

Phyton (Austria)	Vol. 16	Fasc. 1—4	127—135	16. 12. 1974
------------------	---------	-----------	---------	--------------

Zur Wuchsform einiger Veilchenarten

Von

H. MEUSEL *) und A. KÄSTNER

Sektion Biowissenschaften der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg,
Fachbereich Botanik, Systematische Botanik und Pflanzengeographie und
Pädagogische Hochschule Halle-Kröllwitz

Beim Ausarbeiten der Verbreitungskarten der Violaceen für die „Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora“ Band II kam der erstgenannte Verfasser mit den Problemen dieser Familie näher in Berührung. Die Darlegungen über die Wuchsformen mitteleuropäischer Arten in HEGI, Flora von Mitteleuropa, insbesondere das dort veröffentlichte Schema von H. GAMS, regten zu einer erneuten Betrachtung von *Viola palustris*, *V. reichenbachiana*, *V. riviniana*, *V. canina* und *V. mirabilis* an. Durch einen Hinweis von Herrn Dr. RAUSCHERT war es uns möglich, *V. stagnina* in verschiedenen Entwicklungsstadien an der bereits H. BECKER (vgl. BECKER 1897) bekannten Sumpfwiese nördlich des Schloßchenkopfes bei Sangerhausen zu untersuchen.

Wir können deshalb im folgenden für *V. palustris* und drei Vertreter der *Rostratae* eine erste Charakteristik der Gesamtwuchsform geben, die allerdings in verschiedener Richtung, besonders im Hinblick auf die jahreszeitliche Entwicklung der einzelnen Arten und die Wurzelbildung, noch mancher Ergänzungen bedarf. Die kleine Studie mag aber zeigen, wie stark bisher die Habitus-Analyse selbst so bekannter einheimischer Pflanzen wie der Veilchen vernachlässigt worden ist. Besonders erstaunlich erscheint die Uninteressiertheit an einer gründlicheren Betrachtung der Wuchsform, wenn in der systematischen Literatur immer wieder zum Ausdruck gebracht wird, daß die drei Gruppen der *Rostratae*, die *Mirabiles*, die *Rosulantes* und die *Arosulatae* „differ mainly in habit“ (VALENTINE 1958/S. 132).

Betrachten wir die sich systematisch sehr nahestehenden *V. reichenbachiana* und *V. riviniana* als Repräsentanten der *Rosulantes* (Abb. 1), so trifft die Bezeichnung Rosettenpflanze im strengen Sinn nur für junge Pflanzen zu, bei denen häufig die auf die Kotyledonen folgenden Laubblätter rosettig angeordnet sind. Gelegentlich kommt es bereits in diesem Stadium zur Entwicklung gestreckter Internodien. Regelmäßig werden

*) Prof. Dr. Hermann MEUSEL, DDR-402 Halle/Saale Neuwerk 21.

solche im Verlauf der über mehrere bis viele Jahre monopodial wachsenden Primärachse ausgebildet. Im Spitzenbereich der am Boden liegenden Achse entfalten sich die Laubblätter anscheinend rosettig. Überprüft man jedoch die Anordnung der Blätter genauer, so kann man zwischen gestauchten oft auch verlängerte Internodien beobachten. Welche Ursachen für derartige Streckungen verantwortlich zu machen sind und ob hier ein jährlicher Entwicklungsrhythmus vorliegt, müßte noch geklärt werden. Am Rande eines Fichtenforstes bei Zittau, wo neben Nadelstreu auch Flugasche in mehrere Zentimeter dicken Lagen sedimentiert wurde, haben wir Internodien bis zu 8 cm Länge beobachtet. Aus der Kombination von gestreckten und verkürzten Internodien resultiert eine in der Regel 20—40 cm lange rhizomartige Achse, die durch die Streuauflagerung allmählich in den Boden verlagert wird und an der sich, meist in größeren Abständen, Wurzeln bilden. Diese sproßbürtigen Wurzeln wachsen ähnlich der Hauptwurzel heran. Sie bleiben sicherlich über mehrere Jahre funktionsfähig, zweigen spitzwärts stark auf und verdicken sich in ihren proximalen Teilen sekundär. Auch die am oder im Boden liegende Achse zeichnet sich durch sekundäres Dickenwachstum aus und macht den Eindruck, daß sie die Funktion der Stoffspeicherung übernimmt.

Die regelmäßig zu beobachtende Ausbildung solcher verschieden stark verdickter ausdauernder Achsen, die bei älteren Pflanzen rein homorhiz bewurzelt sein können, gestattet es, unsere Waldveilchen als Rhizompflanzen zu bezeichnen, wenngleich nicht alle Merkmale, die TROLL (1937) als charakteristisch für Rhizompflanzen angibt, voll ausgeprägt sind. Die jüngeren Laubblätter an der Spitze der ausdauernden Achse überwintern grün. Der Vegetationspunkt ist von den Stipeln der zuletzt angelegten Blätter umgeben, die im Herbst in der Entwicklung ihrer Spreite mehr oder minder gehemmt bleiben, eine Erscheinung, die man vielleicht als unvollkommene Knospenbildung bezeichnen kann. Die Blüten werden bei *Viola reichenbachiana* und *V. riviniana* bekanntlich nicht an der Hauptachse, sondern an Seitentrieben begrenzten Wachstums gebildet, die aus weiter zurückliegenden Knoten — wahrscheinlich aus den Achseln vorjähriger Laubblätter — hervorgehen und am Ende der Vegetationsperiode absterben. Eine herbstliche Nachblüte kann an Seitentrieben aus der diesjährigen Laubblattrosette (vgl. Abb. 1) erfolgen.

Viola mirabilis, von der uns leider keine jüngeren Entwicklungsstadien zur Verfügung standen, unterscheidet sich in mehreren Wuchsmerkmalen deutlich von den Vertretern der *Rosulantes*. Das Rhizom wächst aufgerichtet oder aufrecht (Abb. 2). Es trägt wie das von *V. reichenbachiana* und *V. riviniana* stark aufgezweigte Wurzeln, die reichlich an den älteren Achsen gebildet werden, so daß ein dicht büscheliges, tief in den Boden eindringendes Wurzelwerk entsteht. Während aber das am Boden liegende oder in den Boden verlagerte Rhizom der *Rosulantes* über viele Wuchsperioden

hin als Monopodium wächst und nur ganz selten Seitenäste treibt, kommt es bei *V. mirabilis* oft zur Bildung von Seitentrieben, die ebenso wie der Muttersproß heranwachsen. An einem umfangreicheren Material müßte noch untersucht werden, in welcher Form das charakteristische Achsensystem von *V. mirabilis* aus einer Kombination von monopodialem und

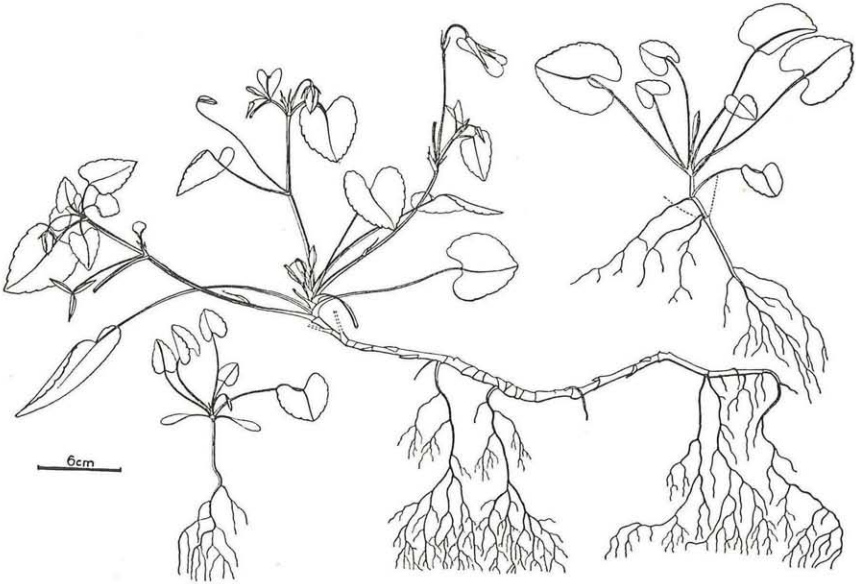


Abb. 1. *Viola reichenbachiana*, mehrjährige Pflanze mit kräftigem monopodialem Rhizom, Frühsommer-Blütrieb (links) sowie zwei Triebe einer herbstlichen Nachblüte. Standort: *Tilia cordata*-reicher Eichen-Hainbuchenwald am Schlößchenkopf bei Sangerhausen.

Viola riviniana, junge Pflanzen mit zwei gestreckten Internodien und ersten sproßbürtigen Wurzeln (rechts oben) bzw. mit Grundblattrosette (links unten). Standort: Fichtenforst-Wegrand, Neißetal bei Zittau, beide September 1972.

sympodialem Wachstum entsteht. Die einzelnen Sproßabschnitte sind kurz, lassen aber ebenfalls einen Wechsel zwischen stark verkürzten und etwas gestreckten Internodien erkennen. Die in der zweiten Blühphase auftretenden Seitentriebe entwickeln sich wahrscheinlich wie bei den *Rosulantes* im Bereich der vorjährigen Beblätterung, während die an der Hauptachse direkt gebildeten Blüten in den Achseln der unteren (in Abb. 2 bereits abgestorbenen) diesjährigen Laubblätter stehen. Im einzelnen muß jedoch die Blatt-, Blüten- und Seitensproßfolge von *V. mirabilis* im Verlaufe eines Jahres noch genauer untersucht werden.



Abb. 2. *Viola mirabilis*, mehrjährige Pflanzen mit aufrechten mono-sympodialen Rhizomen. Standort: *Acer campestre*-reicher Eichen-Hainbuchenwald am Schlößchenkopf bei Sangerhausen, September 1972.

Im herbstlichen Zustand unterscheidet sich *V. mirabilis* von *V. reichenbachiana* und *V. riviniana* vor allem durch die Ausbildung geschlossener Knospen, die nicht nur die kräftigen aufrechten Rhizomabschnitte abschließen, sondern häufig auch seitlich an diesen angelegt werden. Teilweise wachsen die seitlichen Knospen in den folgenden Jahren wohl zu blühenden Seitentrieben aus, größtenteils müssen sie aber ähnlich wie bei



Abb. 3. *Viola stagnina*, ein- und zweijährige Jungpflanzen (links), allo-homorrhize Pleiokormpflanze mit Erneuerungsknospen an der Basis der diesjährigen Triebe sowie Adventivknospen an der Hauptwurzel (rechts), Wurzelknospen und Wurzelsprosse an einer älteren seitlich streichenden Wurzel (Mitte). Standort: Grabenrand einer wechselfeuchten *Deschampsia caespitosa*-Wiese südlich des Schlöbchenkopfes bei Sangerhausen, September 1972.

vielen Caryophyllaceen als Organreserven angesehen werden, die mehrere Jahre lang im Boden bei nur geringer Streckung wachsen („gestielte Knospen“). Gelegentlich entstehen aus ihnen kräftige aufrechte Rhizomabschnitte.

Abgesehen von dem in allen Florenwerken genannten Merkmal der Blütenbildung sowohl am Haupttrieb als auch an Seitentrieben, zeichnet sich *V. mirabilis* den Arten der *Rosulantes* gegenüber durch ein aufrechtes, vielfach verzweigtes und nur begrenzt monopodial wachsendes Rhizom aus, das an seinem Ende und seitlich geschlossene Knospen trägt. Das

letztgenannte Merkmal steht ebenso wie die sommergrüne Beblätterung mit dem (subozeanisch)-subkontinentalen Verbreitungscharakter von *V. mirabilis* im Zusammenhang.

V. stagnina bildet im ersten Jahr ebenfalls eine Rosette von Laubblättern, die mit verhältnismäßig breiten Spreiten denen von *V. riviniana* ähnlich sehen. Bei kräftigeren Pflanzen kommt es bereits im ersten Jahr durch Internodienstreckungen zu einer leichten Auflösung der Grundrosette. Im zweiten Jahr wächst der erstarkte Primärtrieb regelmäßig mit verlängerten Internodien und kann wahrscheinlich, wie es GERSTLAUER (1943) schilderte, zum Blühen kommen. Bei der von uns gezeigten Pflanze (Abb. 3 links) ist jedoch auch der zweijährige Primärsproß noch rein vegetativ. Erst im 3. Jahr entwickeln sich basal angelegte Erneuerungsknospen zu Blütentrieben. *V. stagnina* zeigt also wie viele Stauden eine deutliche Erstarkungs-Sproßfolge. Dabei geht die Sproßerneuerung stets von basalen Knospen aus. Indem nur die kurzen Sproßabschnitte unterhalb der Erneuerungsknospen erhalten bleiben, kommt es zur Ausbildung eines mehrteiligen Wurzelkopfes an einer erstarkenden Primärwurzel. TROLL (1964) hat das für *V. elatior* dargestellt. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei dieser Art konnten wir bei *V. stagnina* nur gelegentlich bei älteren Pflanzen das charakteristische Bild einer allo-homorhizen Pleiokormstaude finden. Wie unsere Darstellung (Abb. 3 rechts) zeigt, sind die Äste der überdauernden Sproßbasis oft stark verlängert und reichlich mit sproßbürtigen Wurzeln besetzt. Meist findet man bei *V. stagnina* Pflanzen, die auf Wurzelsprossung zurückgehen (Abb. 3 Mitte). Die durch Wurzelsprossung gebildeten Triebe entwickeln ebenso wie die von Pleiokormpflanzen an ihrer Basis Erneuerungsknospen. *V. stagnina* kann somit als eine Staude bezeichnet werden, die nach Form und Lage ihrer Überdauerungsorgane zwischen die Geophyten und die Hemikryptophyten zu stellen ist.

Die Blattfolge bei *V. stagnina* entspricht den von TROLL (1964) ausführlich geschilderten Verhältnissen bei *V. elatior*. Sie beginnt mit niederblattartigen Organen. Blüten entstehen in den Achseln der darauf folgenden Laubblätter und der sich anschließenden Hochblätter. In der stark differenzierten Blattfolge, bei der die Vergrößerung der Stipeln an den Hochblättern hervortritt, unterscheiden sich die *Arosulatae* wesentlich von den *Rosulantes*. Ein weiterer grundsätzlicher Unterschied ist in der besonderen Wuchsform zu suchen. Er wird vielleicht am besten aus einer vergleichenden Übersicht deutlich, die von dem Verhalten der *V. palustris* ausgehen soll.

Der Wuchs von *Viola palustris* wurde in den bisher vorliegenden Beschreibungen zwar grundsätzlich richtig erfaßt, nach der Kenntnis der Verfasser aber zeichnerisch wenig zufriedenstellend dargestellt. Die Art bildet dünne bleiche Kriechtriebe, die sich in lockerem Moorsubstrat, meist in der noch lebenden obersten Schicht von *Sphagnum*-Polstern, ausbreiten. Infolge der gestreckten Internodien tragen die Achsen locker ver-

teilt Laubblätter, deren Nebenblätter dem Sproß anliegen. An der Sproßspitze schließen die Stipeln noch unentwickelter Blätter den Vegetationspunkt ein. Das junge Laubblatt durchbricht mit einer noch ganz schmalen, wenig entwickelten Spreite den Boden. An den Kriechtrieben finden sich an den jüngeren Abschnitten einige zarte, an den älteren dichter stehende, meist nur mäßig verzweigte, flach in den Moorboden eindringende Wurzeln. Die Kriechsprosse wachsen monopodial über längere Strecken. Am Rand von Torfmoospolstern, an Grabenrändern oder ähnlichen Stellen kann es

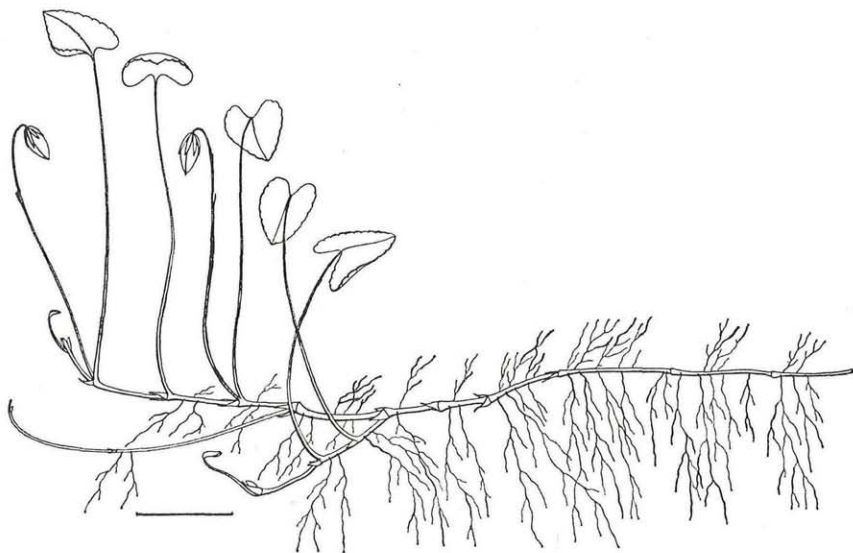


Abb. 4. *Viola palustris*, verzweigter Legtrieb und Ausläufertrieb. Standort: Kleinseggen-Magerwiese bei Friedrichshöhe (Thüringer Schiefergebirge), August 1972.

zu einer Verkürzung der Interodien und damit zu einer annähernd rosettenartigen Anordnung einiger Laubblätter kommen. Die Verzweigung erfolgt durch zerstreut auftretende Seitentriebe aus dem rückwärtigen Teil eines Kriechsprosses. Daneben treten oft stark gestreckte, zunächst nur mit Niederblättern besetzte Ausläufertriebe auf, die mit dazu beitragen, daß die Pflanze die Torfdecke gleichmäßig durchwächst.

Die Blüten von *V. palustris* stehen in den Achseln der Laubblätter. Wir möchten in den Sproßsystemen von *V. palustris* und denen anderer Arten der *Stoloniferae* einfache ursprüngliche oder diesen nahekommende vereinfachte Wuchsstrukturen der Violaceen sehen, die den gleichmäßig gestreckten Trieben der mit *Viola* verwandten tropischen Liane *Anchietia* entsprechen.

chen. Die Wuchsform der *Rosulantes* kommt dadurch zustande, daß die Achse zu einem überdauernden, verdickten, mit kräftigen Wurzeln im Boden verankerten Rhizom wird. Dabei kehrt die bei *V. palustris* nur gelegentlich zu beobachtende rosettige Häufung einiger Laubblätter regelmäßiger wieder. Außerdem stehen die Blüten an begrenzt wachsenden Seitentrieben. Diese bilden in ihrem basalen Teil verlängerte Internodien und Niederblätter oder Laubblätter mit einer reduzierten Spreite. Darauf folgen Laubblätter, in deren Achseln Blüten stehen. Am Ende der Vegetationsperiode kommt es oft zu einer schopfartigen Häufung von Laubblättern, so daß die Seitentriebe ähnlich wie der Hauptsproß einen Wechsel zwischen gestreckten und gestauchten Internodien aufweisen können. Den *Stoloniferae* gegenüber zeichnen sich die *Rosulantes* also durch eine stärker differenzierte Wuchsform aus.

Mit der Ausbildung von Blüten in den Achseln von Laubblättern des Haupttriebes stimmen *V. mirabilis* und *V. palustris* überein. Außerdem auftretende begrenzt wachsende blütentragende Seitentriebe erinnern dagegen an die *Rosulantes*. Noch stärker als bei diesen sind bei *V. mirabilis* die Internodien an der Hauptachse verkürzt. Die bei *V. mirabilis* zu beobachtende Tendenz zu einem nur begrenzt monopodialen Wachstum der aufrechten oder aufsteigenden rhizomartigen Achsen verbindet *V. mirabilis* in der Wuchsweise mit Arten der sect. *Viola*, z. B. *V. hirta*. Auch bei diesen finden sich vielfach Seitenachsen in kurztriebartiger Entwicklung (vgl. die Angaben von MELCHIOR 1939 für *V. sandracea*), wie wir sie für *V. mirabilis* als charakteristisch beschrieben haben.

Die *Viola*-Arten der *Arosulatae* erweisen sich ihrer Wuchsform nach als am stärksten abgeleitet. Geht bei den *Rosulantes* das Ausdauern ähnlich wie bei den *Stoloniferae* auf ein jahrelanges monopodiales Wachstum der Hauptachse zurück und kommt es bei den *Mirabiles* zur Entwicklung eines monopodial-sympodialen Sproßsystems, so zeichnen sich die *Arosulatae* durch ein Pleiokorm, also eine gänzlich sympodial aufgebaute Sproßbasis aus. Der Primärtrieb stirbt nach zweijährigem vegetativem Wachstum ab oder er kommt zum Blühen, um danach ebenfalls bis auf ein kurzes Basalstück abzutrocknen. Die aus basaler Innovation hervorgehenden Triebe wachsen mit gestreckten Internodien und bilden regelmäßig Niederblätter. Das erinnert stark an den Bau der Seitentriebe der *Rosulantes*. Man kann somit die Wuchsform der *Arosulatae* als eine durch basale Innovation verbundene Folge von gestreckten blühenden Sprossen bezeichnen, die Seitentrieben der *Rosulantes* entsprechen.

Die engsten Beziehungen zwischen diesen recht verschiedenartigen Wuchsformen lassen sich wohl beim Vergleich von *V. riviniana* mit *V. canina* beobachten. Bei der erstgenannten Art konnten wir gelegentlich feststellen, daß aus der Laubblattrosette heraus der Haupttrieb zu einem seitensproßähnlichen Blütentrieb auswächst, und damit das Wachstum der mono-

podialen Achse abschließt. Auch in Form und Anordnung der Nieder- und Laubblätter an den blühenden Trieben stimmen *V. riviniana* und *V. canina* am meisten überein. Bei der *V. stagnina*—*V. elatior*-Gruppe (*Pratenses* nach GERSTLAUER 1943) ist die auch Hochblätter umfassende Blattfolge wesentlich stärker differenziert. Diesen Verwandtschaftskreis möchten wir deshalb im Gegensatz zu TROLL (1964), der lediglich im Hinblick auf die Rosettenbildung *V. hirta* von *V. elatior* ableitet, an das Ende der hier aufgezeichneten Wuchsformenreihe stellen.

In der differenzierten Blattfolge und der starken Entwicklung der Nebenblätter ähneln die *Pratenses* den *Viola*-Arten der sect. *Melanium*. Sollten sich die hier angedeuteten Entwicklungslinien bei einer eingehenderen morphologischen Analyse bestätigen, so würden diese Befunde gut mit chorologischen Untersuchungen über die Gliederung von *Viola* (MEUSEL, JÄGER, WEINERT Mskr.) übereinstimmen, die ebenfalls für eine abgeleitete Natur der *Pratenses* und der sect. *Melanium* sprechen.

Schrifttum

1. BECKER W. 1897. Zur Flora Nord-Thüringens und des Süd-Harzes. Mitt. Thür. Bot. Ver. 11: 76—78.
2. GERSTLAUER L. 1943. Vorschläge zur Systematik der einheimischen Veilchen. Ber. Bayr. Bot. Ges. 26: 12—55.
3. MELCHIOR H. 1939. Ein neues Veilchen aus SW-Anatolien und die Phylogenie der Sproßentwicklung innerhalb der Sektion *Nomimium*. Feddes Rep. 46: 39—42.
4. TROLL W. 1937. Vergleichende Morphologie der Höheren Pflanzen Bd. 1, Erster Teil. Jena.
— 1964. Die Infloreszenzen Bd. 1, Jena.
6. VALENTINE D. H. 1958. Cytotaxonomie of the Rostrate Violets. Proc. Linn. Soc. London 169: 132—134.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1974

Band/Volume: [16_1_4](#)

Autor(en)/Author(s): Meusel Hermann Heinz Hubert, Kästner Arndt

Artikel/Article: [Zur Wuchsform einiger Veilchenarten. 127-135](#)