wie bei *Cruciata laevipes* ein bestimmter Entwicklungsrhythmus festzustellen. Diesen Eindruck hat man schon am Standort, wo man noch in Schnee und Eis grünende Triebe findet. Eindeutig beweist es die Überwinterung im Kalthaus: die eingetopften Pflanzen wuchsen den ganzen Winter durch lebhaft weiter.

5. *Galium uliginosum* L. (Moorlabkraut)

G. uliginosum gleicht dem Sumpflabkraut in Wuchsform, Erscheinungsbild und Vorkommen weitgehend.

6. *Galium saxatile* L. (Steinlabkraut)

G. saxatile wächst in Magerrasen, Heiden, besonders in Borstgraswiesen auf mineralkräftigen, aber sauer-humosen Urgesteins- und Sand-Lehmböden, auch in lichten bodensauren Laub- und Nadelwäldern. Wir finden die Art vor allem in mittleren Gebirgslagen auf Gneis und Granit.

Beim Steinlabkraut begegnen wir wieder der typischen Kriechtriebwuchsform wie bei *G. palustre*, doch zeigt *G. saxatile* mehr Regelmäßigkeit im Aufbau seines Sproßsystems.

Pflanzen von dieser Art wurden vor allem in lichten Fichtenwaldbeständen und an Waldrändern im Harz untersucht, wo sie auf pflanzenwuchsarmer Rohhumusdecke, besonders in lückigem *Deschampsia-flexuosa*-Rasen, ungestört und übersichtlich ihr Sproßsystem entfalten. Orientierende Untersuchungen an Standorten mit dichtem Pflanzenbestand (besonders *Meum-athamanticum*-Wiesen) ergaben prinzipiell Gleiches; nur wachsen hier die Sprosse aufrechter, und die Konkurrenz mit den Nachbarpflanzen beeinflusst die Verzweigungsweise, so daß sie schwerer zu durchschauen ist.

Wenn die Keimpflanzen genug Raum haben, entwickeln sie sich bald zu vielästigen, dicht beblätterten kleinen „Nestern“ (Abb. 13). Sie breiten sich

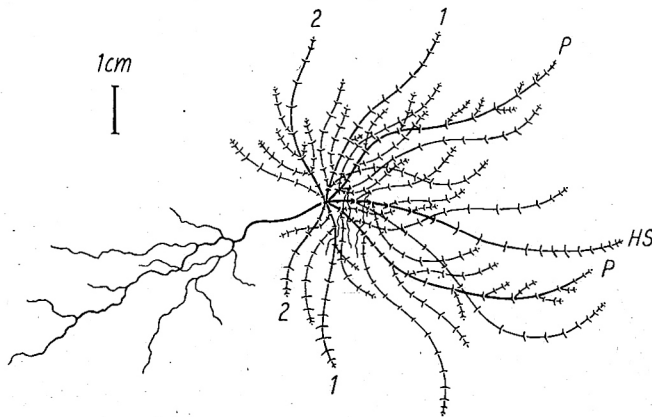


Abb. 13. *Galium saxatile*. Reich verzweigte, etwa 1 Jahr alte Pflanze mit erst ganz spärlicher sproßbürtiger Bewurzelung im Herbst (etwas schräge Aufsicht); aus lichtigem Fichtenwald bei Stiege (Harz)

auf der ebenen Fichtennadeldecke plagiotrop nach allen Seiten aus und bedecken eine ständig größer werdende, annähernd kreisförmige Fläche. Der Kotyledonarknoten ist Ausgangspunkt der Verzweigung; der Hauptsproß und mehr oder weniger zahlreiche Serialsprosse strahlen in verschiedene Richtungen als Leitachsen aus. Wir haben es hier mit echten Kriechtrieben zu tun, die sich allerdings recht sporadisch, oft nur spärlich oder sehr spät unterhalb der Knoten bewurzeln. Die langsam erstarkende, flachstreichende Primärwurzel ernährt längere Zeit den ganzen Sproßkomplex.

G. saxatile ist immergrün, wie die Kalthausüberwinterung eindeutig zeigte. Auch draußen kann der Frost den dicht der Erde anliegenden Trieben mit den im Winter rosettig genäherten obersten Blattquirlen nicht viel anhaben. Die Ausbildung einer Zone stark verkürzter Internodien in der kalten

Jahreszeit ist ein wertvolles Merkmal für die Altersbestimmung (Abb. 14). Mehr aufgerichtete Sprosse (auf Wiesenstandorten) frieren freilich zu einem großen Teil zurück und zeigen schon deshalb größere Unregelmäßigkeit in der Verzweigung.

In günstigen Fällen wachsen also die Triebe von *G. saxatile* so lange monopodial fort, bis Blütenbildung ihr Wachstum begrenzt. An Kotyledonarsprossen kann man mitunter 2 bis 3 eingeschaltete Zonen verkürzter Internodien zählen, was für die betreffende Pflanze ein Alter von 3 bis 4 Jahren

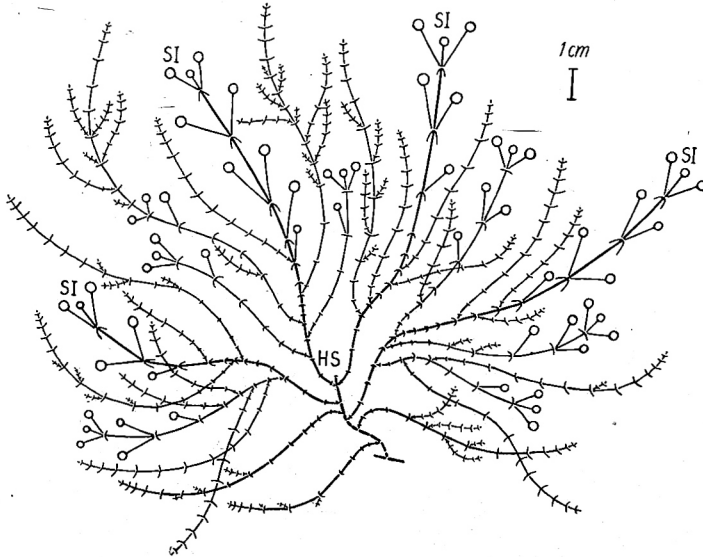


Abb. 14. *Galium saxatile*. Sproßsystem im Herbst, Teil eines viel größeren Systems, noch ohne eigene Bewurzelung (Aufsichtsbild). HS = abgestorbener vorjähriger Hauptsproß des dargestellten Systems. Die 4 großen reproduktiven Jahrestriebe (SI) sind kenntlich an der eingeschalteten Zone verkürzter Internodien (= 1. Sproßgeneration); von deren Erneuerungstrieben haben einige bereits geblüht (2. Sproßgeneration des Jahres, ohne Einschaltung verkürzter Internodien) und z. T. ihrerseits Erneuerungstriebe ausgebildet (als 3. Sproßgeneration).

Basal 3 vegetativ gebliebene Jahrestriebe. Links oben Trieb mit nur seitenständigen Infloreszenzen

beweist. Zwar werden die jungen Pflanzen meist schon im zweiten Sommer reproduktiv, doch blühen dann erst wenige Triebe, und oft werden überhaupt nur einzelne blühende Seitenzweige an vegetativ weiterwachsenden Leitsprossen ausgebildet (auch an älteren Pflanzen — siehe Abb. 14). Die typischen Blütenstände von *G. saxatile* sind lockere endständige Rispen. Subflorale Seitenzweige stellen die Innovationstriebe dar, die im nächsten, eventuell auch noch im selben Jahr zur Blüte kommen (Abb. 14).

Vom 3. oder 4. Lebensjahr ab blühen im Sommer unter günstigen Lichtverhältnissen alle kräftigen Triebe einer Pflanze. Die aufsteigenden Infloreszenzzweige stehen an der Peripherie des runden grünen Sproßkomplexes, der sich nun aus einer Unzahl kaum noch entwirrbarer längerer und kürzerer Kriechtriebe zusammensetzt. Zu einer einzigen Pflanze können einige Dutzend Blüten sproßsysteme von der Größe des in Abbildung 14 dargestellten gehören.

Im Laufe der nächsten Jahre verkahlt der zentrale Teil des Sproßsystems um den Kotyledonarknoten, die periphere sproßbürtige Bewurzelung gewinnt an Bedeutung und ersetzt nach und nach die Primärwurzel. Mit dem Absterben der verbindenden Triebe tritt vegetative Vermehrung ein. Die einzelnen selbständig gewordenen Sproßsysteme bilden manchmal wieder eine besonders kräftige zentrale Wurzel — analog der Primärwurzel — aus; sie entwickeln sich mit unverminderter Vitalität weiter.

Im dichten Wiesenbestand ist die Bewurzelung der Steinlabkrautpflanzen im allgemeinen gleichförmiger und weniger stark zentralisiert.

7. *Galium pumilum* Murr. (Heidelabkraut)

G. pumilum ist nach Habitus, Wuchsform und Standortsansprüchen dem Steinlabkraut sehr ähnlich.

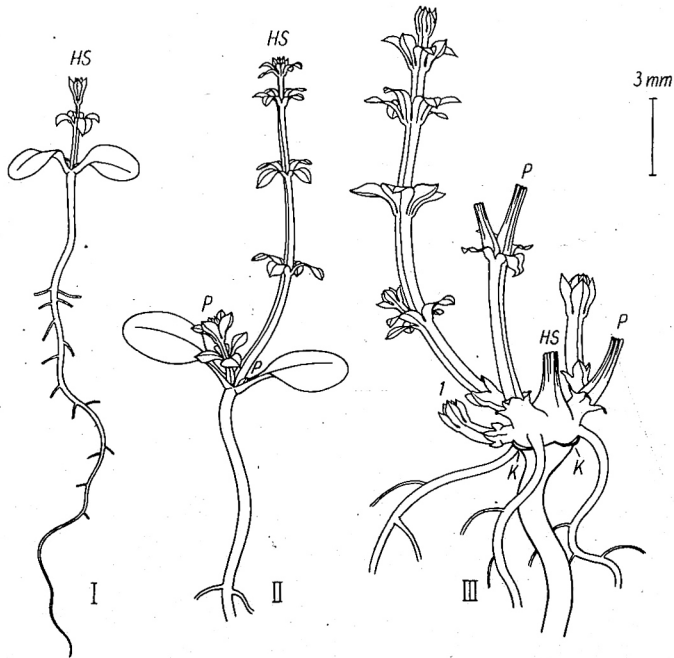


Abb. 15. *Galium mollugo*

- I Keimling (Sept.);
 - II Keimpflanze mit deutlich gefördertem Seitensproß in der Achsel des größeren Keimblattes (Febr.);
 - III etwa 1 Jahr alte Pflanze mit verdicktem Kotyledonarknoten und daraus entsprungenen sproßbürtigen Wurzeln (Febr.); K = Keimblattnarbe.
- Alle 3 Pflanzen von einer lückigen Glatthaferwiese bei Trotha

8. *Galium mollugo* L. (Wiesenlabkraut)

G. mollugo wächst bei uns in Mengen auf Fettwiesen und Weißklee-weiden, an Weg-, Gebüsch- und Waldrändern; in der typischen Form (ssp.

elatum) ist es Arrhenatheretum-Charakterart. Es bevorzugt nährstoffreiche, frische, milde Lehmböden und ist etwas stickstoffliebend.

G. mollugo wächst in der Jugend horstartig wie *G. silvaticum*, bildet dann aber unterirdische Ausläufer, die eine starke vegetative Ausbreitung ermöglichen.

Keimlinge und Jungpflanzen erscheinen in Wiesenlücken ziemlich häufig. Die sehr kleine Keimpflanze (Abb. 15, I und II) treibt eine lange, verzweigte Primärwurzel. Die ersten Sprosse sind sehr schwächlich und vergeilen oft im Schatten der Nachbarpflanzen; nach und nach erscheinen kräftigere Triebe.

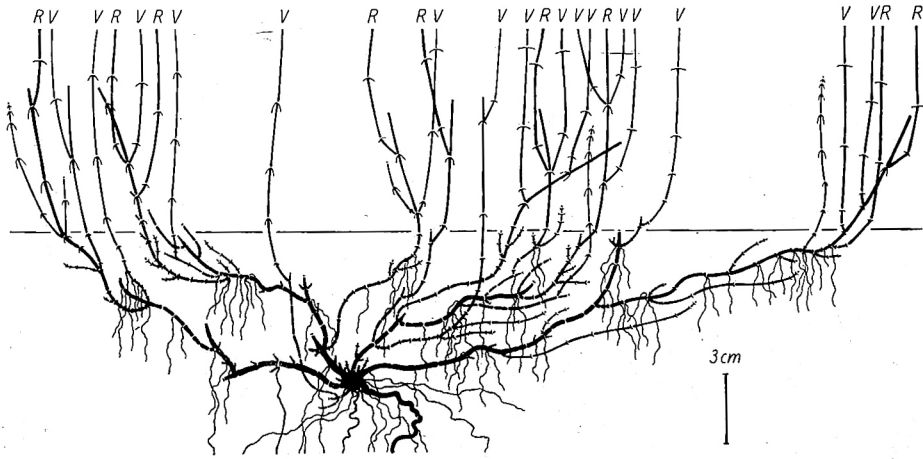


Abb. 16. *Galium mollugo*. Ältere Pflanze aus einer Glatthaferwiese bei Trotha, relativ schwach sproßbürtig bewurzelt (Juli). Von den Nachtrieben abgemähter Sprosse ist nur der untere Teil gezeichnet (R = reproduktiver Trieb, V = vegetativer Trieb)

Der Kotyledonarknotenbereich beginnt sich knollig zu verdicken und treibt die ersten sproßbürtigen Wurzeln (Abb. 15, III). Durch reiche basale Innovation aller absterbenden Triebe auf engem Raum entsteht ein dichthorstiges System mit stark entwickelter sproßbürtiger Bewurzelung, ähnlich wie bei *G. silvaticum*. Das Erstarkungswachstum im geschlossenen Horst kann je nach dem Standort von sehr verschieden langer Dauer sein; jedenfalls zieht es sich über einige Jahre hin. Erst die gut entwickelte, erstarkte Pflanze bildet langgestreckte geophile Ausläufer aus. Diese steigen zu kräftigen Trieben auf, bestocken sich stark und entsenden neue Ausläufer. So breitet sich das Sproßsystem immer weiter aus (Abb. 16).

Die Behauptung von Wehsarg (1935), daß schon die einjährige Pflanze Ausläufer ausbildet, trifft sicher nicht zu.¹ Doch ist eine exakte Altersbestimmung wohl ohne Markierung unmöglich, denn *G. mollugo* treibt im Laufe des Jahres eine Sproßgeneration nach der anderen ohne jeden erkennbaren

¹ Seine Abbildung einer „zweijährigen Pflanze“ stellt meiner Meinung nach irgendeine Verzweigungsstelle einer wesentlich älteren Pflanze dar.

Rhythmus. Im Kalthaus wuchsen die Pflanzen im Winter normal weiter; am natürlichen Standort friert stärkerer Zuwachs immer wieder zurück. Im zeitigen Frühjahr nach der Schneeschmelze ist *G. mollugo* auf der Wiese sogleich mit frischgrünen Sprossen anzutreffen.

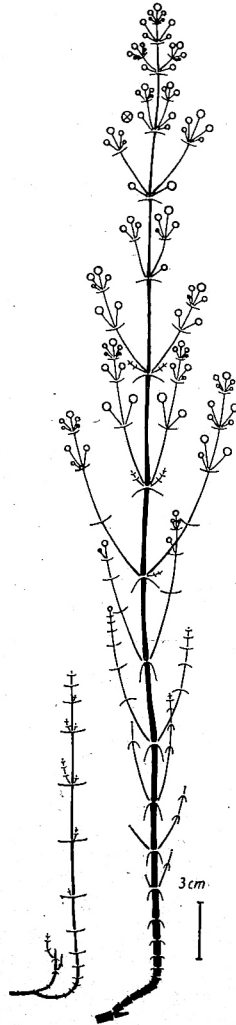


Abb. 17. *Gallium mollugo*. Kräftiger Infloreszenztrieb von einem Wegrand (bei Planena, Juni).
Links: Frühes Stadium eines solchen Triebes (April)

Die Ausläufer des Wiesenlabkrautes bewurzeln sich spät und meistens ziemlich schwach oberhalb der Blatinserktion. Der knorrige Kotyledonar-knoten bleibt als Verbindung zwischen der tiefgehenden, verholzenden Pri-

märwurzel und dem ebenfalls stark verholzenden Ausläufersystem erhalten. Wehsarg (1935) gibt an, daß die Keimwurzel niemals durch sproßbürtige Wurzeln voll ersetzt wird und daß abgetrennte Sproßteile verkümmern. An feuchten Standorten fand ich jedoch oft kräftig bewurzelte Bestockungszentren, die sicherlich selbständig lebensfähig sind.

G. mollugo blüht vom Mai an die ganze Vegetationsperiode hindurch. Die ersten, noch relativ schwachen Blütentriebe werden schon am Horst ausgebildet. Immer sind neben den schlaffachsigen, bis 1 m langen reproduktiven Trieben auch zahlreiche halbhohe vegetative Triebe zu finden. Den Bau eines gut entwickelten Infloreszenztriebes zeigt Abbildung 17. Die Achselsprosse der unteren Triebregion sind rein vegetativ; darüber

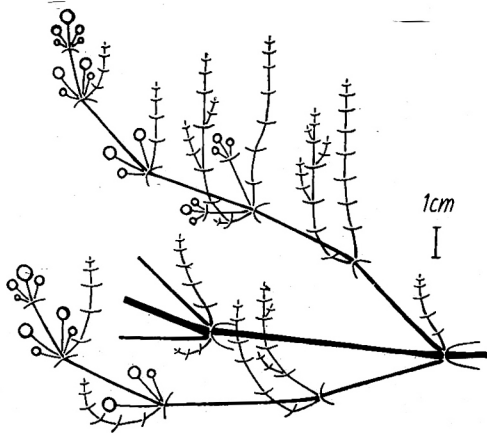


Abb. 18. *Galium mollugo*. Sekundär vergrüntes Sproßstück eines älteren, niedergelegten Infloreszenztriebes (Gebüsch bei Trotha, Anfang August)

folgt eine Zone von Achselsprossen mit mehr oder weniger starkem vegetativen Unterbau und apikalen Blütenzweigen (diese Zone fehlt bei schwachen Trieben); im obersten Teil der Infloreszenz stehen in allen Achseln Blütentriebe. Häufig sind die Seitenachsen I. Ordnung um 1 bis 2 Beisprosse vermehrt. Die Minus-Sprosse stehen wie in der Größe, so auch in der Blütenbildung den Plus-Sprossen nach.

Es kommt oft vor, daß die langen Infloreszenztriebe sich niederlegen, sie bewurzeln sich jedoch nicht. An solchen Sprossen findet man häufig den typischen Infloreszenzbau durch sekundäre Vergrünung maskiert (Abb. 18). Armblütige Spättriebe sind von Anfang an regelloser gebaut, ähnlich wie bei *G. palustre*.

Mit zunehmendem Lebensalter der Pflanze werden anscheinend immer kürzere Ausläufer gebildet, die Vitalität läßt allmählich nach. Man findet gelegentlich morsche, fast bleistiftdicke Erdstämme, die nur noch ganz schwache Sprosse treiben, die oberirdisch wie Keimpflanzen aussehen.

Das Wiesenlabkraut ist durch seine gute Bestockungsfähigkeit vollkommen schnittfest.

9. *Galium boreale* L. (Nordisches Labkraut)

G. boreale findet sich in Halbtrockenrasen, austrocknenden Mooren, auch in lichten Waldgesellschaften auf wechselfeuchten, sommertrockenen, meist schweren, tonigen und stets kalkhaltigen, milden, mehr oder weniger humosen Lehmböden.

G. boreale ist in seiner Wuchsform der vorigen Art ähnlich, zeigt jedoch ein stark ausgeprägtes rhythmisches Verhalten.

Wahrscheinlich durchläuft auch diese Art – wie *G. mollugo* – zuerst ein Horststadium, ich habe die Jugendentwicklung nicht verfolgen können.

G. boreale breitet sich mit seinen langen, nachträglich verholzenden geophilen Ausläufern weit aus und besiedelt auf diese Weise auch nicht optimale Standorte (stark vernäßte Wiesen, schattigen Wald), wo es kaum mehr zur Blüte kommt, Vermehrung durch Samen also ohne Bedeutung ist.

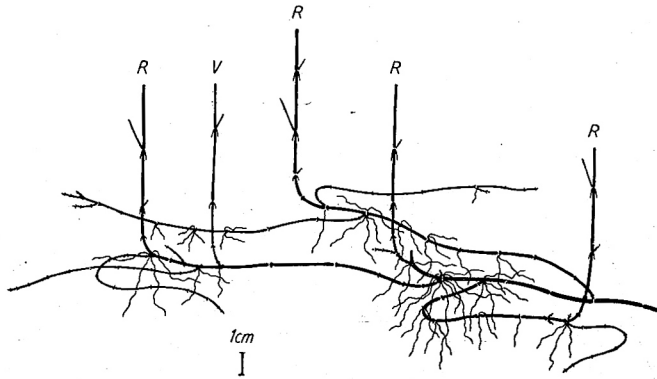


Abb. 19. *Galium boreale*. Sproßsystem von hügeligem Wiesengelände bei Breitenstein (Harz) im November (schräge Aufsicht). Von den absterbenden diesjährigen Trieben sind nur die Basalteile gezeichnet (R = reproduktiver Trieb, V = vegetativer Trieb). Die meisten der jungen Ausläufer sind noch nicht bewurzelt

Am optimalen Standort ist *G. boreale* zur Blütezeit – nur Juli und August – mit seinen leuchtendweißen Infloreszenzen an aufrechter Achse eine auffällige Erscheinung. Vegetative Sprosse sind hier nur vereinzelt zu finden.

Die Ausläufersysteme können weitläufig verzweigt sein (Abb. 19), wachsen stellenweise aber auch nur stockend mit kurzen Ausläufern weiter.

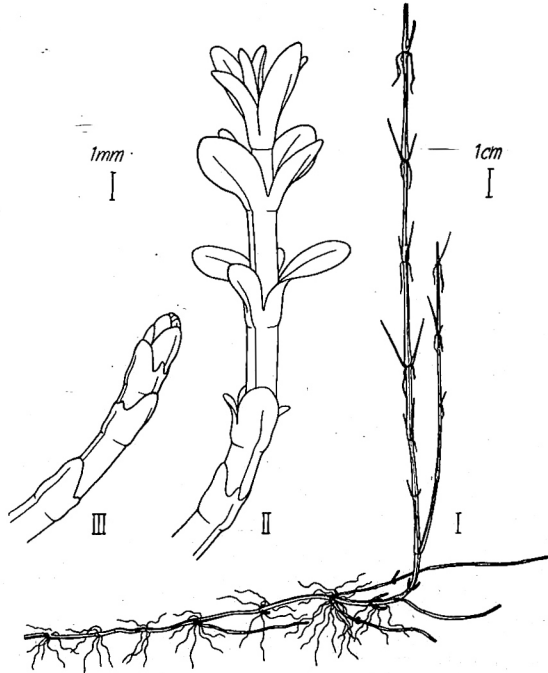
Nach der Fruchtreife sterben die oberirdischen Sprosse ab, ohne daß ein Nachtrieb erfolgt. Die jungen Ausläufer überwintern unterirdisch mit fest anliegenden Niederblattorganen (Abb. 20, I und III). Ende März oder Anfang April öffnen sich die Sproßknospen und treiben aus (Abb. 20, II).

Die im Kalthaus überwinterten Pflanzen verhielten sich genauso, sie begannen lediglich einen Monat früher zu treiben. Das Nordische Labkraut hält also eine feste Winterruhe.

10. *Galium verum* L. (Echtes Labkraut)

G. verum ist in Halbtrockenrasen und Trockenrasen, auf Dünen, Triften, im lichten Gebüsch recht häufig mit seinen leuchtenden gelben Blütenständen anzutreffen. Es wächst auf sommerwarmen, nährstoffreichen Löß- und Kalksteinböden, auch auf Humus und Sand.

G. verum läßt sich nach seiner Wuchsform wie *G. boreale* an *G. mollugo* anschließen. In seinem rhythmischen Verhalten nimmt es eine vermittelnde

Abb. 20. *Galium boreale*

- I Verdorrter Jahrestrieb mit jungen Ausläufern von verschiedener Länge (von hügeligem Wiesengelände bei Breitenstein im Harz; Nov.),
 II austreibende, ergrünende Triebspitze (Anf. April),
 III Ausläuferspitze im Winter

Stellung zwischen den beiden vorigen Arten ein: Die meist sehr langen Ausläufer bestocken sich nicht so reichlich und regellos wie bei *G. mollugo*, zeigen aber auch nicht das strenge jahresrhythmische Verhalten, das *G. boreale* auszeichnet. Vom Mai bis zum September werden ständig neue Blütenprosse ausgebildet. Der Nachtrieb wird im Herbst eingestellt, die Ausläufer überwintern unterirdisch oder mit kurzen rosettigen Triebenden oberirdisch. Sie blieben auch im Kalthaus den Winter über in Ruhe.

11. *Galium odoratum* (L.) Scop. (Waldmeister)

Der Waldmeister ist in schattigen, krautreichen Laubwäldern verbreitet und vor allem als Buchenwaldbegleiter bekannt. Als typische Mullboden-

pflanze liebt er frisch-lockeren, nährstoffreichen Lehmboden mit guter Humuszersetzung.

G. odoratum entwickelt kurzlebige geophile Ausläufer, die der vegetativen Ausbreitung und Vermehrung der Pflanze dienen.

Der Hauptsproß der Keimpflanze ist bereits ebenso kräftig wie ein vegetativer Trieb von einer erwachsenen Pflanze. Erstarkungswachstum ist also nicht zu beobachten, und die jungen Keimpflanzen können schon im ersten Jahr, wenn sie noch grüne Kotyledonen haben, einen Beisproß als Ausläufer von normaler Stärke hervorbringen (Abb. 21, I). Im nächsten Jahr kann sich ein solcher Ausläufer schon zum reproduktiven Trieb entwickeln (Abb. 21, II).

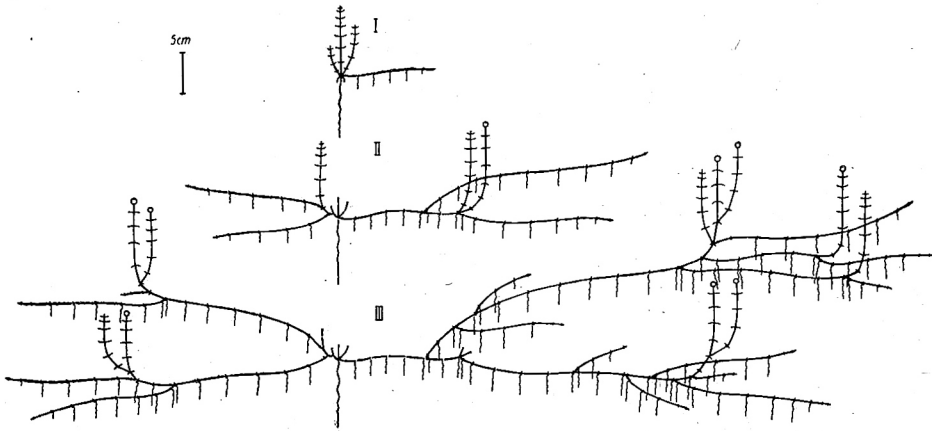


Abb. 21. *Galium odoratum*. 1-, 2- und 3jährige Pflanze im Herbst (schräge Aufsicht). Die einzelnen Stadien sind nach verschiedenen Pflanzen (aus Buchenwäldern bei Stiege im Harz) kombiniert und aufeinander abgestimmt, so daß sich eine fortlaufende Entwicklungsreihe ergibt. Die zum großen Teil schon abgestorbenen oberirdischen Triebe des letzten Sommers sind schematisch ergänzt. Die Bewurzelung der plagiotropen Sproßabschnitte ist an allen Knoten ungefähr gleich stark entwickelt (vgl. Abb. 22), sie ist hier der Übersichtlichkeit wegen nur durch 1 Wurzel je Knoten angegeben.

An seiner Basis und auch noch in unmittelbarer Nähe der Keimachse entspringen neue Ausläufer, und im dritten Jahr gehören schon mehrere Blütensproßsysteme zu einer Pflanze (Abb. 21, III).

Mit dem Absterben der kurzlebigen, unverdickten Keimachse werden die Seitensproßsysteme selbständig; sie entwickeln sich in der geschilderten Weise weiter. Sehr oft werden jährlich zwei Sproßgenerationen ausgebildet (wie in Abb. 21, III rechts oben), und auch im Herbst kommen noch Blütentriebe vor (ich fand stellenweise Ende Oktober noch unreife Früchte).

G. odoratum hat, wie ja bereits Diels (1918) feststellte, keinen festen Jahresrhythmus und wächst im Winter im Kalthaus zwar langsam, aber stetig weiter.

Die Sommerausläufer sind kürzer als die im Herbst und Winter ausgebildeten; die alten, längst funktionslos gewordenen fadendünnen Ausläuferachsen, die recht zäh sind und sich jahrelang im Boden erhalten, zeigen daher oft einen mehr oder weniger regelmäßigen Wechsel von kurzen und langgestreckten Sproßabschnitten.

Die jungen Ausläufer bilden meist durch rückwändige Krümmung des jüngsten Internodiums eine Bohrspitze aus. Schon unterhalb des zweit- oder drittjüngsten Knotens stellt sich regelmäßig sproßbürtige Bewurzelung ein (Abb. 22).

Normale Ausläufer der ersten Sproßgeneration eines Jahres bilden etwa 8 bis 12 langgestreckte Internodien aus, ehe sie sich mit verkürzten Internodien aufwärts wenden und sich umwandeln in kurze, aufrechte Laubblattspresse. Diese sind unverzweigt oder haben 1 bis 2 basale Bereicherungs-



Abb. 22. *Galium odoratum*. Abgeblühtes Sproßsystem mit vegetativen subfloralen Achsel sprossen und jungem Ausläufer; darunter Ausläuferspitze stärker vergrößert. Aus einem Buchenwald bei Stiege (Harz)

triebe. An Standorten mit dichtem Pflanzenwuchs wird die Ausläuferbildung mitunter stark eingeschränkt, die Erneuerungssprosse steigen hier oft gleich bogig in die Höhe.

Im Mai tragen die meisten Triebe endständig dichasial gebaute Blütenzweige, doch gibt es stets auch zahlreiche vegetative Sprosse. Die abgeblühten Infloreszenzäste werden meist durch frisch austreibende subflorale Achselspresse seitwärts gedrängt (Abb. 22). Diese Seitenäste stellen eine monocha-

siale Fortsetzung des Leitsprosses dar. Sie tragen wieder die charakteristischen großen Blattsterne und beschließen ihr Wachstum meist mit der Ausbildung eines terminalen Quirls; manchmal kommen sie noch zur Blüte und werden ihrerseits vegetativ überwuchert, wie es in Abbildung 22 oben rechts dargestellt ist. Auf diese Weise entsteht wieder das typische vegetative Erscheinungsbild des Waldmeisters, wie es uns fast das ganze Jahr über begegnet. Die reifenden Früchte werden von den frischen Quirlen oft überdeckt. *G. odoratum* hat an Epizoochorie angepaßte, mit Haken besetzte Spaltfrüchte wie *G. aparine*. Meist wird nur eine Spaltfrucht voll entwickelt, die andere verkümmert (ganz ähnlich wie in Abb. 2, I für *G. aparine* dargestellt). Junge Pflanzen sind recht selten zu finden, der Schwerpunkt liegt auf der vegetativen Ausbreitung und Vermehrung.

V. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit werden Wuchsform und Entwicklung einer Reihe bei uns heimischer annueller und perennierender Rubiaceenarten geschildert.

Die untersuchten Arten haben als Angehörige der systematischen Gruppe der Stellaten gemeinsame morphologische Züge in der Samen- und Keimungsgestaltung sowie im vegetativen und reproduktiven Sproßaufbau.

Die Anordnung der Arten in dieser Darstellung ergibt sich nach rein morphologischen Gesichtspunkten. Von der einfachen Wuchsform der Annuellen ausgehend, werden die verschiedenen komplizierteren Perennen-Wuchsformen abgeleitet. Phylogenetisch ist der umgekehrte Weg wahrscheinlich: Als ursprüngliche Form nimmt man meist die Stauden an, aus denen die einjährigen Arten hervorgegangen sind.

Die Beziehungen zwischen den Perennen-Wuchsformen können ganz verschieden interpretiert werden. Die hier gegebene Reihenfolge stellt keine hypothetische Entwicklungslinie dar.

Galium silvaticum und *Asperula cynanchica* mit ihren horstigen Sproßsystemen unterscheiden sich von Annuellen vor allem durch Verholzung der Kotyledonarknotenregion und alljährliche Innovation der Triebe. Während bei *Asperula cynanchica* die Primärwurzel in Form der tiefgehenden Pfahlwurzel dominierend bleibt, entwickelt sich bei *G. silvaticum* reiche sproßbürtige Bewurzelung.

Cruciata laevipes bildet als junge Pflanze ebenfalls einen lockeren Horst aus, kommt jedoch bald durch bewurzelte Legtriebe zu starker vegetativer Ausbreitung. Zu ganz ähnlichen unregelmäßigen Sproßsystemen führt die typische Kriechtriebwuchsform, wie wir sie bei *Galium palustre* und *G. uliginosum* verwirklicht finden. Auch bei *G. saxatile* und *G. pumilum* baut sich das Sproßsystem aus Kriechtrieben auf, zeigt jedoch eine verhältnismäßig übersichtliche zentrische Verzweigungsart.

Ab und zu kommen bei den Kriechtriebarten bereits unterirdisch verlaufende bleiche Triebe vor. Echte geophile Ausläufer finden wir nun bei *Galium mollugo*, *G. boreale* und *G. verum*. In der Jugend wird ein ausgeprägtes Horststadium durchlaufen, dann erst entwickeln sich die Ausläufer als langlebige, rhizomähnliche Stränge, die mit der ausdauernden Kotyledonar-

region in fester Verbindung bleiben. Dagegen ist bei *Galium odoratum* mit seinen kurzlebigen Achsen die Ausläuferwuchsform in letzter Konsequenz verwirklicht.

In ihrem Entwicklungsrhythmus zeigen die untersuchten Arten unterschiedliches Verhalten.

Der größte Teil der Arten verhält sich unrythmisch und läßt sich dem *Asperula*-Typ von Diels anschließen. Noch ausgeprägter als *Galium odoratum* selbst zeigen *Cruciata laevipes*, *Galium palustre* und *G. mollugo* fortgesetztes winterliches Wachstum.

Bei *Galium silvaticum*, *Asperula cynanchica*, *Galium verum* und besonders stark ausgeprägt bei *Galium boreale* zeigte sich jedoch ein rhythmisches Verhalten im Sinne des *Polygonatum*-Typs von Diels. Das Verhalten dieser Arten findet eine gute Erklärung, wenn man ihre Areale betrachtet. *G. silvaticum*, *Asperula cynanchica* und *G. verum* haben eine mehr oder weniger starke kontinentale Ausbreitungstendenz. *G. boreale* ist hauptsächlich boreal verbreitet. In beiden Fällen kann man die winterliche Ruheperiode als Klimaanpassung werten.

Schrifttum

- Braun-Blanquet, J.: Pflanzensoziologie, Wien 1951.
- Diels, L.: Das Verhältnis von Rhythmik und Verbreitung bei den Perennen des europäischen Sommerwaldes. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **36** (1918) 337–351.
- Ellenberg, H.: Landwirtschaftl. Pflanzensoziologie. Bd. I: Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden, Stuttgart/Ludwigsburg 1950.
- Ellenberg, H.: Landwirtschaftl. Pflanzensoziologie. Bd. II: Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung, Stuttgart/Ludwigsburg 1952.
- Franke, M.: Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Stellaten. Bot. Zeitung **54** (1896) 33–60.
- Gluch, W.: Wuchsformen und Wuchstypen einheimischer Fabaceen-Stauden. Diss. Halle (ined.) (1964).
- Jäger, E.: Über Wuchsform, Wuchsrhythmus und Verbreitung der heimischen Wiesenasteraceen. Diplomarb. Halle (ined.) (1957).
- Mörchen, G.: Wuchsformen heimischer Rubiaceen. Staatsexamensarbeit Halle (ined.) (1958).
- Mühlberg, H.: Entwicklungsrhythmus und Wuchsform einiger perennierender Gräser. Diplomarb. Halle (ined.) (1956).
- Mühlberg, H.: Wuchstypen mitteleuropäischer Poaceen. Diss. Halle (ined.) (1963).
- Schumann, K.: *Rubiaceae*, in: Engler-Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien **4** (1891) 4.
- Troll, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. I. Bd. (Vegetationsorgane), Berlin 1937/41.
- Wehsarg, O.: Wiesenunkräuter, Berlin 1935.
- Wehsarg, O.: Ackerunkräuter, Berlin 1954.
- Wydler, H.: Über die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Infloreszenzen. Flora **34** (1851) 369–378.
- Wydler, H.: Morphologische Mitteilungen. Flora **42** (1859) 1–10.
- Wydler, H.: Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse. Flora **43** (1860).

Gertrud Mörchen,
50 Erfurt, Klausenerstraße 13