MITTEILUNGEN DER POLLICHIA	III. Reihe 13. Band	127. Vereinsjahr 1966	Pollichia Museum Bad Dürkheim	Seite 11 bis 82

ARNO KAHNE

Die Vorderpfälzischen Steppenheidegesellschaften

mit besonderer Berücksichtigung ihrer Bewurzelungsverhältnisse)*

Diese Arbeit soll zunächst ein kleiner Beitrag zur Pflanzensoziologie des Südwestdeutschen Raumes sein, um dessen Erforschung sich besonders Dr. Erich Oberdorfer verdient gemacht hat. Die Pfalz ist bisher allerdings etwas vernachlässigt worden, obwohl sie wegen ihrer vorgeschobenen Lage eine nicht unbedeutende Rolle spielt, vor allem was die Steppenheidefrage anbelangt.

Der Hauptteil der Arbeit befaßt sich mit den Bewurzelungsverhältnissen, die in der bisherigen pflanzensoziologischen Literatur kaum einmal zusammenhängend behandelt wurden. Doch gehören auch sie zur Beschreibung eines Biotops dazu, weshalb sie ausführlich dargestellt werden sollen. Das oberirdische Leben der Steppenheide sowie ihre Standortfaktoren müssen deshalb in dieser Betrachtung zurücktreten. Sie wurden in einer früheren Arbeit (Kahne, 1960) bereits erörtert.

Der Begriff „Steppenheide" wurde von uns ebenfalls schon ausführlich erläutert (1960, S. 152). Im gleichen umfassenden Sinn, von Gradmann, Litzelmann, Gaukler u. a. abgegrenzt, wird er auch im Rahmen dieser Arbeit verwendet. Danach erstrecken sich die Untersuchungen auf alle Gesellschaften des Gebietes, in denen Steppenheidepflanzen an weitgehend ursprünglichen Standorten in charakteristischer Artenkombination vorkommen. Es sind vor allem die Trockenrasen und Felsheiden auf den vorderpfälzischen Kalkhügeln von Bergzabern bis zur Pfrimm, die Steppenheidewälder am Ostabhang der Haardt sowie die steppenartigen Pflanzengesellschaften auf dem trockenen Sand des pfälzischen Rheinufers und des Rheinvorlandes.

Im derzeitigen pflanzensoziologischen System spielt der Begriff „Steppenheide" keine Rolle. Dort sind die auf Grund ihrer natürlichen Verwandtschaft unter diesem Namen zusammengefaßten Gesellschaften teilweise weit voneinander entfernt, ein Zeichen dafür, daß dieses System doch noch ein recht künstliches Gebilde darstellt. Dies schmälert aber nicht seine große praktische Bedeutung.

*) D 77

Um den sonst so stiefmütterlich behandelten Bewurzelungsverhältnissen auch im Rahmen einer ökologisch-soziologischen Arbeit einmal breiten Raum widmen zu können, wurde der floristische und systematische Teil so kurz wie möglich gehalten.*) Doch schien er uns in mehrfacher Hinsicht notwendig zu sein. Einerseits ist die systematische Stellung der pfälzischen Steppenheidevegetation noch nicht geklärt trotz verstreuter Florenlisten in der Literatur. Man macht es sich wohl doch zu leicht, wenn man sie lediglich bereits beschriebenen Assoziationen der südlichen Oberrheinebene, etwa des Kaiserstuhls oder des Elsaß, zuordnet; zu viele Eigenarten zeichnen manche Einheiten aus. Andererseits sind bei der Betrachtung des ost-westlichen und süd-nördlichen Florengefälles, von dem unser Gebiet besonders geprägt wird, viele Irrtümer möglich, wenn man die pfälzischen Steppenrelikte als westliche bzw. nördliche Vorposten nicht genau beachtet. Leicht wird dann, wie schon geschehen, dem Rhein eine Bedeutung als Florengrenze etwa für östliche Arten beigemessen, die ihm gar nicht zukommt. Der systematische Teil sollte aber auch ein Beitrag zur floristischen Erforschung der Pfalz sein, was zur Klärung größerer vegetationskundlicher Zusammenhänge dringlich scheint. Für den Fortgang der Arbeit ist der systematische Teil insofern bedeutsam, als darin zunächst geklärt wird, in welchen Assoziationen Bewurzelungsverhältnisse zu untersuchen sind.

Die oberirdische Physiognomie der pflanzlichen Lebensgemeinschaften, besonders der schon oft beschriebenen Steppenheide, ist gut bekannt. Auch wird immer wieder ausführlich von jenen Anpassungen im Bereich des Sprosses geschrieben, die es den einzelnen Arten ermöglichen, sich unter bestimmten Umweltbedingungen in typischer Vorgesellschaftung zu behaupten. Unterirdische Pflanzenteile werden dagegen meist nur mit verallgemeinernden Bemerkungen erwähnt, etwa, daß in Steppen das Pfahlwurzelsystem vorherrsche. Nun sollen nicht neue Erkenntnisse über die Wurzelmorphologie Ziel der Untersuchungen sein. Es wird vielmehr versucht, zu zeigen, daß es nicht nur ein charakteristisches oberirdisches Bild einer Pflanzengesellschaft gibt, sondern daß auch unter der Erde die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen zu einem typischen und kennzeichnenden Gesamtaspekt zusammentritt. Dazu wurden mehr als 150 Arten, die in den vorderpfälzischen Steppenheidegebieten heimisch sind, auf ihre Bewurzelung hin untersucht.

A

Die Bewurzelungsverhältnisse der Steppenheidepflanzen

1. Die Methode

Während die oberirdischen Pflanzenteile dem Beobachter durchweg leicht zugänglich sind, erfordert die Untersuchung der unterirdischen Verhältnisse in der Regel umfangreiche und zeitraubende Vorarbeit, denn die Wurzeln und die in der Erde verborgenen Sproßteile müssen zuerst meist mühsam freigelegt werden.

*) Der floristische und systematische Teil dieser Arbeit erscheint in den nächsten „Mitteilungen der Pollichia".

Eine praktische Anleitung zur Untersuchung der unterirdischen Pflanzenteile findet man im Wurzelatlas von Kutschera (1960). Hier werden in einer umfassenden Arbeit die Bewurzelungsverhältnisse der mitteleuropäischen Ackerunkräuter und Kulturgewächse dargestellt.

Auch in den Arbeiten von Weaver (z. B. 1926), Kullmann (1955) und Mahn (1957) werden zahlreiche methodische Hinweise gegeben.

Im Rahmen dieser Arbeit wurden die Pflanzen in der Regel unter Verwendung einfacher Werkzeuge ausgegraben. Dabei mußte je nach Untergrund verschieden vorgegangen werden. Am einfachsten gestaltete sich die Freilegung in den alluvialen Sand- und Kiesböden der Rheinniederung. Dort wurde in einigem Abstand von der Pflanze eine Grube ausgehoben, von der aus man mit feineren Werkzeugen (Präpariernadeln) die unterirdischen Teile aus dem Boden lösen konnte. In allen Fällen mußten Messungen über Wurzellänge und Verzweigungswinkel vorgenommen werden. Außerdem war eine Übersichtsskizze mit einer Bodensäule anzufertigen. Zum Feststellen des pH-Wertes verwendeten wir eine Chinhydron-Elektrode oder Indikatorpapier. Um Zufälligkeiten auszuschließen, wurden mehrere Individuen der gleichen Art möglichst an verschiedenen Standorten untersucht.

Häufig konnte den Wurzeln an steilen Böschungen und Hängen nachgespürt werden, was die Arbeit außerordentlich erleichterte. Das anfallende Bodenmaterial ließ sich leicht entfernen und manchmal erübrigte sich dann auch das Ausheben einer Grube. Im Löß des Steppenheidewaldes wurden die Untersuchungen häufig, vor allem in der Tiefe, durch Gehängeschutt erschwert. Ganz verschiedene Bedingungen traf man im Mesobrometum collinum an. Stellenweise kam die Beschaffenheit des Untergrundes den Grabungen entgegen, nämlich dann, wenn das Gestein stark verwittert geröllartig locker lag. Hier konnte man manchmal mit Hilfe kleiner Stemmeisen rasch in größere Tiefen vordringen, ohne das Wurzelsystem stärker zu beschädigen. Auf flachgründigen Felsböden gestaltete sich die Arbeit recht schwierig, denn vielfach wachsen die Wurzeln in enge Spalten des Gesteins hinein. Mit Hammer und Meißel mußten sie verfolgt werden und selten gelang es, sie unverletzt zu bergen. Doch wurden glücklicherweise gerade hier auch Gegebenheiten angetroffen, die den Fortgang der Arbeit wesentlich beschleunigten. Um einige Steppenheiden in der Südpfalz führte man gerade die Flurbereinigung durch, wobei auch Planierraupen eingesetzt waren. Von diesen wurden manche Standorte an ihrem Rand metertief angeschnitten und zahlreiche Steppenpflanzen freigelegt. Schwierigkeiten bereitete dagegen die Tatsache, daß an manchen Stellen aus Gründen des Naturschutzes keine Grabungen vorgenommen werden konnten. Dafür durften andere Standorte uneingeschränkt ausgenutzt werden, weil sie ohnehin kurz vor ihrer Vernichtung standen, etwa durch Bebauung oder durch Kiesbaggerei.

Einige Wurzelsysteme seltener Arten, die selbst nicht beschafft werden konnten, stellte freundlicherweise der Botanische Garten der Universität Mainz zur Verfügung. Sie dienten nur der Gewinnung eines vergleichenden Überblicks.

Meist konnten die Pflanzen sofort vollständig aus der Erde gelöst werden. Manchmal schien es jedoch vorteilhafter, sie mit einem größeren Boden-

würfel auszuheben und die unterirdischen Teile vorsichtig mit Hilfe eines Wasserstrahles auszuwaschen. Diese Methode empfiehlt sich vor allem dann, wenn das gesamte System einschließlich der feinen Endwurzeln benötigt wird (vgl. S c h u l z e 1911).

Die nähere Untersuchung erfolgte mit Binokular oder Mikroskop, wobei häufig auch Handschnitte anzufertigen waren.

Anschließend wurden die wichtigsten Wurzelsysteme und unterirdischen Sproßteile präpariert, d. h. in möglichst naturgetreuer Lage mit Hilfe von Tesafilm auf Papier befestigt, was eine sehr zeitraubende Arbeit war. Man konnte das dreidimensionale Wurzelsystem nicht einfach in eine Ebene pressen; es sollte auch kein falsches Bild von der Intensität der Bewurzelung entstehen, deshalb mußte man häufig zuerst die nach vorn und hinten streichenden Wurzeln entfernen. Doch wurde stets darauf geachtet, daß ein charakteristisches Bild erhalten blieb, das nun fotographiert werden konnte. Dies gestaltete sich jedoch äußerst schwierig und viele Versuche mit den verschiedensten Kameras und Methoden verliefen unbefriedigend. Zunächst hinderten die zahllosen Tesafilmstreifen, die nicht immer ganz sauber zu halten waren, weil die Wurzeln, sollten sie nicht ständig brechen, in feuchtem Zustand präpariert wurden. Die größte Schwierigkeit bestand aber darin, feinere Wurzeln, die sich kaum vom Papier abhoben, deutlich auf das Negativ zu bekommen. Befriedigend lösen ließen sich diese Probleme nur mit Hilfe einer Reprokamera, wie man sie in Druckereien verwendet. Ihr Kennzeichen ist eine Bildbühne, mit der große Negative angefertigt werden können. Zahlreiche Wurzelsysteme waren selbst für diese Kamera noch zu umfangreich. Sie wurden deshalb in Teile zerlegt, einzeln fotographiert und hernach wieder zusammengesetzt. Die Ausleuchtung erfolgte mit starken Kohlelampen. Damit auch dünnere Wurzeln hervortreten, wurde ein Spezialfilm für Strichfotographie (Litholine-Film) verwendet. Man sieht, daß diese Art zu fotographieren die Möglichkeiten eines Laien überschreitet und wird sich also in solchen Fällen am besten an eine Druckerei wenden. Der Nachteil der Methode besteht darin, daß das Objekt nicht plastisch erscheint, sondern als schwarzer Strich oder Fläche. Dies wirkt besonders dann störend, wenn Organteile der Pflanze sich überschneiden. Es muß also bereits bei der Präparation unbedingt darauf geachtet werden, daß sich möglichst nichts überdeckt. Wo es sich nicht vermeiden läßt, kann man das Papierbild noch mit weißer und schwarzer Tusche korrigieren, was auch in unserem Fall geschehen ist. Manche Einzelheiten ließen sich nur mit Hilfe von Zeichnungen verdeutlichen.

Es zeigte sich, daß das ausdifferenzierte Wurzelsystem nicht immer genügte, um alle Fragen zu klären; Entwicklungsstadien fehlten jedoch häufig. In einigen Fällen hatten Aussaaten Erfolg. Trotzdem bleibt noch manches Problem ungelöst. Hier müssen zukünftige experimentelle Spezialuntersuchungen Klarheit schaffen, da sich diese Arbeit sonst ins Uferlose ausgedehnt hätte.

2. Wurzelsysteme

Unter einem Wurzelsystem versteht man allgemein einen aus einer einzigen Wurzel durch Verzweigung entstandenen Verband von Wurzeln. Ein-

heitlich ist es demnach nur bei Pflanzen, die ausschließlich allorhiz bewurzelt sind (T r o l l 1939, S. 2126). Wir sprechen in solchen Fällen auch von Primär- oder Hauptwurzelsystemen. Gesellen sich zu diesen noch sproßbürtige Wurzeln hinzu, kann man den Begriff System zur Kennzeichnung der Gesamtbewurzelung nicht mehr verwenden. Es liegt sodann eine heterogene Radikation vor (T r o l l 1949, S. 452).

a) Pfahlwurzelsysteme

Häufig erwartet man von Steppenpflanzen ein Pfahlwurzelsystem. Dies trifft in zahlreichen Fällen zu. (z. B. Abb. 1 u. 2) Man darf sich aber deshalb die Bewurzelungsverhältnisse innerhalb einer Steppengesellschaft nicht eintönig vorstellen, denn auch hier sind die unterirdischen Gestaltungsmöglichkeiten sehr vielfältig.

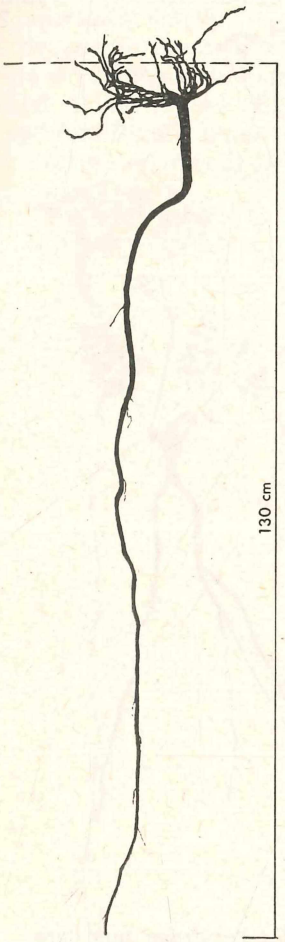


Abb. 1:
Ononis spinosa. Einachsige, mehrköpfige Pfahlwurzel aus dem Mesobrometum alluviale

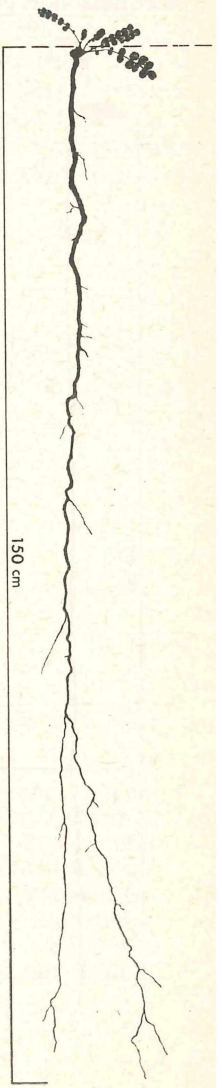


Abb. 2:
Sanguisorba minor. In der Tiefe zweiachsige Pfahlwurzel aus dem Mesobrometum collinum

Bereits bei den Pfahlwurzlern gibt es Unterschiede. Nicht immer bestand das System nur aus der verdickten Primärwurzel, während Seitenwurzeln zwar angelegt werden, aber nur eine kurze Lebensdauer haben. Diese können vielmehr auch dauern und durch Verzweigung eigene bleibende Systeme entwickeln (Abb. 3 u. 5). Entscheidend für die Zuordnung zur Gruppe der Pfahlwurzler ist folgendes: Es ist immer die Primärwurzel, die sich durch ihre Länge und ihr secundäres Dickenwachstum von allen anderen Wurzeln des Systems deutlich unterscheidet. Nicht immer, aber häufig sind über weite Strecken sämtliche Seitenwurzeln abgestorben und ihre Reste höchstens noch als warzenartige Höcker sichtbar. Eine Pfahlwurzel nimmt im Gegensatz zur Rübe bis in größere Tiefen kaum an Dicke ab. Daran kann man die beiden Systeme leicht unterscheiden. Verdickte basale Sproßteile, die in der Erde ruhen, sind genau wie bei der Rübe regelmäßig auch bei älteren Pfahl-

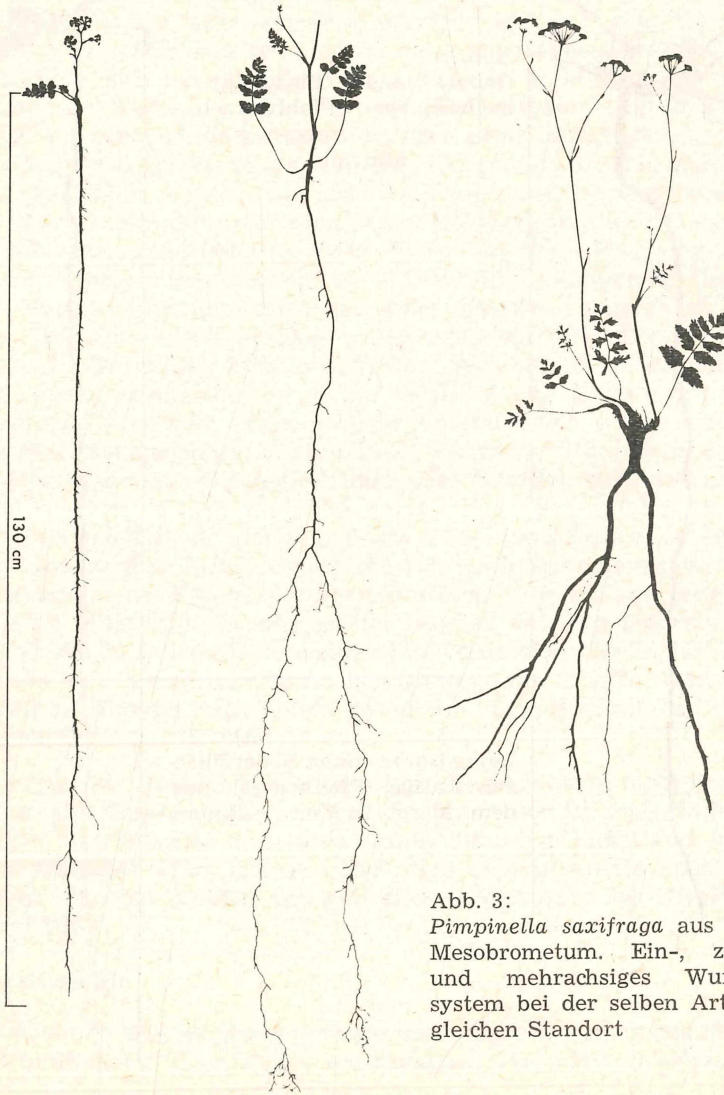


Abb. 3:
Pimpinella saxifraga aus dem Mesobrometum. Ein-, zwei- und mehrachsiges Wurzelsystem bei der selben Art am gleichen Standort

wurzeln zu finden. Auf Längsschnitten ist dies an den Blattansätzen meist gut zu erkennen. Dadurch wird die Unterscheidung zwischen perennierenden Rüben und Pfahlwurzeln manchmal erschwert. In Zweifelsfällen sprechen wir von rübenartigen Pfahlwurzeln.

Pfahlwurzeln ohne bleibende Seitenwurzeln fanden wir in der Steppenheide selten, was Z e b e (1952, S. 27) zufolge auch für Sandpflanzen zutrifft. Selbst bei *Eryngium campestre,* einem bekannten Beispiel dafür, verzweigt sich manchmal die Primärwurzel. Sie wird in der Tiefe zwei- bis dreiachsig, weil dort eine oder zwei Seitenwurzeln dauern und sich genau so secundär verdicken wie die Primärwurzel. Dadurch entsteht dann oft ein geweihartiges System. Ähnlich wie der Mannstreu verhalten sich noch einige andere Arten, z. B. *Scorzonera purpurea, Ononis spinosa, Plantago media, Sanguisorba minor, Trifolium montanum, Anemone pulsatilla, Peucedanum officinale, P. oreoselinum, P. cervaria und Pimpinella saxifraga,* die außer reinen Pfahlwurzeln häufig auch zwei- bis mehrachsige Systeme entwickeln (Abb. 3). Manchmal fällt es sogar schwer zu entscheiden, ob eine Art ein typischer Pfahlwurzler ist oder ob bereits ein extensives System vorliegt; so häufig sind sowohl die Extreme als auch die Übergänge (Abb. 4 u. 5). Man

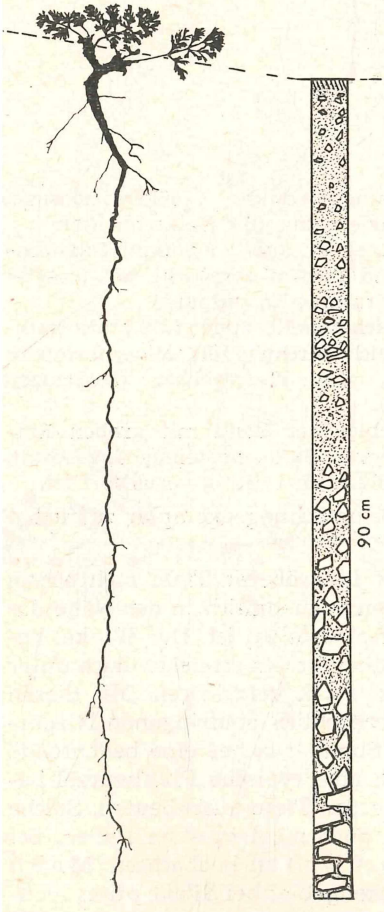


Abb. 4:
Anemone pulsatilla aus dem Mesobrometum.
Links: Schwach verzweigte Pfahlwurzel. Rechts: Pfahlwurzel mit starker Adventivwurzelbildung. Bodenprofil: Kalksteinverwitterungsboden mit stellenweise angehäuftem Kalkschutt. Die Einschlüsse nehmen nach unten an Größe zu und lagern immer dichter. pH = 7,8

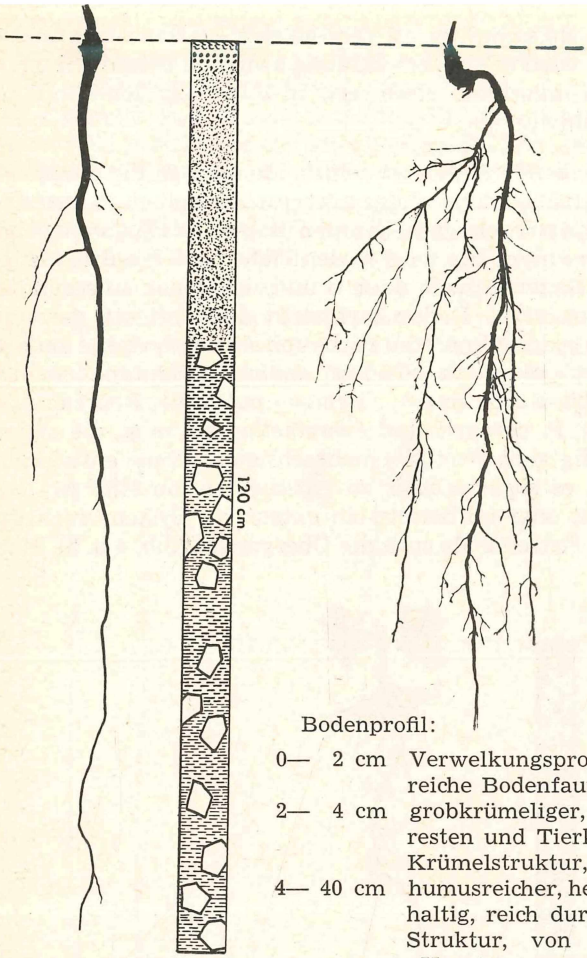


Abb. 5:
Peucedanum cervaria aus dem Steppenheidewald. Links: Schwach verzweigte Pfahlwurzel. Rechts: stärker verzweigte Pfahlwurzel.

Bodenprofil:

0— 2 cm	Verwelkungsprodukte, Kleintierlosung, reiche Bodenfauna mit Kalkschnecken
2— 4 cm	grobkrümeliger, dunkler Löß mit Pflanzenresten und Tierkot vermischt, von stabiler Krümelstruktur, Bodenfauna
4— 40 cm	humusreicher, hellbrauner Löß, stark kalkhaltig, reich durchwurzelt, feine, formbare Struktur, von Wurmröhren durchzogen pH = 7,8
40—120 cm	stark gebleichter Sand mit groben Einschlüssen von Buntsandsteingehängeschutt, der oberflächlich brüchig verwittert ist.

sieht, daß es falsch wäre, sich mit einem Untersuchungsexemplar zufrieden zu geben.

Während die meisten Pfahlwurzler erst in größerer Tiefe mehrachsig werden, fanden wir auch Beispiele, bei denen vornehmlich in der Nähe des Wurzelhalses eine bleibende Verzweigung festzustellen ist. Der Winkel beträgt dann häufig etwa 90 Grad, und die Seitenwurzeln streichen flach unter der Erdoberfläche hin, wobei sie sich meist stark verzweigen. Mit diesen Flachwurzeln können die Pflanzen nur oberflächlich eindringende Niederschläge verwerten, eine Anpassung, die im Sommer sicher eine bedeutende Rolle spielen kann. Da diese Arten zugleich eine typische Pfahlwurzel besitzen, vermögen sie auch die Wasservorräte der Tiefe auszubeuten. Solche Verhältnisse waren besonders schön, wenn auch nicht in allen Fällen, bei *Verbascum lychnitis* und *Silene otites* (Abb. 6 u. 7) zu beobachten. M a h n (1957, S. 201) stellte im mitteldeutschen Trockengebiet bei *Silene otites* iden-

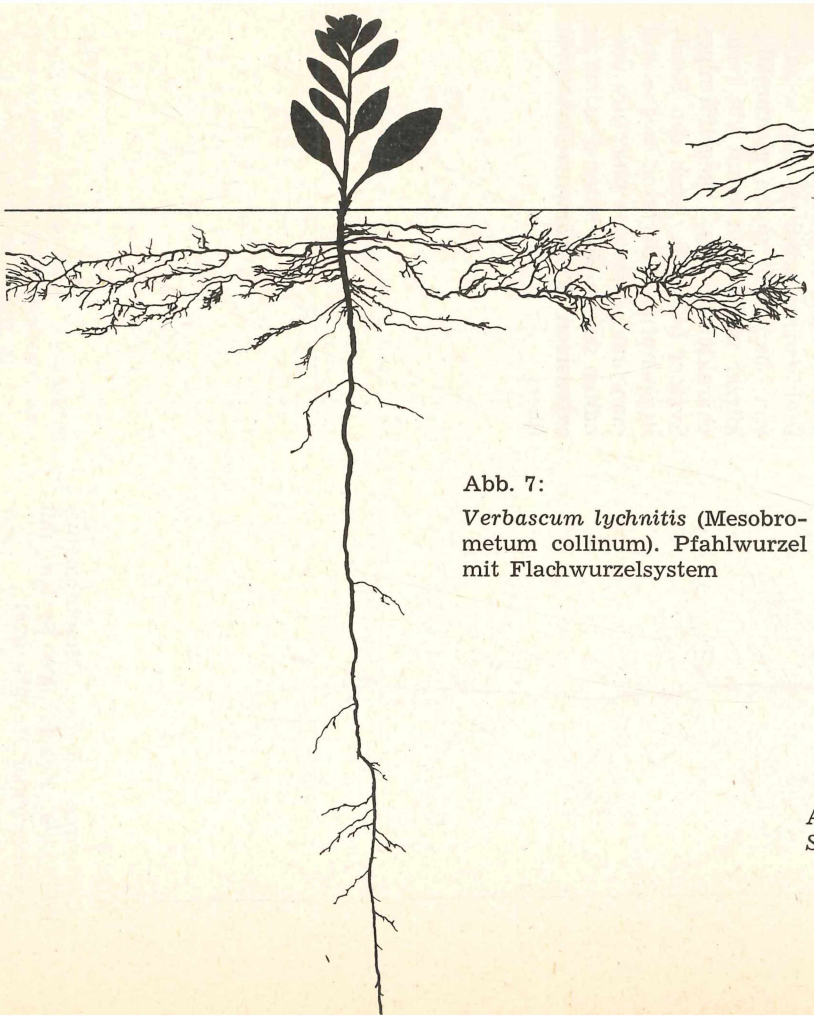


Abb. 7:
Verbascum lychnitis (Mesobrometum collinum). Pfahlwurzel mit Flachwurzelsystem

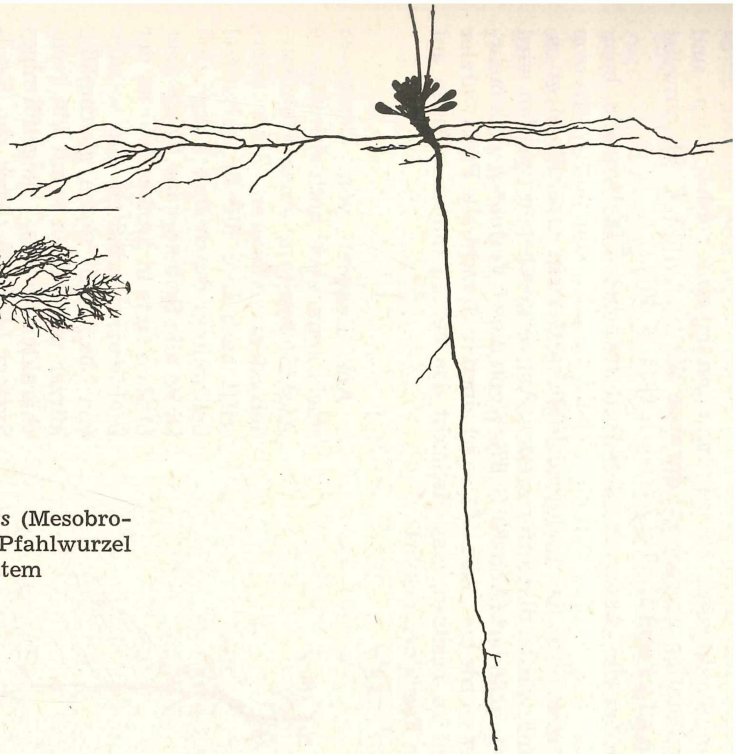


Abb. 6:
Silene otites aus dem Xerobrometum

tische Verhältnisse fest. Auch W e a v e r (1920, S. 53) gibt von der nordamerikanischen Sandpflanze *Eriogonum annuum* eine solche Flach- und Tiefwurzelkombination wieder, auf die auch W e b e r (1953, S. 54) hinweist (vgl. auch S c h a l y t und K a l m y k o w a 1935, S. 407).

Erstaunlich ist die Anpassungsfähigkeit mancher Pfahlwurzeln beim Auftreffen auf felsigen Untergrund. Sobald nämlich die positiv geotrop orientierte Wurzelspitze das undurchdringliche Gestein erreicht, biegt sie knieartig ab und wächst plagiotrop weiter. Am vorgegebenen Bauplan wird dabei also nichts geändert (Abb. 60, S. 67). Wenn dieses Verhalten auch mehrfach beobachtet wurde (vgl. Abb. 38), so scheinen doch nicht alle Pfahlwurzler diese Fähigkeit zu besitzen, was vielleicht das Fehlen mancher Arten auf flachgründigen Felsböden erklärt.

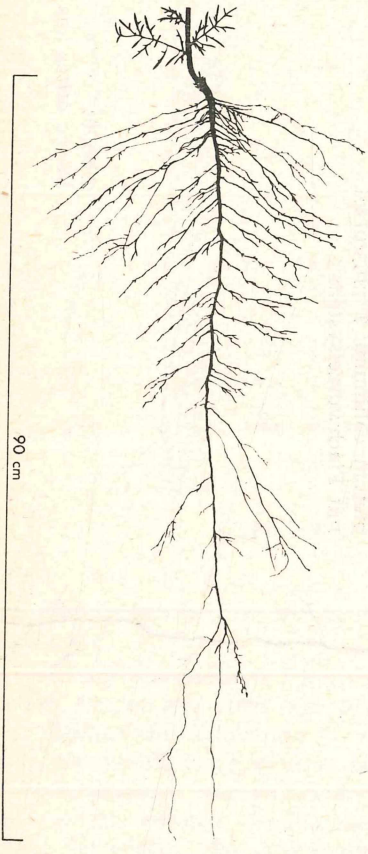


Abb. 8:
Centaurea stoebe (Mesobrometum alluviale). Kegelartiges System mit dominierender Hauptwurzel

Am Beispiel von *Centaurea stoebe* können wir noch eine weitere Ausbildungsform eines Pfahlwurzelsystems studieren. Zwar übertrifft auch hier die Primärwurzel bei weitem durch ihre Länge und Dicke alle Seitenorgane. Diese aber bleiben stets in großer Zahl an der Pfahlwurzel erhalten. Sie werden von oben nach unten gleichmäßig kürzer und bilden somit ein recht charakteristisches, kegelförmiges System (Abb. 8). Auch die Sandsteppenpflanze *Berteroa incana* und manchmal *Anemone pulsatilla* verhalten sich so. Sie leiten deutlich zu extensiven Primärwurzelsystemen über.

b) Extensive Systeme

Diese zeichnen sich dadurch aus, daß die Primärwurzel zwar erhalten bleibt, aber nicht mehr aus der Schar der übrigen Wurzeln besonders herausragt. Gleichwertige Seitenorgane durchdringen vielmehr nach allen Richtungen den Bodenraum. Jedoch kommt es dabei niemals zu stärkeren Wurzelkonzentrationen. Die Zahl der Verzweigungen bleibt relativ niedrig, dagegen erreichen auch ältere Seitenwurzeln zumeist beträchtliche Länge. Dadurch wird der Untergrund zwar in weitem Umkreis und häufig auch recht tief durchwurzelt, aber immer nur locker, extensiv.

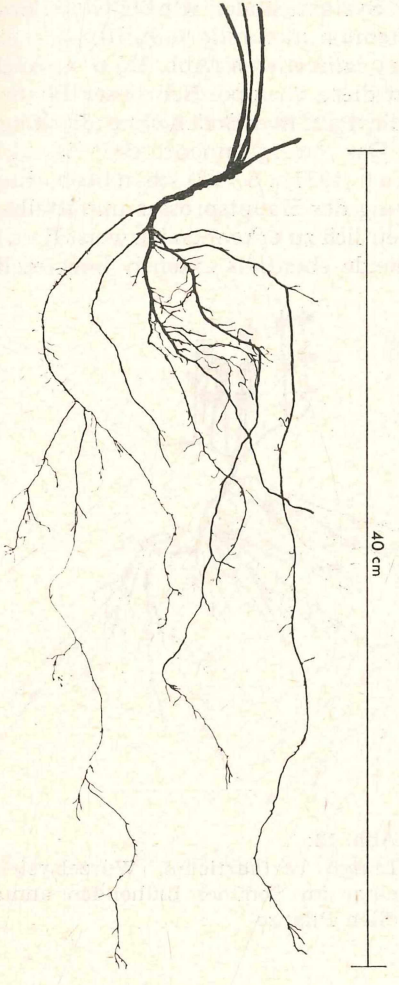


Abb. 9:
Euphorbia seguieriana. Extensives Wurzelsystem aus dem Steppenheidewald (Bodenprofil wie Abb. 5)

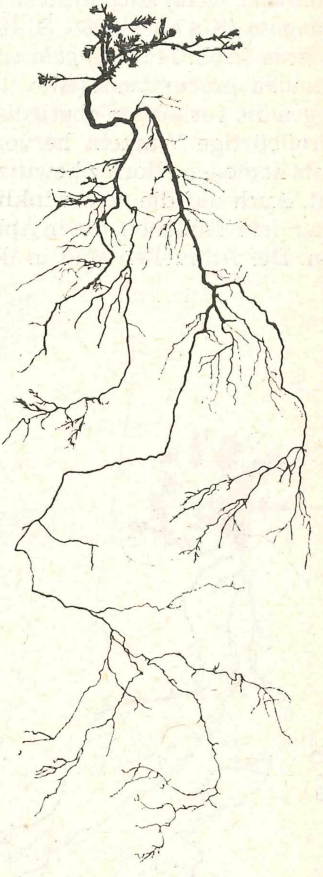


Abb. 10:
Fumana procumbens. Extensives Wurzelsystem aus dem Xerobrometum. Untergrund Kalkgeröll mit reichlich Feinerde

Beispiele dafür finden sich in der Steppenheide in großer Zahl. Z e b e (1952, S. 27) ist sogar der Meinung, daß man Trockenpflanzen gemeinhin als Extensivwurzler kennzeichnen könnte. Dies trifft aber nach unseren Beobachtungen nur für zahlreiche Xerophyten mit vorherrschendem Hauptwurzelsystem zu. Sproßbürtig bewurzelte Pflanzen, die in der Steppenheide keineswegs selten angetroffen werden, durchdringen den Boden dagegen häufig sehr intensiv. Bei der Steppenwolfsmilch (Abb. 9) konnten Wurzeln bis in eine Tiefe von 2,50 m verfolgt werden, während sie seitlich sich nicht selten 1,5 m von der Mutterwurzel entfernten. Das bedeutet, daß diese krautige, ca. 30 cm hohe Pflanze bei einem mittleren seitlichen Streichen von 1 m etwa 7,5 cbm Erde durchwurzelt, allerdings in sehr lockerer Form. Ähnliche, wenn auch nicht so ausgedehnte Systeme finden wir bei *Globularia elongata* (K a h n e 1960, S. 189), *Helianthemum nummularium, Hippocrepis comosa* (Abb. 11), *Polygala comosa, Linum catharticum* (Abb. 12) u. a. Auch *Fumana procumbens* (Abb. 10) gehört in diese Gruppe. Bei dieser Pflanze liegen die verholzten oberirdischen Teile dicht auf dem Boden ohne allerdings sproßbürtige Wurzeln hervorzubringen. Das Zwergsonnenröschen ist also stets homogen allorhiz bewurzelt, was R a u h (1937 b, S. 328) schon beobachtet hat. Auch auf die rechtwinklige Krümmung des Hauptsprosses unmittelbar über dem Erdboden, die in Abbildung 10 deutlich zu erkennen ist, weist R a u h hin. Die Annuellen sind in der Steppenheide ebenfalls extensiv bewurzelt,

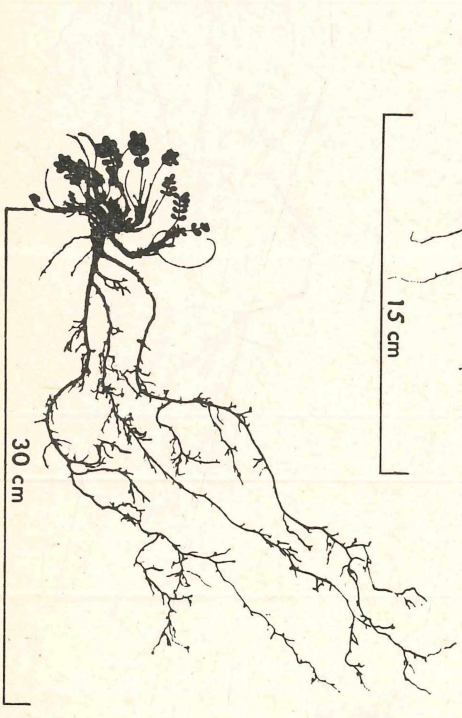


Abb. 11:
Hippocrepis comosa. Extensives Wurzelsystem aus dem Mesobrometum collinum

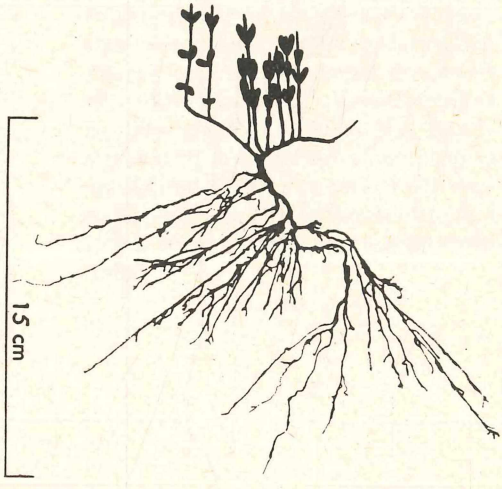


Abb. 12:
Linum carthariticum. Wurzelsystem einer im Sommer blühenden annuellen Pflanze

doch entwickeln sie nur schwache Systeme, die wenig Raum beanspruchen, wie die Beispiele von *Minuartia fastigiata, Medicago minima, Teucrium botrys, Hornungia petraea, Arabis auriculata* u. a. zeigen (K a h n e , 1960 S. 188).

Eine andere Variation des extensiven Systems fanden wir bei dem Elsässer Haarstrang *(Peucedanum alsaticum)* vor. Eine kräftige, pfahlartige Primärwurzel dringt tief in den Löß ein, verzweigt sich dabei aber von Anfang an (Abb. 13). Die älteren Seitenwurzeln erstarken ebenso wie die Mutterwurzel. Schon im Bereich des Wurzelhalses ist die Verzweigung regelmäßig auffällig stark, und die hier entspringenden Seitenorgane breiten sich flach unter der Oberfläche aus. Die etwa tiefer angelegten Nebenwurzeln wachsen dagegen schräg nach unten, können aber ebenfalls sehr kräftig werden. Mit diesem charakteristischen Wurzelsystem unterscheidet sich *Peucedanum alsaticum* sehr deutlich von den übrigen drei im Gebiet vorhandenen Haarstrang-Arten. Grundsätzlich gleichartig ist *Diplotaxis tenuifolia* bezwurzelt,

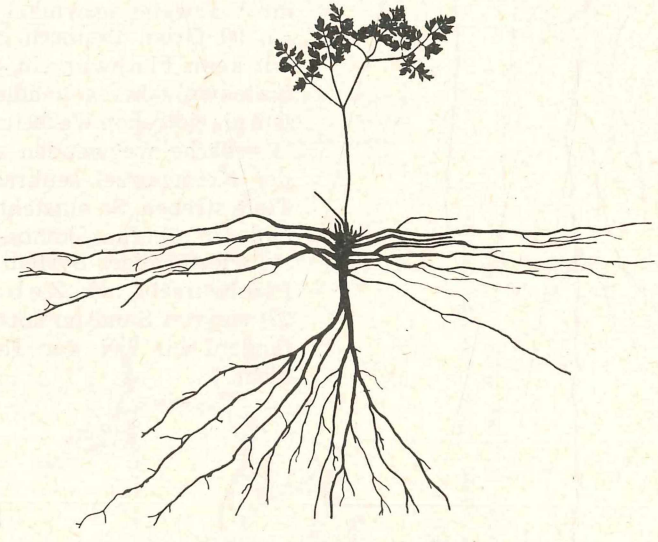


Abb. 13: *Peucedanum alsaticum* (Mesobrometum alluviale).

eine häufige Begleitpflanze unserer Steppenheide. Doch muß auch an dieser Stelle betont werden, daß sich die typischen Verhältnisse nur dort ergeben, wo sich die Wurzeln einigermaßen ungestört entfalten können. Brechen wir den Doppelsamen aus einer engen Felsspalte, so ist das unterirdische Bild ähnlich abgewandelt wie bei *Linum tenuifolium.*

Bei *Linum tenuifolium* (Abb. 15) dringt die Primärwurzel dort, wo es möglich ist, ziemlich senkrecht in die Tiefe und bildet ein schwaches extensives System. Dicht unter der Oberfläche finden wir aber ähnliche Verhältnisse wie bei *Silene otites*, manchmal fast intensiv verzweigte Flachwurzeln. Wird die Primärwurzel auf flachgründigen Felsböden gezwungen, schon in geringer Tiefe waagrecht zu streichen, wird auch insgesamt ein Flachwurzelsystem vorgetäuscht, das für diese Pflanze bestimmt nicht typisch ist (Abb. 16). Solche Beobachtungen wurden noch öfters gemacht. Sie zeigen, daß nicht jeder Standort zur Untersuchung der unterirdischen Verhältnisse gleich gut geeignet ist.



Abb. 14:
Cynoglossum officinale (Mesobrometum collinum). Polaritätsänderung der proximalen Seitenwurzeln

Auch *Cynoglossum officinale* zeichnet sich durch ein extensives Primärwurzelsystem aus; jedoch lernen wir hier eine weitere Ausbildungsform kennen. Wiederum ist die Primärwurzel strangartig kräftig entwickelt und lange Seitenwurzeln entspringen vornehmlich im basalen Bereich. Auch beträgt ihr Verzweigungswinkel durchweg ca. 90 Grad. Dennoch beobachten wir keine Flachwurzeln, da sich die Seitenwurzeln regelmäßig nach kurzem plagiotropen Wachstum von der Oberfläche wegwenden und gleich der Keimwurzel senkrecht in die Tiefe streben. So entsteht in diesem Fall ein überaus kennzeichnendes zylinderförmiges System (Abb. 14). Pfahlwurzeln, wie Z e b e (1952, S. 27) sie von Sandstandorten angibt, fanden wir bei der Hundszunge nicht.

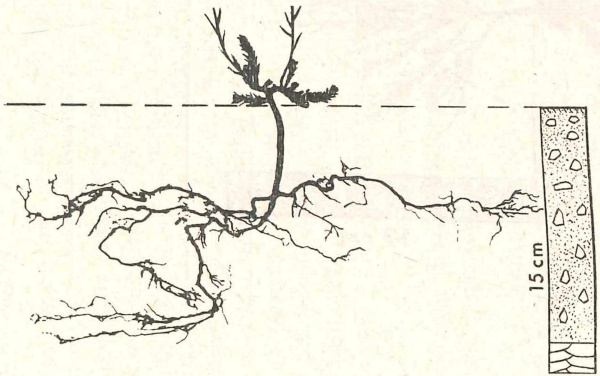


Abb. 16:
Linum tenuifolium aus dem Fels-Xerobrometum. Grundsätzlich gleiches System wie auf Abb. 15. Bodenprofil siehe Abb. 60.

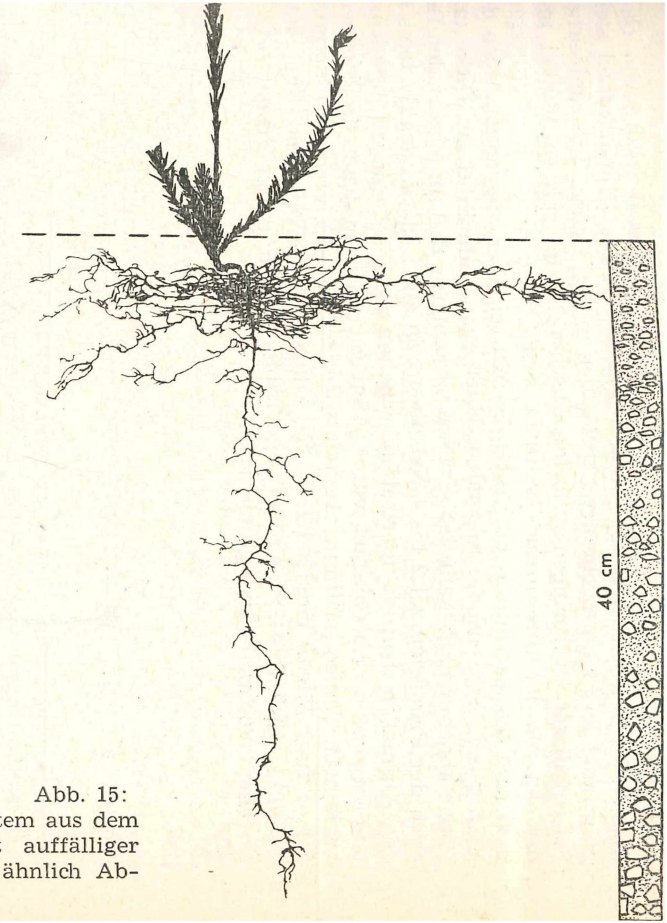


Abb. 15:
Linum tenuifolium. Wurzelsystem aus dem Mesobrometum collinum mit auffälliger Flachwurzelzone. Bodenprofil ähnlich Abbildung 4.

Für mehrere ein- und zweijährige Arten ist die Bewurzelung von *Carlina vulgaris* typisch (Abb. 18). Auch hier wächst die Primärwurzel steil, manchmal leicht korkzieherartig gewunden in den Boden. Die zahlreichen Seitenwurzeln entspringen auffällig gleichmäßig im spitzen Winkel und dringen, wo der Untergrund es zuläßt, schräg nach unten. Erwartungsgemäß sind die ältesten, in der Nähe des Wurzelhalses angelegten, auch die kräftigsten, während die folgenden Seitenorgane allmählich an Dicke und Länge abnehmen. Es kann jedoch auch vorkommen, daß im proximalen Bereich der Primärwurzel 2 bis 4 Nebenwurzeln alle anderen des Systems in den Ausmaßen deutlich übertreffen, was besonders bei *Conyza canadensis* und *Erigeron acer* beobachtet wurde. Ähnlich bewurzeln sich in der Steppenheide noch *Tunica prolifera, Anthemis tinctori, Reseda luteola, Calamintha acinos* und *Silene conica* (Abb. 17). Durch Adventivwurzeln (im Sinne Trolls, 1949, S. 449) kann der regelmäßige Aufbau dieser Primärwurzelsysteme manchmal etwas gestört sein.

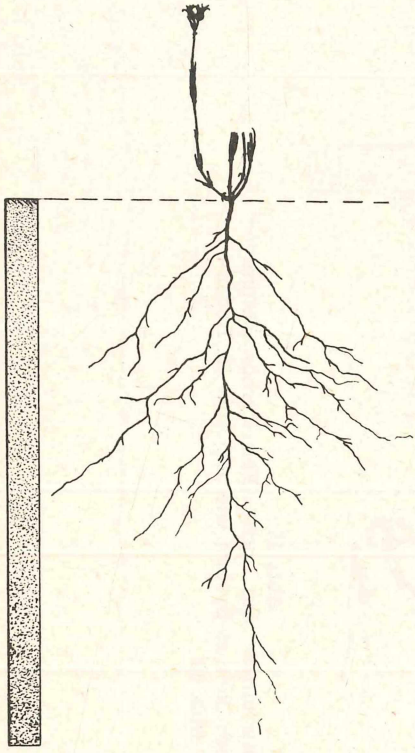


Abb. 17: *Silene conica* (Mesobrometum alluviale). Bodenprofil: Strukturloser Sand ohne Einschlüsse. pH = 7,3

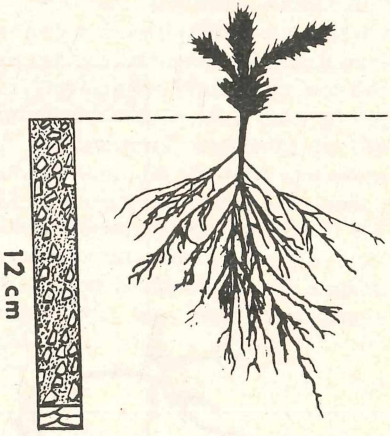


Abb. 18: *Carlina vulgaris* (Xerobrometum). Bodenprofil wie Abb. 60 aber mehr Schutt

Wenn wir schon von Wurzelsystemen sprachen, die über flachgründigen Felsböden einen anderen Typ vortäuschen (z. B. *Linum tenuifolium* u. a.), so liegen bei *Asperula cynanchica* die Verhältnisse gerade umgekehrt. Selbst in den lockeren Sandböden des Alluviums sahen wir die Primärwurzel nicht auf dem kürzesten Weg in die Tiefe wachsen. Sie kann zwar eine Länge von über 1 m erreichen. Doch verbleibt sie nach vielen, nicht immer durch Hindernisse erzwungenen Windungen, in den oberen Bodenschichten. Der positive Geotropismus, der bisher alle Primärwurzeln auszeichnete, ist hier weitgehend aufgehoben. Auch die älteren Seitenwurzeln werden recht lang, wiederholen aber nur das Verhalten der Mutterwurzel. Solche Arten, für die der Hügelmeier als Beispiel angeführt wurde, pflegen sehr weit in den Bereich anderer Pflanzen hineinzuwurzeln.

Bei *Asperula cynanchica* kommt auf die beschriebene Weise ein extensives Wurzelsystem zustande, das sich zwar ziemlich dicht unter der Oberfläche ausbreitet, aber noch nicht zu den Flachwurzelsystemen zu zählen ist. Ein solches entsteht vielmehr erst dann, wenn die Primärwurzel in ihrer Entwicklung stark gehemmt erscheint und deshalb bald ihr Wachstum einstellt. Die Seitenwurzeln dagegen unterliegen dieser Beschränkung nicht; sie können sich weit von ihrem Ursprung entfernen, verlaufen dabei waagrecht oder leicht schräg nach unten. Dieses Verhalten ist z. B. bei *Centaurium umbellatum* zu beobachten.

Auch *Gentiana ciliata,* eine Charakterart im pfälzischen Mesobrometum collinum, muß zu den flachwurzelnden Pflanzen gezählt werden. Doch sind die in einer Tiefe von 3—5 cm unter der Erdoberfläche entlangstreichenden Wurzeln in der Regel sproßbürtiger Herkunft. Sie treiben Wurzelknospen, aus denen sich Blütensprosse entwickeln. Wie dies geschieht, wurde eingehend von R a u h (1937, S. 495) dargestellt.

Man sieht, daß sich auch im Bereich der extensiven Primärwurzelsysteme bestimmte Typen erkennen lassen, mit denen man einzelne Arten oder Artengruppn gut charakterisieren kann.

c) Intensive Primärwurzelsysteme

Wenn Primärwurzeln sich stärker verzweigen und auch ihre Seitenwurzeln dieses Verhalten wiederholen, entstehen insgesamt Systeme, die im Gegensatz zu den oben beschriebenen den durchwurzelten Raum intensiv zu nutzen vermögen. Eine scharfe Abgrenzung gegenüber extensiven Systemen ist jedoch kaum möglich. Übergangsformen verbinden die beiden Typen. Selbst bei mehreren Individuen der gleichen Art kann die Variationsbreite so groß sein, daß man sie verschieden einordnen muß. Das gilt auch teilweise für die im vorigen Kapitel angeführten Extensivwurzler, vor allem dann, wenn sie zufällig auf einem fremden Standort wachsen, der andere edaphische und klimatische Bedingungen bietet. Solche Veränderungen sind auch im Bereich des Sprosses eine bekannte Erscheinung.

Hauptwurzelsysteme sind in der Steppenheide selten extrem stark verzweigt, was mit Beobachtungen von K u t s c h e r a (1960) an Unkräutern trockener Standorte übereinstimmt.

Ein intensives Wurzelsystem finden wir bei *Genista pilosa* (Abb. 19). Diese Art, eigentlich auf sauren Böden zu Hause, ist im Untersuchungsgebiet

eine häufige Erscheinung. Wir begegnen ihr selbst an Kalkfelsen und anderen Standorten mit hohem pH-Wert. Der Eindruck der intensiven Bewurzelung, den die Abb. 19 vermittelt, würde sich noch verstärken, wenn an dem Präparat zwecks besserer Übersicht nicht zahlreiche Teile entfernt wären. Ebenfalls stark verzweigt sind häufig die Wurzeln von *Anthyllis vulneraria* (Abb. 20), *Viola arenaria* (Abb. 21) und der Sandsteppenpflanze *Helichrysum arenarium*. *Helleborus foetidus* (Abb. 22) ist zwar zusätzlich homorhiz bewurzelt, doch spielt hier das ebenfalls intensiv verzweigte Primärwurzelsystem die entscheidende Rolle.



Abb. 19:
Genista pilosa (Xerobrometum). Intensives Wurzelsystem aus lockerem Kalkgeröll. Große, teilweise korallenartig verzweigte Wurzelknöllchen.

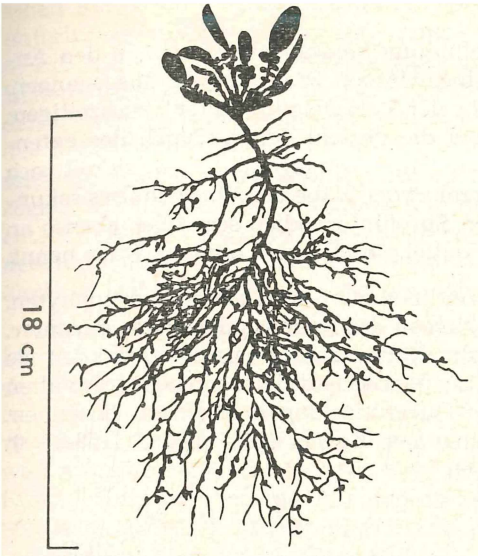


Abb. 20: *Anthyllis vulneraria* (Xerobrometum). Intensives Wurzelsystem mit zahlreichen Bakterienknöllchen



Abb. 21: *Viola arenaria* (Xerobrometum)

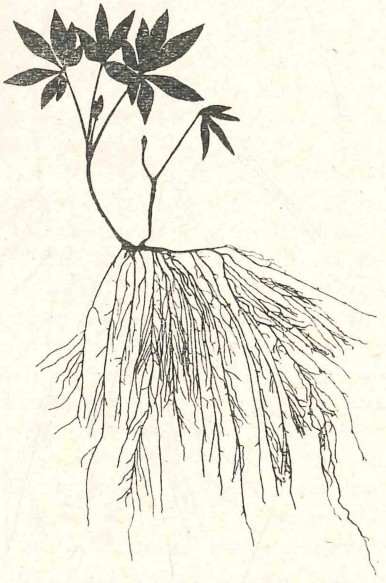


Abb. 22: *Helleborus foetidus,* junge Pflanze (Steppenheidewald). Intensives System mit einigen sproßbürtigen Wurzeln

Auch die in der Krautschicht des Bobenheimer Steppenwaldes nicht seltenen Jungpflanzen von *Viburnum lantana* gehören zur Gruppe der Intensivwurzler. Durch reiche Adventivwurzelbildung kann es bei extensiven Systemen nachträglich zu intensiver Bewurzelung kommen, manchmal nur lokal an einzelnen Seitenwurzeln, was beispielsweise bei *Asperula cynanchica* beobachtet wurde.

d) Rübengeophyten

Mit der Besprechung der Rübenbildung kehren wir wieder an den Anfang dieses Kapitels zurück. Dort sind wir von Pfahlwurzeln ausgegangen, um zu verfolgen, wie durch Zunahme der Verzweigung unter gleichzeitigem Bedeutungsverlust der Primärwurzel die verschiedenen Typen des extensiven und intensiven Systems entstehen. Demgegenüber entwickelt sich eine Rübe dann, wenn die Keimwurzel in der Nähe des Wurzelhalses sekundär in die Dicke wächst. Die basalen Sproßinternodien schwellen ebenso an und bilden mit dem verdickten Wurzelteil eine Einheit, die man Rübe nennt.

Ausdauernde Rübenpflanzen bezeichnet man auch als Rübengeophyten. Die Erneuerungsknospen sitzen im Niveau des Bodens oder etwas darunter. Da sie gewöhnlich von Jahr zu Jahr weiter oben austreiben, werden sie durch Längskontraktion der Wurzeln entsprechend tiefer verlagert. An alten Rüben ist die Regulierung an der Querrunzelung deutlich zu erkennen. Ausführlich sind die Rübengeophyten bei Troll (1937 I, 1 S. 159—170) dargestellt.

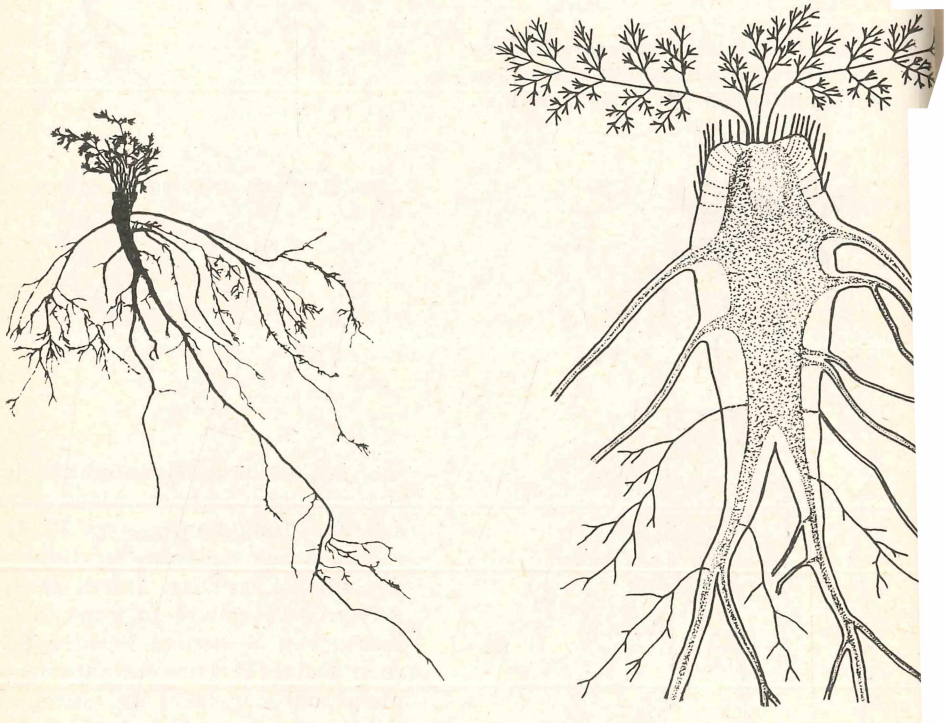


Abb. 23: *Trinia glauca* (Xerobrometum). Rübenbildung. Links Übersicht, rechts Längsschnitt durch die Rübe

Zur Wuchsform der Rübengeophyten gehört mit *Trinia glauca* eine Charakterpflanze des Bromionverbandes, die auch im Xerobrometum des Untersuchungsgebietes eine große Rolle spielt. Diese Art wird in soziologi-

schen Floren zu den Hemicryptophyten gezählt. Wenn wir uns jedoch die unterirdischen Teile älterer Individuen ansehen, bemerken wir sofort, daß es sich um einen echten Rübengeophyten handelt. Längsschnitte durch den Rübenkörper zeigen dies besonders deutlich. Zahlreiche Blattreste bedecken den oberen Teil und lassen erkennen, wie stark basale Sproßabschnitte an der Rübenbildung beteiligt sind (Abb. 25). Die Primärwurzel verzweigt sich und einzelne Seitenwurzeln werden teilweise in die Verdickung mit einbezogen, wie dies bei perennierenden Rüben nicht selten ist. Darüberhinaus entsteht in der Tiefe noch ein weitverzweigtes System unverdickter Wurzeln, denen die Ernährungsfunktion zukommt. S c h a l y t (1950, S. 341) weist auf ähnliche Rübenbildung bei *Trinia hispida* hin.

Rübenartig kann die Primärwurzel auch bei *Bupleurum falcatum* ausgebildet sein, indem sie sich an der Basis zusammen mit unteren Sproßabschnitten in charakteristischer Weise zu einem Speicherorgan verdickt. Ziemlich unvermittelt geht sie dann in ein weit auslaufendes Nährwurzelsystem über. Da diese Rübe jedoch nur geringe Ausmaße erreicht, ist sie höchstens an älteren Exemplaren zu erkennen. Eigenartigerweise liegt sie häufig etwas schief im Boden. Seitenwurzeln erstarken in diesem Fall nicht.

Bei *Peucedanum alsaticum, Silene cucubalus* und *Artemisia campestris* erinnert die verdickte Primärwurzel mit manchmal verdickten Seitenwurzeln ebenfalls an eine perennierende Rübe (Abb. 24). Man spricht hier jedoch besser von rübenartigen Pfahlwurzeln, wobei allerdings das Alter der einzelnen Pflanzen eine wichtige Rolle spielt. Denn häufig sind bei jüngeren Exemplaren einer Art typische extensive Systeme zu beobachten, während erst im Alter die Pfahlwurzel stärker dominiert. Man vergleiche die Abbildungen einer vier Monate alten und einer einjährigen Pflanze von *Melilotus albus* bei W e a v e r (1920, S. 130 und Tafel 18). Auch bei *Ononis spinosa* u. a. kann die Keimwurzel rübenartige Ausmaße erreichen. Aber die Verdickung hält hier zumeist bis in größere Tiefe gleichmäßig an, was für eine echte Rübe nicht zutrifft. Auch sind diese Wurzeln häufig mehrköpfig, indem Seitenäste der Sproßbasis erhalten bleiben und sich im Bereich der basalen Internodien verdicken (Abb. 1). Im Laufe der Jahre werden sie durch Längskontraktion der rübenartigen Pfahlwurzel teilweise weit in die Tiefe gezogen (bis 15 cm). Auf diese Weise kommen die Erneuerungsknospen immer wieder in ein Bodenniveau zu liegen, wie es für Hemicryptophyten charakteristisch ist. An der Oberfläche scheinen in solchen Fällen mehrere Individuen der gleichen Art beisammen zu stehen. Erst beim Ausgraben sieht man, daß sie einer einzigen rübenartigen Pfahlwurzel angehören. Besonders

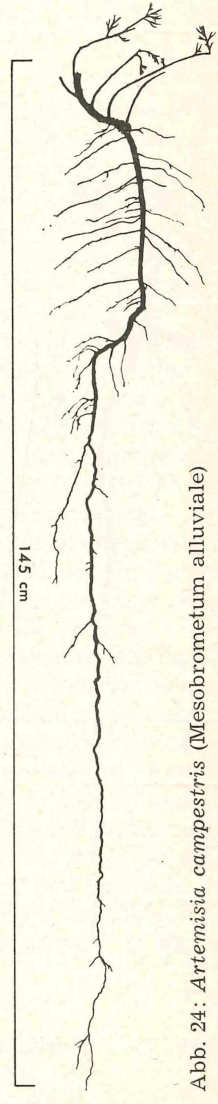


Abb. 24: *Artemisia campestris* (Mesobrometum alluviale)

schön zeigen dies auch ältere Exemplare von *Sanguisorba minor*. Typisch ist, daß sich die in die Erde verlagerten Sproßteile nicht bewurzeln, so daß die teilweise recht umfangreichen oberirdischen Pflanzenteile in ihrer Ernährung ganz auf das Pfahlwurzelsystem angewiesen sind. An dieser Stelle sei noch vermerkt, daß sich nicht nur bei solchen rübenartigen Gebilden der Wurzelkopf in mehrere Äste auflöst und in die Erde verlagert wird, sondern auch bei anderen Pflanzen mit Primärwurzelsystemen, etwa bei *Lotus siliquosus, Euphorbia seguieriana* und *Diplotaxis tenuifolia*. Dabei vermehrt sich die Zahl der oberirdischen Sprosse, die aus Blattachseln austreiben, nicht selten noch durch Hypocotyl- und Wurzelsprosse. Bei der Steppenwolfsmilch konnten weit (bis 20 cm) unterhalb des Wurzelhalses entfaltete Wurzelsprosse beobachtet werden, doch nicht regelmäßig. Zumeist entwickeln sich hier Achselknospen, die unmittelbar an der Erdoberfläche angelegt werden, so daß diese Art als typischer Hemicryptophyt zu gelten hat. Dagegen ist die in unserer Steppenheide ebenfalls häufige *Euphorbia cyparissias* zugleich ein Geophyt *(Geophyta radicigemmata),* der sich immer mit Hilfe von Wurzelsprossen zu erneuern vermag (Troll 1959, S. 391). Doch gelangen über der pfahlartigen Primärwurzel auch alljährlich zahlreiche basale Achselknospen zur Entfaltung, so daß die Bezeichnung Hemicryptophyt gleichermaßen angebracht erscheint. Auf keinen Fall werden hier Ausläufer angelegt, wie in einem neueren floristischen Werk zu lesen ist.

Manchmal wird bei rübenartigen Pfahlwurzeln Mehrköpfigkeit mit Hilfe von Wurzelsprossen durch eine Erscheinung vorgetäuscht, die man Zerklüftung nennt (Jost 1890; Troll 1937, I, 3, S. 2627; Rauh 1937, S. 496). In der pfälzischen Steppenheide wurde sie u. a. bei *Anemone pulsatilla* (Abb. 25) und *Salvia pratensis* beobachtet. Infolge zu geringer Bildung von Festigungsgewebe reißt der proximale Abschnitt der Primärwurzel samt Sproßbasis ein. An beiden Teilen können sodann Erneuerungsknospen zur Entfaltung gelangen. Beim Salbei wird die Zerklüftung durch lokale Peridermbildung im Innern der Wurzel eingeleitet, was vermutlich auch bei *Anemone pulsatilla* die tieferen Ursachen sind (vgl. auch Troll und Weber, Fortschr. Bot. 27).

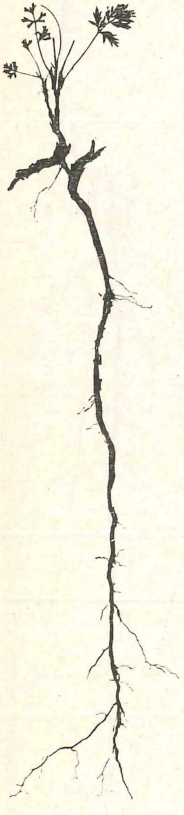


Abb. 25: Zerklüftung der basalen Wurzel- und Sproßteile bei *Anemone pulsatilla*. Erläuterungen im Text S. 32.

3. Sproßbürtige Bewurzelung

Wenn wir bisher die verschiedenen Möglichkeiten allorhizer Bewurzelung in der Steppenheide untersucht haben, so wenden wir uns nun der homorhizen oder sproßbürtigen Bewurzelung zu. Es handelt sich dabei immer um Wurzeln, die als seitliche Ausgliederung aus Sproßteilen entstanden sind.

Primär homorhiz sind bekanntlich die Pteridophyten. Sie besitzen demnach von Anfang an keine allorhize Primärwurzel. Beispiele hierfür finden sich naturgemäß in der trockenen Steppenheide selten.

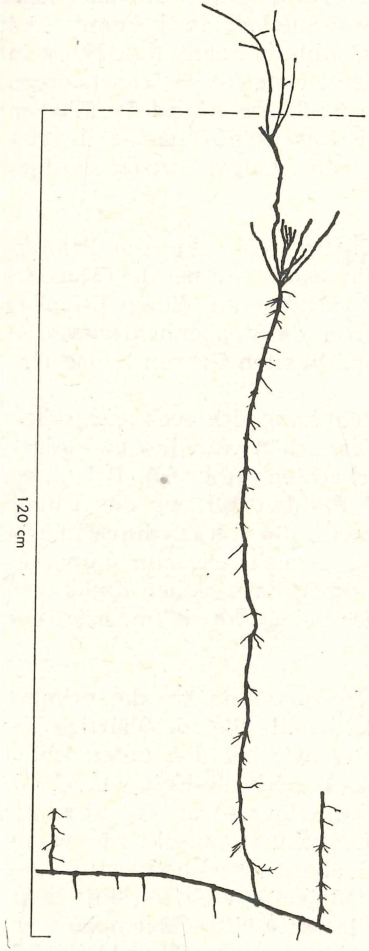


Abb. 26:
Equisetum ramosissimum (Mesobrometum alluviale). Teil der plagiotropen Hauptachse. Von den drei orthotropen Trieben blieb bei der Präparation nur einer erhalten

Aus der Gruppe der Farne konnten lediglich *Asplenium trichomanes* und *Asplenium adiantum-nigrum* untersucht werden, da sie im Bereich der in Frage kommenden Gesellschaften, wenn auch nicht direkt in diesen, gefunden wurden. Beide entsprechen genau dem von W e b e r (1959, S. 7) entworfenen Farnschema. An jedem Blattansatz entspringt eine einzige Wurzel, scheinbar aus der Blattbasis selbst. Auf Längsschnitten durch den Achsenkörper lassen sich die Wurzeln jedoch, wie in dem Schema angedeutet, bis zum Zentralzylinder der Sproßachse gut verfolgen. Allerdings liegt das Rhizom waagrecht oder auch schief; häufig ist es besonders bei *A. trichomanes*, verzweigt.

Zählen zu den Charakterpflanzen der pfälzischen Steppenheide auch keine Farne im engeren Sinne, so muß doch auf einen Schachtelhalm näher eingegangen werden, der eine Leitpflanze des Mesobrometums alluviale darstellt, nämlich *Equisetum ramosissimum*. Diese Pflanze ist im Stromtal-Halbtrockenrasen der Pfalz unmittelbar mit ausgesprochenen Steppenarten, wie *Centaurea stoebe, Euphorbia sequieriana, Stipa capillata, Peucedanum officinale*, vergesellschaftet. Seine unterirdischen Verhältnisse zeigt Abb. 26. Beim Ausgraben beobachtet man zunächst, daß mehrere grüne Sprosse sich 15—20 cm unter der Erdoberfläche vereinen. Ein kräftiger schwarzer Trieb dringt

nun meist mehr als 1 m senkrecht nach unten und trifft auf einen waagrecht verlaufenden Muttersproß. Verfolgt man diesen, so ist festzustellen, daß eine ganze Reihe von Seitensprossen von ihm abzweigen und ebenfalls auf dem kürzesten Weg zur Oberfläche streben. Kurz bevor sie diese erreichen, verzweigen sie sich in der bereits beschriebenen Weise, so daß eine große Zahl der oberirdisch sichtbaren Schachtelhalmtriebe zu einer einzigen Pflanze gehören. Die bis in eine Tiefe von 1,50 m angetroffene horizontale Hauptachse stellt ein monopodiales Rhizom dar, das an der Spitze plagiotrop weiterwächst. Aus zahlreichen Knoten sendet es immer wieder Seitensprosse zur Oberfläche. Allerdings ist von einer Jahresperiodizität nichts zu bemerken. Die unterirdischen Teile der orthotropen Triebe bleiben erhalten. Kurze, leicht abbrechende Wurzeln sind wohl stets Knospenwurzeln, wie sie auch von anderen Schachtelhalmen bekannt sind (W e b e r 1936, S. 277). An der waagrechten Hauptachse sind diese Wurzeln durchweg kräftiger und etwas länger. Zur Regulierung der Tiefenlage durch Kontraktion können sie wohl kaum beitragen. Vielmehr wächst das Rhizom selbst schräg in die Tiefe, bis es seine normale Lage (vgl. R i m b a c h 1896, S. 164) erreicht hat und sich von nun an mehr oder weniger horizontal orientiert.

Bei den Spermatophyten können sproßbürtige Wurzeln zum Primärwurzelsystem noch hinzukommen, dieses kann sogar, wie bei den Monocotylen, vollkommen bedeutungslos werden und verkümmern. Einige Beispiele sollen uns zunächst zeigen, wie verschiedenartig die Steppenheidegewächse von diesen durch den Bauplan gegebenen Möglichkeiten Gebrauch machen.

Zu einem gut entwickelten primären System kann sich auch noch reiche sproßbürtige Bewurzelung entfalten. Besonders schön war dies an einigen alten Exemplaren von *Stachys recta* zu beobachten (Abb. 60). Bei dieser Pflanze dringt die gleichmäßig erstarkende Pfahlwurzel, wo der Untergrund es zuläßt, über 2 m in die Tiefe. Sproßteile, die von ihr durch Längskontraktion in die Erde gezogen werden, bewurzeln sich manchmal überaus reichlich, so daß sich das Bild einer ausgesprochen heterogenen Radikation ergibt. Ähnliche Verhältnisse können wir auch bei *Anthemis tinctoria* oder *Scabiosa columbaria* antreffen.

Es gibt zahlreiche Beispiele heterogener Bewurzelung, wo das primäre System immer mehr zurücktritt, während gleichzeitig die sproßbürtige Bewurzelung an Bedeutung zunimmt. So fanden wir bei den untersuchten jungen Exemplaren von *Aster amellus* manchmal noch die Keimwurzel mit ihrem System. An der Farbe und Art der Verzweigung war sie gut zu erkennen. Sie bleibt mitsamt ihren Seitenwurzeln kurz, erstarkt nur wenig und geht bald zugrunde. Über ihr entfaltet sich aber eine reiche Bewurzelung aus basalen Sproßteilen (Abb. 27). Die Mehrzahl der Wurzeln verläuft ziemlich flach bei einer Länge bis zu 50 cm. Wie intensiv ältere Exemplare der Kalkaster bewurzelt sein können, zeigt eine Abbildung von T r o l l (1937 I, 3, S. 2622). Hier ist nicht nur die Primärwurzel vollkommen verschwunden, sondern auch das primäre, kurze Vertikalrhizom. Über diesem hat sich nun ein stark verzweigtes Sproßsystem entwickelt. *Inula conyza* besitzt bei schwacher Ausbildung des Primärwurzelsystems ebenfalls eine intensive homorhize Radikation. Im Gegensatz zu Aster amellus dringen die sproß-

bürtigen Wurzeln immer steil nach unten, so daß sich, oberflächlich betrachtet, ein ganz anderes Bild ergibt. Zwischen den beiden genannten Arten steht *Centaurea angustifolia*. Hier beträgt der Grenzwinkel (T r o l l 1943, S. 2128) der sproßbürtigen Wurzeln auffällig regelmäßig ca. 45 Grad, so daß wiederum ein für die Art sehr spezifisches Bild entsteht. Die drahtartigen, sproßbürtigen Wurzeln unterscheiden sich hier besonders deutlich von der Primärwurzel. Diese verjüngt sich nämlich zur Spitze hin schnell, während jene, ähnlich wie bei den Monocotylen, über weite Strecken gleichmäßig dick bleiben. Auch verzweigt sich die Keimwurzel mehrmals und bildet ein, wenn auch recht schwaches, extensives System. An den langen sproßbürtigen Wurzeln finden sich dagegen nur dünne und relativ kurze Ausgliederungen. An sehr alten Exemplaren kann die Primärwurzel auch fehlen, was für *Inula conyza* ebenfalls gilt. Durch diese Bewurzelung unterscheidet sich Centaurea angustifolia sehr deutlich von der Skabiosenflockenblume, mit der sie im pfälzischen Trockenrasen fast immer eng vergesellschaftet ist. *C. scabiosa* besitzt ausnahmslos ein ausgeprägtes Pfahlwurzelsystem, während sproßbürtige Bewurzelung nicht selten gänzlich fehlt.

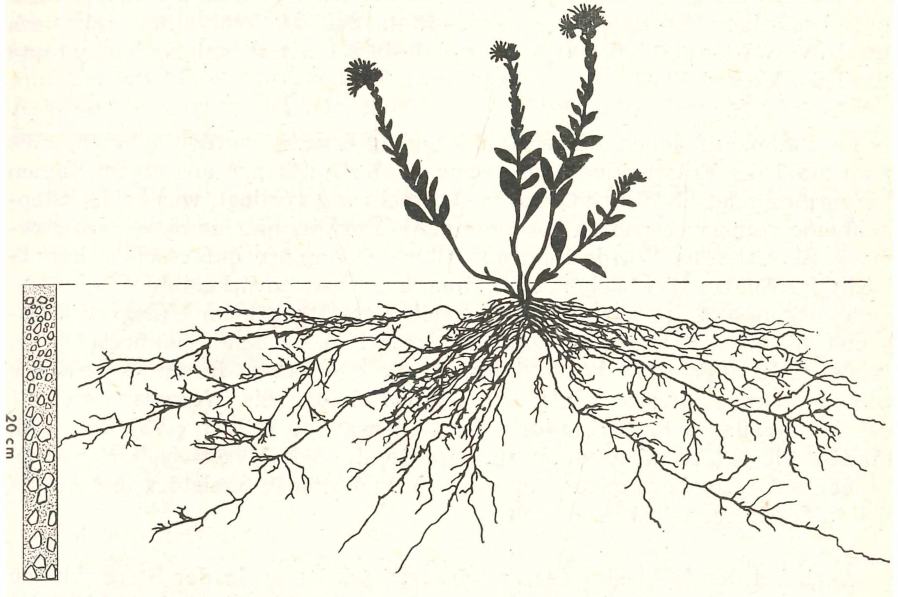


Abb. 27: *Aster amellus* (Mesobrometum collinum). Kurzes, aufrechtes Rhizom, das sich oben bereits zu verzweigen beginnt, mit reicher Bewurzelung. Bodenprofil ähnlich Abb. 4

Gehörte bei den zuletzt beschriebenen Fällen ein bleibendes Primärwurzelsystem typischerweise noch dazu, so kann es, wie nun gezeigt werden soll, auch vollkommen zurücktreten. Bei den Spermatophyten wird die Keimwurzel gemäß dem Bauplan zwar immer angelegt, doch erstarkt sie in vielen Fällen kaum und ist früher oder später überhaupt nicht mehr auffindbar. Dieser Ausfall wird von Anfang an durch reiche sproßbürtige Bewurzelung ausgeglichen. Ein solches Verhalten ist typisch für monocotyle Pflanzen. Beispielshalber sei in diesem Zusammenhang auf *Stipa capillata*

verwiesen, deren Bewurzelungsverhältnisse von K u l l m a n n (1957) eingehend untersucht wurden. Danach erreicht die stets senkrecht orientierte Primärwurzel eine Länge bis zu 25 cm. Nach etwa zwei Monaten beginnt sich die homorhize Radikation zu entfalten, worauf die Keimwurzel ihr Wachstum einstellt. Von nun an sind nur noch die immer zahlreicher werdenden sproßbürtigen Wurzeln von Bedeutung, die in tiefgründigen Steppenböden nach S c h a l y t (1950) eine maximale Länge von 2,50 m, nach K u l l m a n n sogar eine solche von 2,80 m erreichen können.

Bei intensiv homorhiz bewurzelten zweikeimblättrigen Pflanzen kann die Primärwurzel ebenfalls vollkommen reduziert werden, was sich bereits bei *Centaurea angustifolia,* vor allem aber bei *Aster amellus* andeutet. Ein weiteres Beispiel dieser Art liegt in *Vincetoxicum officinale* vor. Hier war die Primärwurzel nur an Keimpflanzen aufzufinden, während sie an heranwachsenden Individuen bereits zumeist fehlte. Dafür ist diese Pflanze durch eine überaus reiche sproßbürtige Bewurzelung ausgezeichnet (vgl. N a u m a n n 1932, S. 338). Die Beobachtung von H e i l i g (1931, S. 266), daß die Schwalbenwurz eine nur geringe Wurzelmasse entwickle, können wir keinesfalls bestätigen. Es ist jedoch zu beachten, daß die Wurzelmasse je nach Bodenbeschaffenheit bei der gleichen Art stark variiert (vgl. S c h a l y t und K a l m y k o w a 1935).

In Fällen, in denen keine Keimlinge untersucht werden können, fällt manchmal die Entscheidung sehr schwer, ob die Pflanze aus einem Samen hervorging oder ob nicht vegetative Vermehrung vorliegt, was in der Steppenheide keineswegs selten vorkommt. Als Beispiel hierfür bietet sich *Anemone silvestris* an. Würde man nur ältere Exemplare untersuchen, könnte leicht der Eindruck entstehen, die Primärwurzel sei zurückgebildet und nicht mehr erkennbar. In Wirklichkeit scheint diese Pflanze im Untersuchungsgebiet höchst selten auf Samen zurückzugehen. Es sind vielmehr die in großer Zahl angelegten Wurzelknospen, die der Art zu ihrem stellenweise massenhaften Auftreten verhelfen. Häufig bleiben die Wurzelsprosse mit der Mutterpflanze in Verbindung. Im Gegensatz zu R a u h (1937 a, S. 498) fanden wir jedoch nicht selten auch solche, die sich bereits isoliert hatten. Immer saßen sie dann mitten auf einem losgelösten Wurzelstück und hatten sich in der Regel selbst bewurzelt.

Auch bei der Goldaster *(Aster linosyris)* wird man in der Steppenheide meist vergeblich nach einer Keimwurzel suchen. Die Vermehrung erfolgt hier in der Regel ebenfalls vegetativ, allerdings mit Hilfe von Erneuerungsknospen aus der Sproßbasis. Jedoch konnten nur auf flachgründigen Felsböden Untersuchungen vorgenommen werden. Dort erscheinen die Knospen bereits im Spätsommer an der Sproßbasis. Im Herbst brechen ringsherum zahlreiche Wurzeln aus ihnen hervor, die mit dem alten Blütensproß annähernd einen Winkel von 90 Grad bilden. Später, beim Zerfall der Mutterpflanze, isolieren sich die jungen Triebe. Die Wurzeln haben die horizontale Wuchsrichtung im wesentlichen beibehalten. Präpariert man sie jetzt, so entstehen merkwürdige, vogelfußartige Gebilde, ein Eindruck, der durch die Lücke im Wurzelkranz noch verstärkt wird, die an jener Stelle bleibt, wo die Jungpflanze mit dem Muttersproß verwachsen war.

Diese Beispiele zeigen, daß man das Verhältnis von allorhizer und homorhizer Bewurzelung bei Arten mit heterogener Radikation nicht ohne Kenntnis der Entwicklungsstadien beurteilen kann. Doch wenden wir uns nun der sproßbürtigen Bewurzelung im einzelnen zu.

Hier lassen sich wieder verschiedene Möglichkeiten unterscheiden. Die Wurzeln können über ganze Internodienlängen verteilt sein oder Beziehungen zu den Knoten aufweisen, indem sie zumindest anfänglich bevorzugt an diesen hervorbrechen. Sproßbürtige Wurzeln entspringen aber manchmal auch dem Meristem der Achselknospen, um zu sogenannten Knospenwurzeln heranzuwachsen (W e b e r 1936, S. 244—286 und 1953, S. 66—81). Auch diese verschiedenen Möglichkeiten wurden in der Steppenheide beobachtet.

a) I n t e r n o d i e n w u r z l e r

Bewurzelung auf der gesamten Länge eines oder mehrerer basaler Sproßinternodien ist recht häufig an unseren Steppenpflanzen zu beobachten. Rhizome oder unterirdische Kriechsprosse wollen wir hier noch außer Acht lassen. Auch wenn bei der Mehrzahl der Wurzeln eine deutliche Beziehung zum Knoten besteht, werden die entsprechenden Beispiele in den folgenden Abschnitten zur Sprache kommen. Hier wollen wir uns auf die reinen Internodienwurzler beschränken.

So scheint bei *Calamintha acinos,* einem kleinen, in fast allen Steppenheidegesellschaften anzutreffenden Lippenblütler, die sproßbürtige Bewurzelung auf die gesamte Länge der Internodien verteilt zu sein. Häufig stehen die Wurzeln in Reihen übereinander auf den jeweils blattfreien Flächen des vierkantigen Stengels. Daraus ergibt sich, daß sie von einem zum anderen Internodium um 90 Grad verschoben sind. Darüber hinaus findet sich bei dieser Pflanze regelmäßig noch ein extensives Primärwurzelsystem, das eine Tiefe von 15—20 cm erreicht.

Artemisia campestris besitzt eine sehr kräftige, manchmal rübenartige Pfahlwurzel. Sproßteile, die durch deren Längskontraktion in den Boden gezogen werden, bewurzeln sich ebenfalls, teilweise sogar intensiv. Soweit dies jedoch an den untersuchten Exemplaren zu erkennen war, entstehen die Wurzeln vollkommen regellos aus den mit Erde bedeckten Internodien. Fast identische Verhältnisse finden wir bei *Scabiosa canescens,* einer für das pfälzische Xerobrometum sehr bezeichnenden Pflanze. Auch hier dringt die kräftige Primärwurzel, wenn es der Untergrund erlaubt, weit in den Boden ein. Im Löß des Steppenwaldes bei Forst konnte sie bis in eine Tiefe von 140 cm verfolgt werden. Der Wurzelhals befand sich manchmal 8 cm unter der Erdoberfläche. Über ihm verzweigt sich der Sproß sogleich mehrmals; seine älteren Teile können ebenso stark sekundär verdickt sein wie die Basis der Pfahlwurzel. Sproßbürtige Wurzeln brechen in großer Zahl aus den in der Erde verborgenen Internodien hervor. Meist bleiben sie schwach und durchwurzeln die oberen Schichten, doch wurden auch kräftigere gefunden, die weiter in die Tiefe dringen. An manchen Exemplaren sind unterirdische, ausläuferartige Seitentriebe beobachtet worden, die bis zu 10 cm mit verlängerten Internodien fast plagiotrop wachsen, ehe sie

oberirdisch eine Rosette bilden. Sie bewurzeln sich ebenfalls auf ihrer ganzen Länge gleichmäßig. Zu einer Vermehrung der Pflanze, wie dies bei echten Ausläufern in der Regel der Fall ist, scheinen sie nicht beizutragen. Jedenfalls konnte nicht festgestellt werden, daß sie sich isolieren. M a h n (1957, S. 194) beobachtete bei dieser Scabiose auch Wurzelsproßbildung.

b) K n o t e n w u r z l e r

Die Reihe der Knotenwurzler unter den homorhiz bewurzelten Steppenpflanzen ist recht lang. Bei manchen Arten erfolgt die Bewurzelung ausschließlich in Knotennähe. Sie kann sich jedoch nachträglich auch auf die Internodien ausdehnen. Brechen die Wurzeln dicht oberhalb des Blattansatzes hervor, spricht man von Überknotenwurzeln, entstehen sie jedoch unterhalb der Insertion, nennt man sie Unterknotenwurzeln (W e b e r 1936, S. 245). Alle diese Fälle können artcharakteristisch sein.

Leider ließ sich gerade hier nicht immer letzte Klarheit schaffen, vor allem über das primäre Verhalten. Denn häufig standen die notwendigen Anfangsstadien nicht zur Verfügung. Hier können nur entwicklungsgeschichtliche Einzeluntersuchungen weiterhelfen.

Überwiegend und wohl auch zuerst bringt *Stachys recta* seine sproßbürtigen Wurzeln dicht über den Knoten hervor (Abb. 30). Später kommen dann allerdings zahlreiche Internodienwurzeln hinzu, die gelegentlich auch bei *Prunella grandiflora* zu beobachten sind. Hier ist jedoch die Regel, daß eine oder auch zwei Überknotenwurzeln zwischen den Blattansätzen entstehen.

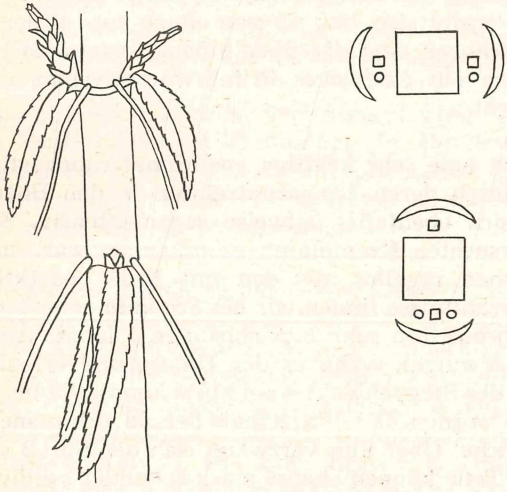


Abb. 28: *Stachys recta. Links:* Sproßstück mit Überknotenwurzeln. Rechts: Schemata zur Erläuterung des Wurzelursprungs. Großes Quadrat: Stengelquerschnitt. Kleines Quadrat: Achselknospe. Kleiner Kreis: Überknotenwurzel. Viertelkreis: Blatt

Veronica prostrata bewurzelt die mit Schuppenblättern besetzten unterirdischen Teile der Blütentriebe. Dadurch, daß dort die Knoten ziemlich dicht aufeinander folgen, sind Gesetzmäßigkeiten schwer zu erkennen. Die Zahl der Wurzeln an einem Knoten schwankte bei den zur Verfügung stehenden, ausschließlich alten Exemplaren zwischen 1 und 5; häufig sind

es jedoch 4, die zu beiden Seiten der Achselknospen entspringen. Auf Schnitten war aber keine ursprüngliche Beziehung zu den Knospen festzustellen. Offensichtlich haben wir auch hier Überknotenwurzeln vor uns, die wiederum durch Internodienwurzeln ergänzt werden können.

Ebenfalls seitlich neben den Achselknospen bringt *Anthemis tinctoria* Überknotenwurzeln in Ein- oder Zweizahl hervor. Manchmal finden wir allerdings auch Wurzeln, die median über den zugehörigen Achselknospen angelegt sind, ein Verhalten, das für eine ganze Gruppe von Überknotenwurzlern charakteristisch ist. Bei *Knautia arvensis* treffen wir noch ähnliche Verhältnisse an wie bei *Anthemis tinctoria*. *Origanum vulgare* dagegen besitzt, von den später wie bei *A. tinctoria* hinzukommenden Internodienwurzeln abgesehen, fast durchweg solche Überksnospenwurzeln (Abb. 29). An den Ausläufern ist das ursprüngliche Verhalten am besten zu studieren. Aus jeder Blattachsel entspringt eine Wurzel, so daß sich zu den aus der dekussierten Blattstellung ergebenden vier Blattzeilen vier Wurzelzeilen gesellen. *Campanula rotundifolia* beschränkt sich offenbar ganz auf solche

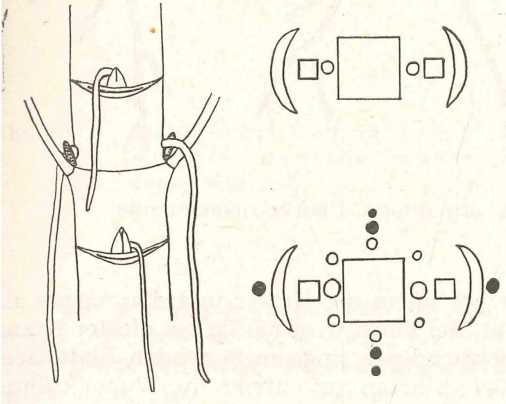


Abb. 29: *Origanum vulgare*. Links: Ausläufer mit Überknotenwurzeln. Rechts: Schemata wie Abb. 28. Dunkle Kreisflächen: Unterknotenwurzeln. Oben: Knoten eines Ausläufers. Unten: Stengelknoten mit zahlreichen Über- und Unterknotenwurzeln

Überknospenwurzeln. Sie kommen alle meist in Einzahl aus der Blattachsel hervor. Werden an einem Knoten mehrere Wurzeln angelegt, so pflegen sie über der Knospe eine Reihe zu bilden, wie es aus der Skizze (Abb. 30) hervorgeht. Dort wo die Wurzeln die Rinde des Sprosses durchbrechen, verzweigen sie sich meistens in charakteristischer Weise ein- oder zweimal. Man gewinnt dabei den Eindruck, als würden an einer bestimmten Stelle mehrere Wurzeln zugleich austreiben.

Recht interessant verhalten sich die Überknotenwurzeln bei *Thymus pulegioides*. Sie entstehen ziemlich regelmäßig in Ein- oder Zweizahl über den jeweiligen Knoten. Man muß allerdings kleinere Rasen untersuchen und jüngere Pflanzen mit älteren vergleichen, um bei der Vielzahl von Wurzeln ein einigermaßen klares Bild zu bekommen. Zunächst fällt besonders an älteren Sproßteilen auf, daß einzelne Wurzeln, die über meist etwas verdickten Knoten entspringen, die anderen an Länge und Stärke deutlich übertreffen. In Abb. 62 sind zu beiden Seiten der Primärwurzel zwei dieser deutlich erstarkten sproßbürtigen Wurzeln zu erkennen, desgleichen auf der Abbildung von *Thymus angustifolius* bei V o l k (1930/31, S. 144). Bricht nun ein

Sproßstück unterhalb einer solchen Wurzel ab, so wächst offenbar diese im Laufe der Zeit zu einem pfahlartigen System aus und kann dann eine Primärwurzel vortäuschen. Freidenfelt (1902, S. 180) spricht in solchen Fällen von „adventiven Hauptwurzeln". Die Masse der übrigen Wurzeln erstarkt dagegen kaum und dringt nur in die obere Humusschicht ein (Abb. 62).

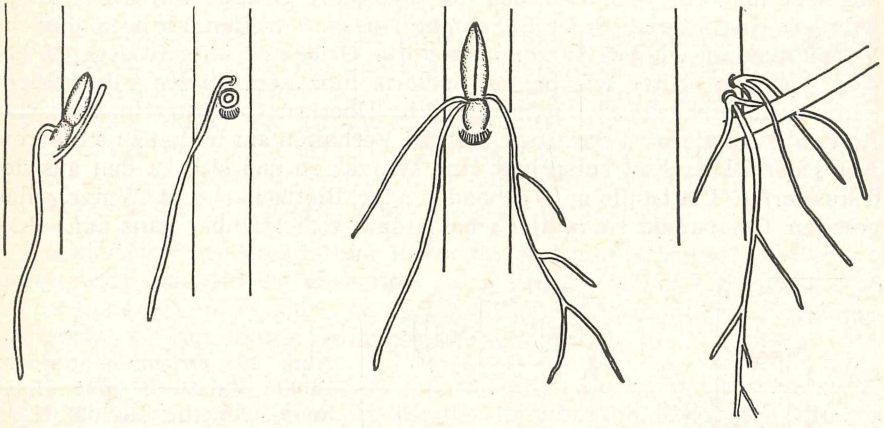


Abb. 30: *Campanula rotundifolia.* Überknospenwurzeln

Unter den Monocotylen sind vor allem die Gräser und die Seggen als reine Überknotenwurzler bekannt. Bei ihnen wird häufig ein dichter Kranz solcher Wurzeln angelegt, entsprechend der ringsum laufenden Blattinsertion. In der Steppe findet man jedoch kaum gut entwickelte Wurzelkränze, was offenbar mit der Trockenheit des Standortes zusammenhängt. Häufig werden nur zwei Wurzeln an den unterirdischen Knoten angetroffen, wie etwa bei *Poa compressa,* wo sie meist der Achselknospe genähert sind. Da in diesem Fall an den flach zusammengedrückten, orthotropen Trieben die Knoten an der Basis dicht aufeinander folgen, entsteht der Eindruck, als seien die Wurzeln dort zweizeilig gescheitelt angeordnet. Die Abhängigkeit der Bewurzelung von der Achsensymmetrie wird hier deutlich.

Ebenfalls nur zwei Wurzeln findet man häufig an den Knoten von *Carex praecox,* wo die Bewurzelung besonders gut an plagiotropen Sproßteilen zu studieren ist. Doch können bei dieser Art, ebenso wie bei *Stipa capillata,* auch Kränze aus 3—4 Wurzeln bestehend, angedeutet sein. Daß aus einem Knoten nur eine Wurzel entspringt, ist aber bereits hier keine Seltenheit, häufiger jedoch bei *Melica transsilvanica* (Abb. 31), *Bromus erectus, Carex ericetorum* u. a. Ja, die Bewurzelung der einzelnen, unter der Erde gelegenen Knoten kann noch weiter reduziert sein. So wurde bei *Carex humilis* fast regelmäßig nur eine Wurzel an der Basis einer ganzen Sproßgruppe beobachtet (Abb. 31). Die Intensität der Bewurzelung hängt hier also nicht von den einzelnen Knoten ab, sondern allein davon, wie dicht die Sprosse in einem Horst stehen.



Abb. 31: Links: *Melica transsilvanica*. 2 Wurzeln aus basalen Internodien Rechts: *Carex humilis*. Sproßgruppe mit einer Wurzel beide aus dem Xerobrometum.

Wer in der Steppenheide Wurzelkränze beobachten will, muß Zwiebeln einiger Liliengewächse untersuchen. *Allium oleraceum* stößt alljährlich das älteste Stück der Zwiebelscheibe ab; daran findet sich stets ein dichter Ring sproßbürtiger Wurzeln. Vorher ist aus der folgenden Zwiebelzone bereits ein neuer Wurzelkranz hervorgegangen. Auf Längsschnitten erkennt man, daß er aus 2 bis 3 dicht aufeinanderfolgenden Knoten entspringt (Abb. 32).

Unterknotenwurzler konnten im Gebiet weit seltener beobachtet werden. *Helianthemum nummularium* bringt manchmal neben seinem extensiven System einge sproßbürtige Wurzeln unterhalb der basalen Knoten hervor. Sie bleiben dünn und kurz und verzweigen sich nur spärlich.

Bei *Potentilla arenaria* können wir von Anfang an Internodienwurzeln beobachten. Doch konzentrieren sich diese vielfach unterhalb der Blattinsertionen und sind sodann als Unterknotenwurzeln zu werten.

Das lehrreichste Beispiel dieser Art wurde in *Genista pilosa* angetroffen. Sofern bei ihr sproßbürtige Radikation hinzukommt, handelt es sich regelmäßig um Unterknotenwurzeln, die gewöhnlich in Einzahl an einem Knoten entstehen. Sie können erstarken und das Primärwurzelsystem wohl wirksam unterstützen, zumal sie sich noch weit entfernt vom Wurzelhals an Sproßteilen entfalten, die flach auf dem Boden aufliegen.

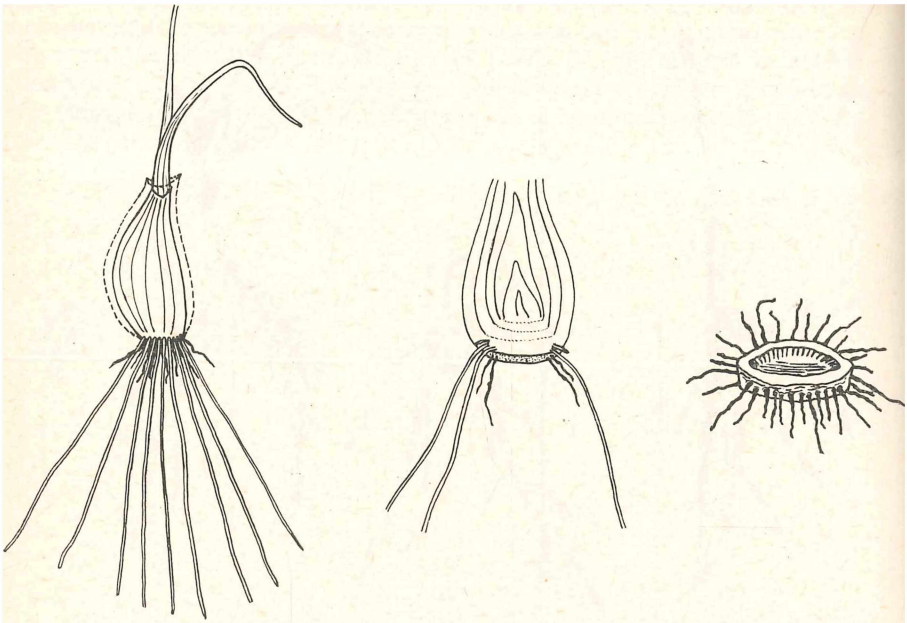


Abb. 32: *Allium oleraceum* (Xerobrometum). Links: Zwiebel-Übersicht. Abgestorbene Hüllblätter gestrichelt; vorjährige Wurzeln dunkel und kurz. Mitte: Längsschnitt. Aus der jungen Zwiebelscheibe brechen Wurzeln hervor. Darunter alte Scheiben mit abgestorbenen Wurzeln. Rechts: Abgelöste alte Zwiebelscheibe mit dichtem Kranz toter Wurzeln

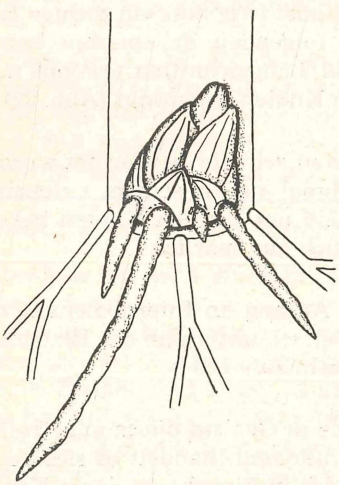


Abb. 33
Aster linosyris (Xerobrometum). Sproßbasis mit Erneuerungsknospe (Mitte September)

c) Knospenwurzler

Zu dieser Gruppe gehören Pflanzen, bei denen die sproßbürtige Bewurzelung aus jungen, noch nicht ausgetriebenen Seitenknospen erfolgt. Am Beispiel von *Equisetum ramosissimum* lernten wir bereits einen solchen Knospenwurzler kennen. Bei der im Bereich des pfälzischen Xerobrometums häufigen Goldaster *(Aster linosyris)* werden am Ende der Vegetationsperiode, wie bereits erwähnt, an der Sproßbasis zahlreiche Erneuerungsknospen angelegt (Abb. 33). Sie beginnen sich sofort zu bewurzeln. Bis zum Spätherbst treiben sie auch etwas aus, aber die Bewurzelung eilt auf jeden Fall weit voraus, so daß es berechtigt erscheint, von einem Knospenwurzler zu sprechen.

Als typische Vertreter dieser Art sind die Fetthennen bekannt. *Sedum dasyphyllum* läßt sich dann gut untersuchen, wenn man Sproßstücke einige Zeit im Dunkeln aufbewahrt. Dabei strecken sich die Internodien und die Wurzeln werden bis zur Ansatzstelle gut sichtbar. Viele brechen in aller Deutlichkeit aus jungen Knospen hervor (Abb. 34 b + e). Wenn diese zu Seitensprossen austreiben, sitzen die Wurzeln an deren Basis. Am interessantesten aber sind jene Blattachseln, in denen noch nichts von der zugehörigen Knospe zu sehen ist. Auch dort können nämlich Wurzeln entstehen, scheinbar an Stelle von Seitenzweigen (Abb. 34 c). Dies wäre jedoch mit dem Bauplan unvereinbar. Aus der vergleichenden Betrachtung zahlreicher Entwicklungsstufen ergibt sich eindeutig, daß die Wurzeln in allen Fällen im Knospengewebe ihren Ursprung haben. Angelegt wird die Knospe in jeder Blattachsel, doch bleibt ihre Entwicklung hier manchmal auf einer Stufe stehen, auf der sie kaum sichtbar ist. Doch aus ihrem Meristem brechen Wurzeln hervor, die dann, oberflächlich betrachtet, zu den genannten falschen Vorstellungen führen können. Genau so verhalten sich *Sedum rupestre* und *S. acre* (vgl. W e b e r 1936, S. 274 f.). Bei *S. sexangulare* verstärkt sich der Eindruck noch dadurch, daß dort, wo Achselknospen zur Entfaltung gelangen, gewöhnlich keine Wurzel anzutreffen ist. Entwickelt sich jedoch diese, so scheint die zugehörige Knospe zu fehlen. Offenbar liegen hier gegenseitige Hemmungserscheinungen vor.

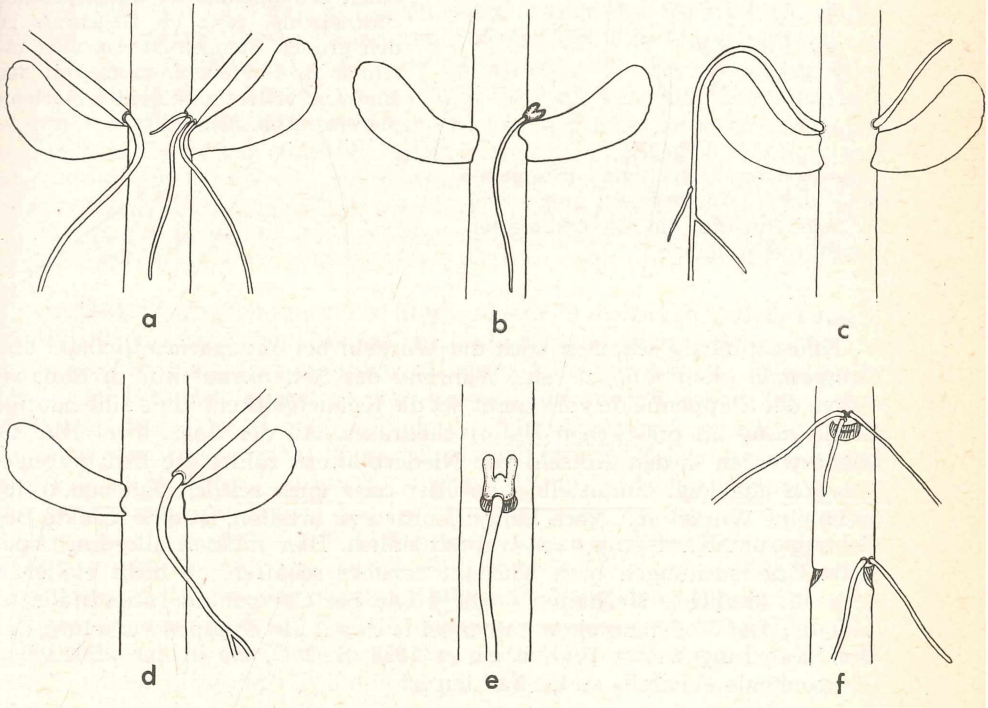


Abb. 34: *Sedum dasyphyllum* (Felsxerobrometum). a u. d: ehemalige Knospenwurzeln an der Basis von Seitenzweigen. b: Wurzel aus einer Knospe. e: dieselbe von vorn. Blatt entfernt. c: Wurzeln aus der Blattachsel, Knospen äußerlich unsichtbar. f: wie c, Blätter entfernt, mehrere Knospenwurzeln

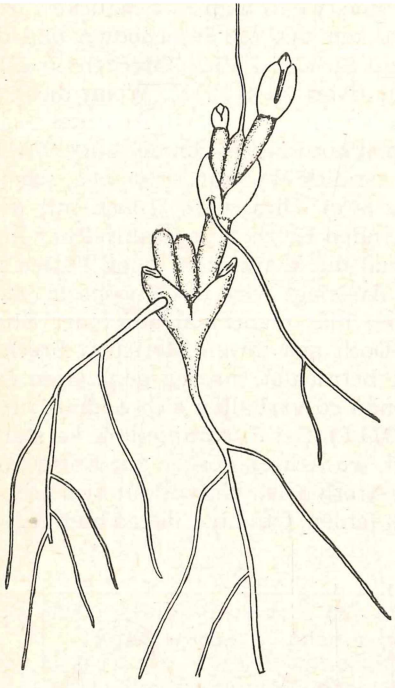


Abb. 35:
Vincetoxicum officinale (Steppenheidewald). Jungpflanze mit zwei Knospenwurzeln, die die Tragblätter durchbrochen haben

Ein anderer Irrtum ist bei *Vincetoxicum officinale* möglich. Wie schon von *Crassula lactea* bekannt (W e b e r 1935, S. 79), durchwachsen auch hier die knospenbürtigen Wurzeln das Tragblatt und scheinen oberflächlich betrachtet blattbürtig zu sein. Besonders an Jungpflanzen ist diese Erscheinung gut zu beobachten. Überraschenderweise sind die von den Wurzeln durchbrochenen unterirdischen Schuppenblätter ausgesprochen dickfleischig, ganz im Gegensatz zu den grünen Stengelblättern, aber offenbar in Übereinstimmung mit den Blättern vieler sukkulenter Asclepidiaceen (Abb. 35).

Knospenbürtig scheinen auch die Wurzeln bei *Saponaria officinale* und *Campanula glomerata* zu sein. Während das Seifenkraut nur in Randbezirken der Steppenheide vorkommt, ist die Knäuelglockenblume eine häufige Erscheinung im pfälzischen Halbtrockenrasen. An der Basis ihrer Blütentriebe werden in den Achseln von Niederblättern zahlreiche Erneuerungsknospen angelegt. Unmittelbar darüber oder auch seitlich daneben treibt meist eine Wurzel aus. Nach Längsschnitten zu urteilen, ist eine direkte Beziehung zum Knospengewebe wahrscheinlich. Hier müssen allerdings spezielle Untersuchungen noch Klarheit darüber schaffen, ob nicht vielleicht doch ein ähnliches Verhalten vorliegt wie bei *Campanula rotundifolia* (s. Seite 39). Der Vollständigkeit halber sei noch auf die Knospenwurzelung der Orchideen hingewiesen (vgl. W e b e r 1936, S. 281), die in der pfälzischen Steppenheide ebenfalls zu beobachten ist.

Vergegenwärtigt man sich noch einmal die in diesem Kapitel dargestellten Beobachtungen, so wird deutlich, daß auch im Hinblick auf die sproßbürtige Bewurzelung bestimmte Baupläne zu erkennen sind, nach denen man die Vielfalt ordnen kann.

4. Ausläufer und Kriechsprosse

Ausläufer zeichnen sich durch starke Streckung ihrer ersten Internodien aus; die folgenden Abschnitte nehmen an Länge ab, während ihr Durchmesser gleichzeitig zunimmt. Mit Beginn des orthotropen Wachstums folgen die einzelnen Knoten so dicht aufeinander, daß die ersten grünen Blätter regelmäßig eine Rosette bilden. Nun strecken sich die dünner werdenden Internodien wieder und bilden gewöhnlich einen Blütentrieb. Die Bewurzelung beschränkt sich zumeist auf die Knoten der verdickten Internodien, mit denen das plagiotrope Wachstum endet. In der Regel vermögen sich Ausläufer zu isolieren. Sie tragen dann nicht unwesentlich zur Vermehrung bei (vgl. T r o l l 1937, S. 674).

Kriechsprosse im weitesten Sinn liegen überall dort vor „wo Sproßachsen bei monopodialer Entwicklung plagiotrop auf oder unter dem Substrat fortwachsen" (T r o l l 1937 I, 1 S. 689). Danach sind Ausläufer nur eine Sonderform von Kriechsprossen, die sich durch die oben genannten Gesetzmäßigkeiten auszeichnen. Fehlen diese ganz oder in wesentlichen Teilen, ist man genötigt, von gewöhnlichen Kriechsprossen zu sprechen. Diese weisen demnach gegenüber Ausläufern weder eine stetig abnehmende Streckung noch eine zunehmende Erstarkung der Internodien auf. Manche wachsen über weite Strecken horizontal, wobei sie sich oft unregelmäßig verzweigen. Andere richten sich bald auf, um einen oberirdischen Trieb zu bilden. Blattrosetten werden in diesen Fällen kaum beobachtet. Die Wurzelbildung beschränkt sich dabei nicht auf kurze Sproßabschnitte wie bei echten Ausläufern, sondern sie erstreckt sich häufig über die gesamte Länge. Kriechsprosse vermögen sich auch nicht von der Mutterpflanze zu lösen, um regelmäßig neue Individuen zu bilden. Sie tragen nur bei zufälliger Trennung zur Vermehrung bei, während sie normalerweise lediglich das unterirdische Sproßsystem der Mutterpflanze erweitern. Übergangsbildungen, bei denen die Ausläufermerkmale nur teilweise verwirklicht sind, wurden häufig beobachtet.

Ausläufer begegnen uns in der Steppenheide in mehreren Fällen. Typisch entwickelt sind sie beispielsweise bei *Inula salicina,* einer Pflanze, die zur Blütezeit den Aspekt in manchen pfälzischen Halbtrockenrasen bestimmt. Sie besiedelt dort in aufgelockerten Beständen größere Flächen. Ihr derart geselliges Auftreten ist eben auf die Ausläuferbildungen zurückzuführen. Diese werden in Mehrzahl an der Basis orthotroper Triebe angelegt und wachsen bis zu 20 cm horizontal, ehe sie sich aufzurichten beginnen. Die Internodien sind anfänglich bis zu 2 cm gestreckt, werden dann deutlich kürzer und etwas dicker. Sobald die Ausläufer an die Oberfläche gelangen, bilden sie eine Rosette, aus der die Blütentriebe hervorgehen. Die Bewurzelung beginnt erst in der distalen Hälfte des plagiotropen Abschnittes und erreicht ihr Maximum mit dem Beginn des aufrechten Wachstums. Manchmal lösen sich die Ausläufer auch dicht hinter ihrer Ursprungsstelle vom noch lebenden Muttersproß und bilden neue Individuen.

Grundsätzlich gleichartig vollzieht sich die Ausläuferbildung bei *Inula germanica,* einer in der Pfalz leider nur noch an wenigen Stellen vorkommenden Steppenpflanze. Die plagiotropen, unterirdischen Sroßteile bleiben jedoch meist etwas kürzer als bei der vorigen Art und werden in größerer

Zahl angelegt, weshalb der deutsche Alant auch dichtere Bestände zu bilden vermag. Außerdem isolieren sich die Ausläufer weit seltener; sie bauen vielmehr mit älteren unterirdischen Sproßteilen ein zusammenhängendes weitverzweigtes System auf (vgl. Naumann 1932, Abb. S. 346). Den irreführenden Begriff „Wurzelkriecher" (Oberdorfer 1962, S, 869) sollte man zumindest hier vermeiden, da es sich bei den betreffenden Pflanzenteilen um Sproßabschnitte handelt. Bei Inula hirta endet das horizontale Wachstum noch früher, so daß man bereits nicht mehr von echten Ausläufern sprechen kann. Die Erneuerungsknospen streben lediglich in einem Bogen zur Oberfläche. Schließlich treibt bei *Inula conyza* die Erneuerungsknospe fast von Anfang an orthotrop aus, wodurch die Pflanze auf einen engen Bereich beschränkt bleibt und auch häufig nur einen Blütentrieb hervorbringt. So kann man mit diesem Merkmal die vier im Gebiet vorhandenen Inula-Arten leicht voneinander trennen und ihre Soziabilität verstehen.

Ausläufer finden wir weiterhin bei *Ononis repens,* die sich damit ebenfalls ohne Schwierigkeit von *O. spinosa* scheiden läßt. Man muß dabei allerdings darauf achten, daß bei der zuletzt genannten Art die Pfahlwurzel im Alter in der Regel mehrköpfig ist, so daß an der Oberfläche immer eine kleine Sproßgruppe erscheint, die den Eindruck erwecken kann, unterirdisch durch Ausläufer verbunden zu sein. Indes handelt es sich lediglich um die durch Wurzelkontraktion tief in die Erde verlagerten Sproßbasen (Abb. 1).

Bei Gräsern sind Ausläuferbildungen eine bekannte Erscheinung. Auch in der Steppenheide finden wir einige Beispiele, wenngleich hier die Horstgräser überwiegen. Wie wir an *Poa compressa* sehen, beschränkt sich die Bewurzelung der Ausläufer vollkommen auf die Zone des Übergangs vom plagiotropen zum orthotropen Wachstum. Dort allein treiben auch Achselknospen aus, um entweder im kurzen Bogen zur Oberfläche zu streben oder um zunächst als Ausläufer das unterirdische Sproßsystem, von dem sie sich nicht lösen, zu erweitern. Wie die Abb. 36 zeigt, vollzieht sich die Ausläuferbildung bei den Seggen ähnlich. *Carex flacca* läßt am Ende des plagiotropen Wachstums besonders auffällig die Verdickung der kurzen Internodien erkennen. Diese geht jedoch, abweichend von der Regel, nicht allmählich in dünnere und verlängerte Internodien über, sondern auffallend schnell, so daß eine knollenartige Erweiterung entsteht. Wurzeln finden wir auch hier nur in dieser Zone. Der übrige, bis zu 10 cm lange, gleichmäßig dicke Abschnitt ist dagegen nur mit Niederblättern besetzt. Kurze unregelmäßig bewurzelte Ausläufer bringt die Heidesegge *(Carex ericetorum)* hervor, ein Verhalten, das zu Horstbildungen überleitet (Abb. 37). Diese im Steppenwald angetroffene Segge steht demnach mit ihrem oberirdischen Erscheinungsbild zwischen der weithinkriechenden, aufgelockert wachsenden Carex flacca und dem dichten Horst von *Carex humilis* (Abb. 48).

Die Länge der Ausläufer hängt in manchen Fällen offenbar vom Substrat ab. So streben bei *Scabiosa canescens* die unterirdisch angelegten Erneuerungssprosse im Xerobrometum auf den Kalkhügeln meist nur in einem kurzen Bogen zur Oberfläche. Von Ausläufern oder Kriechsprossen kann man hier kaum sprechen. Dagegen konnten im Steppenheidewald manchmal Seitensprosse gefunden werden, die bis zu 10 cm unterirdisch plagiotrop wachsen, ehe sie sich aufrichten und eine Rosette aus einfachen, ganzrandigen

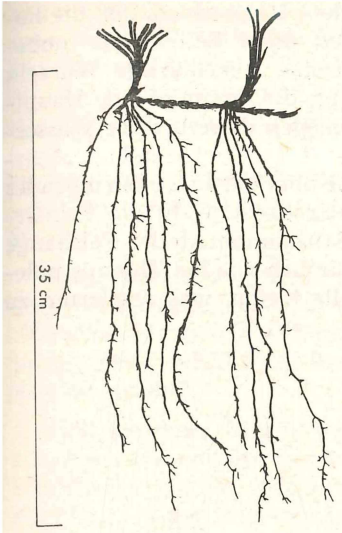


Abb. 36:
Carex flacca (Mesobrometum collinum). Teil des unterirdischen Sproßsystems, das sich monochasial erweitert



Abb. 37:
Carex ericetorum (Steppenheidewald). Sprosse streben in kurzem Bogen zur Oberfläche; unregelmäßig bewurzelt

Blättern bilden. An ihnen war auch eine deutliche Längen- und Dickenperiodizität der Internodien zu erkennen. Entgegen dem normalen Verhalten von Ausläufern bewurzeln sie sich jedoch auf ihrer gesamten Länge und isolieren sich nicht, was demnach schon zu Kriechsprossen überleitet. Durch Kontraktion der starken Primärwurzel werden sie später in die Tiefe gezogen, so daß ihre wahre Natur schwer zu erkennen ist.

Übergangsbildungen zwischen Ausläufern und Kriechsprossen finden wir auch bei *Potentilla arenaria*. Diese Art ist eine echte Charakterpflanze des pfälzischen Trockenrasens. Sie besitzt eine anpassungsfähige, perennierende Primärwurzel. Ihre Seitentriebe werden teilweise unterirdisch angelegt und wachsen plagiotrop, ehe sie sich nach oben wenden und eine Rosette bilden. Die anfänglich gestreckten Internodien nehmen deutlich an Länge ab, während sie mit Beginn des aufrechten Wachstums ein Dickenmaximum aufweisen, wie wir es von Ausläufern kennen. Doch bewurzeln sie sich häufig auf ihrer gesamten Länge, bevorzugt in der Mitte oder nur an der Basis (Abb 38). Am Übergang vom plagiotropen zum orthotropen Wachstum, wo wir die meisten Wurzeln erwarten, finden wir manchmal überhaupt keine. Die Achselsprosse trennen sich auch nicht vom Muttersproß, sondern erweitern nur das dichte Flachpolster (R a u h 1939, S. 375). Allerdings muß noch bemerkt werden, daß im Fall von *Potentilla arenaria* viele Seitentriebe vollkommen unbewurzelt bleiben oder es secundär werden, weil die dünnen Wurzelfäden in Trockenperioden verloren gehen. Sproßbürtige Wurzeln können aber auch erstarken und gleich der Hauptwurzel in größere Tiefe vordringen (vgl. auch M a h n 1957, S. 190). Grundsätzlich gleiche Verhält-

nisse treffen wir bei *Potentilla verna* an, mit dem Unterschied, daß die homorhize Radikation etwas zurücktritt und weit mehr Seitentriebe unbewurzelt bleiben als bei der vorigen Art. Einzelne sproßbürtige Wurzeln wachsen auch hier kräftig heran, ohne allerdings die dominierende Hauptwurzel in den Ausmaßen zu erreichen. Sie vermögen diese bei der Wasseraufnahme in tieferen Schichten wirksam zu unterstützen, während die Mehrzahl der dünnen sproßbürtigen Wurzelfäden nur oberflächlich eindringendes Wasser verwertet und häufig bald wieder vertrocknet. Geht die Primärwurzel verloren, was in leicht abbröckelnden Stirnkanten steiler Felshänge manchmal beobachtet wurde, kann auch hier, ähnlich wie bei Thymus pulegioides, eine sproßbürtige Wurzel an ihre Stelle treten, was wiederum zu Verwechslungen führen kann.

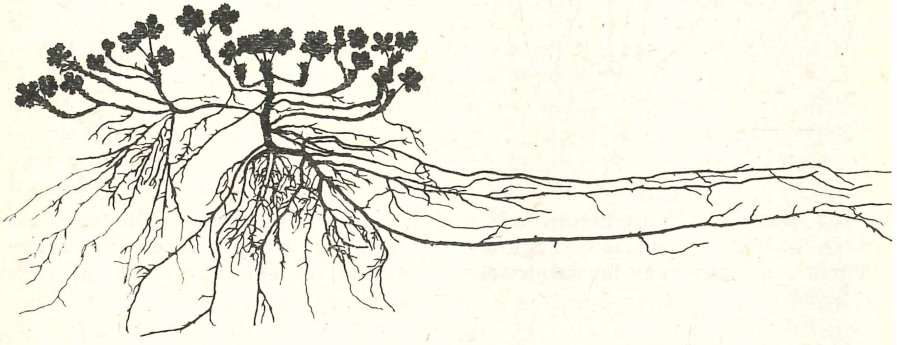


Abb. 38: *Potentilla arenaria* (Xerobrometum). Kleines, vollständiges Polster. Ausläuferartige Erweiterung. Bewurzelung unregelmäßig, z. T. an der Basis der Seitensprosse. Primärwurzel und ältere Seitenwurzeln kriechen über den Fels. pH = 7,8. Bodenprofil ähnlich Abb. 60

Am Beispiel von *Teucrium chamaedrys* läßt sich nun besonders klar erläutern, was wir unter Kriechsprossen verstehen. Diese Pflanze besitzt nämlich ein weit verzweigtes, unterirdisches Sproßsystem. Regellos entspringen an jüngeren Abschnitten aus den Achseln schuppenartiger Niederblätter Seitensprosse, welche jedoch die für Ausläufer bekannten Gesetzmäßigkeiten der Dicken- und Längenperiodizität vermissen lassen. Sie wachsen mit verlängerten Internodien verschieden weit, ehe sie, ohne ihr Verhalten wesentlich zu ändern, zur Oberfläche streben. Dort entwickeln sie sich sofort zu einem der bekannten Laubsprosse. Bewurzelt sind sie mehr oder weniger gleichmäßig auf ihrer gesamten Länge. Die für Ausläufer charakteristische Beschränkung der Bewurzelung auf die verdickten Internodien unterhalb der Blattrosette fehlt hier vollkommen. Die Kriechsprosse bleiben immer mit dem Muttersproß in Verbindung, stellen also niemals eine Form vegetativer Vermehrung dar. Sie vermögen auch aus rückwärtigen Niederblattachseln neue Kriechsprosse hervorzubringen, nicht nur aus spitzenwäts gelegenen, wie es bei Ausläufern die Regel ist. Ja sogar an älteren Sproßstücken, wo die Blattschuppen schon längst nicht mehr aufzufinden sind, können noch ruhende Knospen austreiben und das unterirdische System

erweitern. Der Gamander erneuert sich als typischer Chamaephyt jedoch auch oberirdisch aus den Achseln basaler Laubblätter. Die so entstehenden Seitenzweige wachsen aber kaum plagiotrop und bewurzeln sich auch nicht. Nun muß allerdings noch darauf hingewiesen werden, daß diese Pflanze zu den Zwergsträuchern zählt, bei denen das geschilderte Verhalten keine Besonderheit darstellt. Bei Sträuchern werden ja Seitensprosse häufig unterirdisch angelegt, man denke etwa an Rosa spinosissima, eine ebenfalls typische Steppenheidepflanze oder an die Ginsterarten, den Liguster und die Hasel.

Ungeklärt ist die Frage, warum der Gamander in der freien Hügelsteppe oder an Weinbergsmauern meist sehr dichte Rasen bildet, während er im Steppenheidewald weithinkriechend nur sehr lockere Bestände hervorbringt. Ob das Licht auf die Länge der unterirdischen Kriechsprosse einen Einfluß ausübt?

Kriechsprosse finden wir auch bei *Galium verum*. Im Gegensatz zu *Teucrium chamaedrys* bewurzeln sie sich hier vornehmlich an den Knoten. Gewöhnlich werden eine oder zwei Überknotenwurzeln angetroffen, die sich allerdings in der Regel erst später entwickeln, wenn die Blattschuppen nur noch als Reste zu erkennen sind. Intensiver bewurzelt sind die unterirdischen Seitensprossen manchmal an ihrem Ursprung, was gegenüber Ausläufern wieder ein gegenteiliges Verhalten darstellt. Im Gegensatz zu den oberirdischen Pflanzenteilen finden wir an den geophilen Sprossen nur zwei nebenblattlose Niederblätter an jedem Knoten. Auch in diesem Fall scheint der Begriff „Wurzelkriecher" nicht angebracht zu sein.

Vicia cassubica ist eine seltene Pflanze des Steppenheidewaldes, die allerdings häufig mit *V. cracca* verwechselt wird. In der Pfalz besitzt sie nur wenige Standorte. Mit Sicherheit findet man sie am Waldrand bei Wachenheim und Deidesheim. Auch diese Pflanze treibt Kriechsprosse, die miteinander verbunden bleiben und im Laufe der Jahre meterlange, unterirdische Sproßsysteme entwickeln (Abb. 39). Interessant ist es, daß die wiederum über die gesamte Länge verteilten Wurzeln häufig einen stumpfen Verzweigungswinkel aufweisen. Sie wachsen also von den horizontalen Trieben aus schräg nach vorn. Dieselbe Erscheinung wurde bei *Campanula persicifolia* beobachtet, einer Pflanze, bei der wir ebenfalls Kriechsprosse vorfinden. Die Wurzeln werden hier zunächst in Einzahl als Überknotenwurzeln angelegt und zwar so, wie wir es bereits von *C. rotundifolia* kennen. Sie brechen demnach dicht über den Achselknospen der Schuppenblätter hervor. Um die Blattachsel zu überwinden, sind die Wurzeln zunächst gezwungen, die gleiche Richtung einzuschlagen, wie ein Seitenzweig. Während sich aber bei *C. rotundifolia* die Wurzelspitze alsbald nach unten neigt, wird bei *C. persicifolia* die einmal eingeschlagene Richtung beibehalten. Auf diese Weise entsteht dann das ungewohnte Bild, daß die Wurzeln mit dem zugehörigen Sproßende einen spitzen Winkel bilden. Bei *Trifolium ochroleucum* verhalten sich die sproßbürtigen Wurzeln an den Kriechsprossen vielfach genau so. Die Internodien verkürzen sich in diesem Fall mit Beginn des orthotropen Wachstums, wie wir es von Ausläufern kennen, was auch für die beiden vorhergenannten Arten gilt. Trotzdem entsprechen die unterirdischen Triebe, die eine Länge von 15 cm erreichen können, mehr dem, was wir über Kriechsprosse gesagt haben.

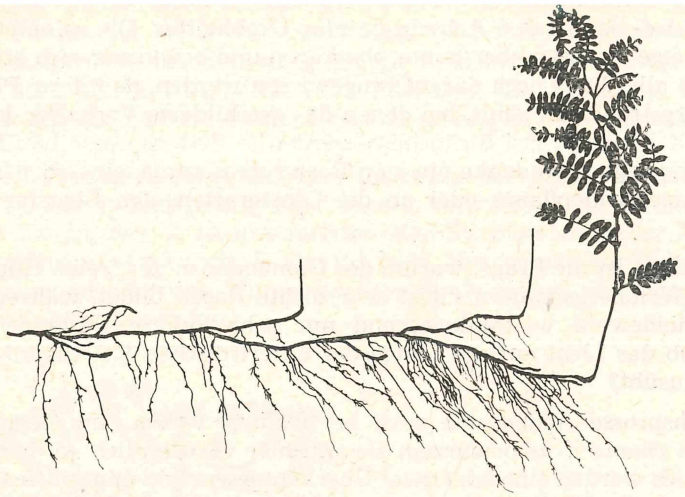


Abb. 39: *Vicia cassubica* (Steppenheidewald). Weitverzweigtes unterirdisches Sproßsystem. Weitere Erläuterungen im Text

In der Steppenheide des Untersuchungsgebietes ist *Trifolium ochroleucum* stellenweise mit *Tr. montanum* vergesellschaftet. Diese beiden Arten sind an oberirdischen Teilen manchmal nicht ganz leicht zu unterscheiden. In solchen Fällen ist es ratsam, die langen Kriechsprosse von *Tr. ochroleucum* zu beachten, die bei *Tr. montanum* gänzlich fehlen. Statt dessen besitzt diese Art eine sehr kräftige und tiefgehende Pfahlwurzel (vgl. S c h a l y t , 1950, Abb. 35).

Recht übersichtlich gestaltet sich die Bewurzelung der jungen Kriechsprosse von *Thalictrum minus*. Sie beschränkt sich nämlich vollkommen auf deren Anfang und zwar so, daß es manchmal schwer fällt zu entscheiden, ob die Wurzeln zum Mutter- oder Tochtersproß gehören. Offensichtlich ist die Fähigkeit zur homorhizen Radikation hier zunächst auf das Knospenstadium beschränkt, denn der plagiotrope Kriechsproß bleibt auf seiner gesamten Länge wurzellos. Erst die Basis der Blütentriebe vermag sich wieder zu bewurzeln, wodurch sich das Bild später etwas verwischt.

Bei *Veronica teucrium* sind die unterirdischen Verhältnisse zunächst schwer zu überschauen. Wir treffen hier auf ein Sproßsystem, das in der Regel mehrfach geknickt erscheint. Dies kommt dadurch zustande, daß die kurzen Kriechsprosse, mit deren Hilfe sich das System im Boden erneuert, stets annähernd rechtwinklig vom vorjährigen Trieb wegstreben. Außerdem wächst in der Regel trotz dekussierter Blattstellung nur eine Knospe aus, so daß sich insgesamt ein alljährlich die Richtung änderndes monochasiales System entwickelt. Merkwürdigerweise kommen hier außer den normalen, kurzen aber kräftigen Kriechsprossen auch noch andere Triebe vor. Sie bleiben sehr dünn und wachsen mit stark gestreckten Internodien ziemlich in die Länge. Ihre Funktion konnte nicht eindeutig geklärt werden.

5. Subterrane Speicherorgane

Die ausdauernden Gewächse einer natürlichen Pflanzengesellschaft müssen in unseren Breiten Reservestoffe speichern, die es ihnen nach der kalten Jahreszeit erlauben, sich von neuem zu entfalten. In der Steppenheide werden die notwendigen Vorräte auf mancherlei Weise, zumeist unterirdisch, angelegt. Zahlreiche Pflanzen speichern in ihrem bleibenden Primärwurzelsystem vielfach über dessen Gesamtheit verstreut, aber auch konzentriert in Rüben oder Pfahlwurzeln. Beispiele dieser Art sind bereits beschrieben. Darüberhinaus besitzen viele Arten Rhizome, Zwiebeln oder Sproß- bzw. Wurzelknollen als Speicherorgane.

a) Rhizome

Rhizome sind waagrecht bis senkrecht im Boden ruhende, zum Zweck der Stoffspeicherung verdickte Achsenteile. Bei der Abgrenzung des Begriffes stößt man häufig auf Schwierigkeiten. Auf der einen Seite lassen sich Rhizome nicht in allen Fällen leicht von Sproßknollen oder Zwiebeln scheiden, worauf schon Irmisch (1850, S. 259) und später Troll (1937, S. 702) hingewiesen haben, andereseits wird der Begriff bei Gräsern nicht immer definitionsgemäß verwendet. Zwar dienen auch hier die in der Erde verbleibenden Sproßteile im Verein mit den Wurzeln der Speicherung von Reservestoffen, auffällig verdickt sind sie jedoch in der Regel nicht.

Wir wollen nun an einer Reihe von Beispielen die verschiedenen Rhizomtypen kennenlernen, wie sie in den Steppenheidegesellschaften zu finden sind, zunächst aus der Gruppe der Dicotylen, sodann die Rhizome der Gräser und Seggen.

Sehr übersichtlich gestalten sich die Verhältnisse bei *Cirsium acaule* (Abb. 40 u. 41), wo man deutlich den einzelnen Jahreszuwachs erkennen kann. Die vielen drahtartigen sproßbürtigen Wurzeln dringen tief in den Boden ein, wobei die ältesten besonders stark gefördert erscheinen. Da die Erneuerung hier regelmäßig durch eine spitzenwärts gelegene Seitenknospe erfolgt, entwickelt sich das Rhizom zu einem monochasialen Sympodium. Es kann, wie Abb. 41 zeigt, sonderbare Gestalt annehmen.

Ebenfalls horizontal wächst das kurzgliedrige Rhizom von *Inula hirta*. Bei älteren Exemplaren treiben alljährlich an der Spitze mehrere aus Schuppenblättern gebildete Knospen im kurzen Bogen zu Laubtrieben aus, die dann im Steppenwald leuchtendgelbe Blütengruppen bilden. Das Rhizom besteht aus zahlreichen, kurzen Jahreszonen, die mit Sicherheit bis zu 10 Generationen zurückverfolgt werden konnten. Intensiv bewurzelt ist nur die persistierende Basis der orthotropen Sprosse.

Ein plagiotropes Rhizom, das sich sehr unregelmäßig verzweigt, kennzeichnet *Viola hirta*, eine Pflanze, die im Mesobrometum und in den Trockenge-

büschen verbreitet ist. Die Erneuerungsknospen entfalten sich ausläuferartig und bilden nach Erreichen der Oberfläche eine Rosette. Diese geht am Ende der Vegetationsperiode zugrunde, während die unterirdischen Teile erhalten bleiben. Aus Niederblattachseln treiben im folgenden Jahr wieder Erneuerungsknospen aus, die das Verhalten des Muttersprosses wiederholen. Die sproßbürtige Bewurzelung erfolgt im Gegensatz zur vorigen Art gewöhnlich nicht am diesjährigen Trieb, sondern erst aus rückwärtigen Rhizomteilen.

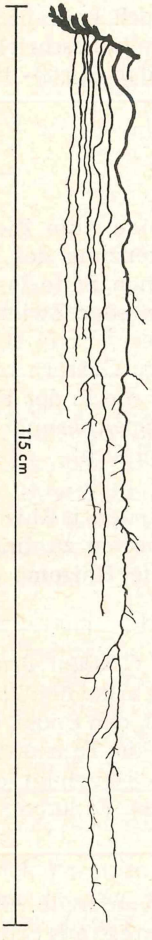


Abb. 40: *Cirsium acaule* (Mesobrometum collinum). Monochasiales Rhizom. Durch verschiedene Wurzellänge Ausnutzung mehrerer Bodenschichten.

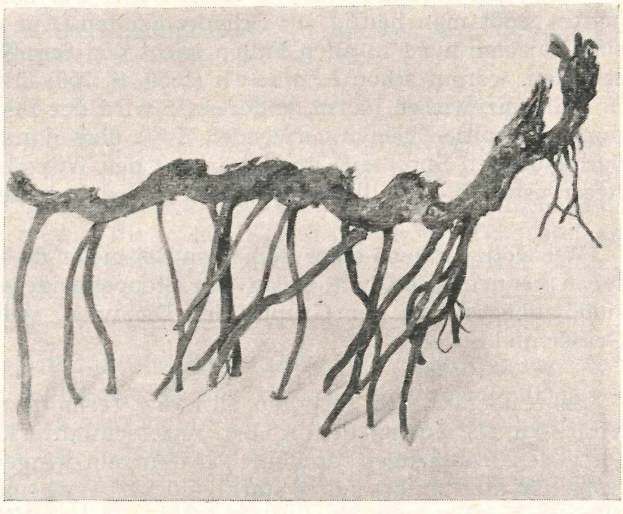


Abb. 41: *Cirsium acaule*. Achtjähriges Rhizom

Während die bisher genannten unterirdischen Sproßteile in charakteristischer Weise verdickt waren, bleiben sie bei *Prunella grandiflora* verhältnismäßig dünn; offensichtlich ist hier die Speicherfunktion auch auf die stärkeren Wurzeln übergegangen. Die plagiotrope Achse verzweigt sich anfänglich mono-, später auch dichasial. Manchmal entfalten sich aus älteren Sproßteilen ruhende Knospen.

Das System von *Senecio erucifolius* ist insofern eigenartig, als immer nur 2 Generationen an seinem Aufbau beteiligt sind. Bereits im Herbst treiben aus der Basis der Blütentriebe mehrere Knospen aus. Sie wachsen wie Ausläufer 4—8 cm horizontal und erstarken dabei bis zu einem Durchmesser von 2 cm. Gleichzeitig brechen auf der gesamten Länge Wurzeln hervor. Erst im folgenden Jahr entwickelt sich ein Blütentrieb. Bis dahin ist der Muttersproß bereits weitgehend ausgezehrt und abgestorben, so daß sich manchmal die Tochtertriebe schon vor der Blütezeit zu isolieren vermögen. Interessant ist das Bild, das sich stets an der Basis der Laubsprosse ergibt. Mindestens eine Erneuerungsknospe wächst, wie bei Rhizomen üblich, plagiotrop nach vorn. Doch finden wir hier immer auch solche, die seitlich austreiben und dabei mit dem Muttersproß einen Winkel von 90 Grad bilden.

An den meist monochasialen Rhizomen von *Trifolium rubens* fällt die Art der Radikation auf. In der Regel fanden wir hier pro Jahrestrieb nur eine einzige Wurzel, die steil in die Tiefe strebt. Bleibend verzweigt sie sich höchst selten. Besonders die älteste Wurzel des Rhizoms vermag dadurch leicht eine Pfahlwurzel vorzutäuschen. Sie konnte bis in eine Tiefe von 1,20 m verfolgt werden.

Ein ebenfalls horizontales, sich in der Regel aber dichasial verzweigendes Rhizom begegnet uns bei *Geranium sanguineum*. Ein 1964 freigelegtes Exemplar ließ sich 11 Generationen zurückverfolgen, ehe die absterbende Zone erreicht war (Abb. 42). Die einzelnen Abschnitte wurden durchschnittlich 10 cm lang. Dadurch ergibt sich insgesamt ein weitverzweigtes Rhizom, dessen Äste meterlang werden können. Hätte es sich vollkommen ungestört entwickelt, müßten zu dem 11 Jahre alten Individuum mehr als 1000 Laubsprosse gehören. Allerdings fallen immer wieder einzelne Seitenäste des unterirdischen Sproßsystems Umwelteinflüssen zum Opfer oder werden in

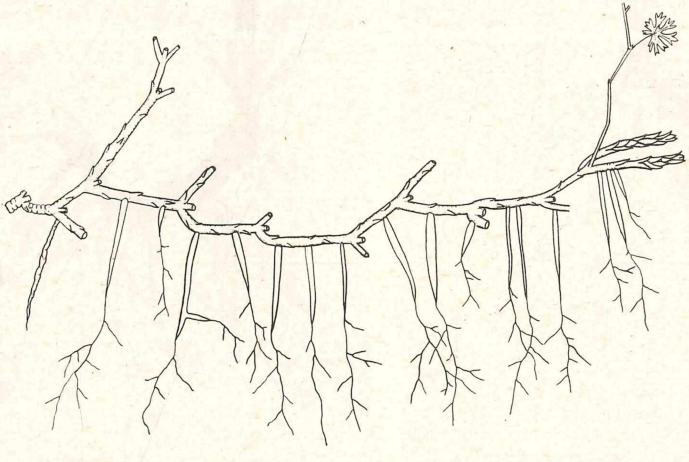


Abb. 42: *Geranium sanguineum* (Mesobrometum alluviale). Dichasiales Rhizom mit Speicherwurzeln. Zwecks besserer Übersicht wurden viele Wurzeln und an jeder Verzweigung ein Seitentrieb entfernt. Am hinteren Ende sind 2 Generationen und eine Speicherwurzel bereits abgestorben

ihrer Entwicklung gehemmt. Dennoch ist es hier allein die Wuchsform, welche die bekannte Teppichbildung dieser Art ermöglicht, zumal manchmal auch mehr als zwei Niederblattknospen austreiben. Zu erwähnen ist noch, daß die Stoffspeicherung nicht ausschließlich dem Rhizom eigen ist, sondern teilweise auch den Wurzeln zukommt (s. Seite 63).

Haben wir bisher nur solche Arten betrachtet, deren unterirdische Achsenteile waagrecht orientiert sind, so wollen wir nun einige Beispiele mit schief oder senkrecht lagernden Rhizomen kennenlernen.

Sowohl im pfälzischen Steppenwald als auch im Halbtrockenrasen der Kalkhügel treffen wir verschiedentlich auf die weißen Blütensträuße von *Chrysanthemum corymbosum*. Das kräftige, kurze Rhizom (Abb. 43) liegt zumeist etwas schräg im Boden, während die Erneuerungsknospe steil nach oben strebt. Die Laubsprosse gehen alljährlich fast vollständig zugrunde. Lediglich die bewurzelte Basis verlängert das Rhizom geringfügig. Dadurch kommt die außerordentlich kurzgliedrige Grundachse zustande, wie wir sie in gleicher Weise auch bei *Leontodon hispidus* antreffen (Abb. 45).

Etwas steiler orientiert sich das ebenfalls kurze Rhizom von *Inula conyza*, das abweichend von der Regel nicht am rückwärtigen Ende allmählich abstirbt, sondern häufig ein schwaches Primärwurzelsystem beibehält. Das in der Abbildung 44 dargestellte Exemplar krümmt sich bogenförmig nach oben, was jedoch als Ausnahme anzusehen ist. Erst in seinem vorderen Teil nimmt das Rhizom die für die Art typische Lage ein.

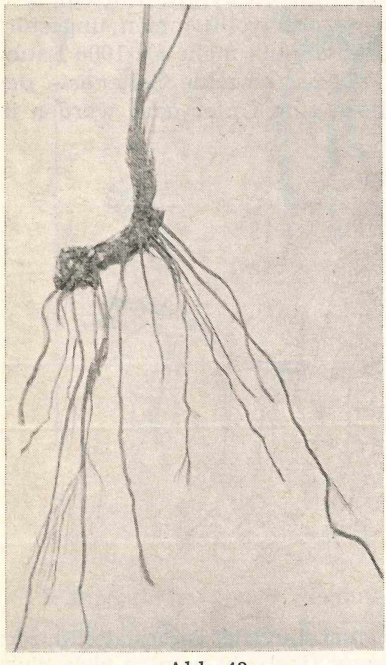


Abb. 43:
Chrysanthemum corymbosum (Mesobrometum coll.) Schiefliegendes Rhizom

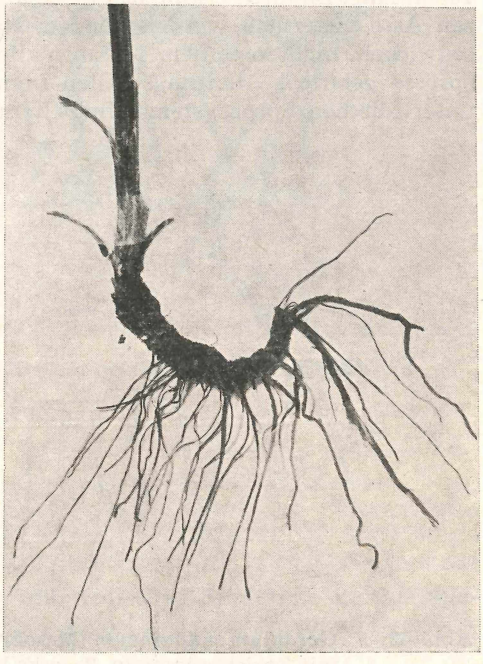


Abb. 44:
Inula conyza (Steppenheidewald) Schiefliegendes Rhizom

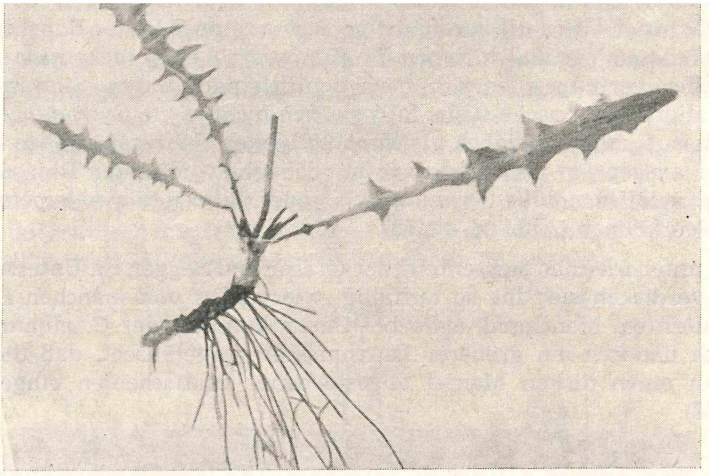


Abb. 45: *Leontodon hispidus* (Mesobrometum collinum). Schief liegendes Rhizom.

An Vertikalrhizomen läßt sich besonders gut die Funktion der Zugwurzeln beobachten, die durch Längskontraktion die senkrecht im Boden orientierte Sproßachse jährlich um den gleichen Betrag in die Tiefe ziehen, wie sie an Länge zugenommen hat. In der Steppenheide trifft man verschiedene Beispiele dieser Art an.

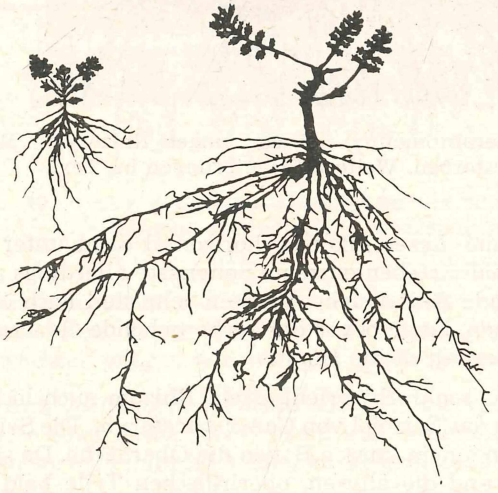


Abb. 46:
Achillea nobilis (Xerobrometum). Vertikalrhizom mit intensiver Bewurzelung. Links: Jungpflanze



Abb. 47:
Primula veris (Mesobrometum alluviale). Vertikalrhizom mit intensiver Bewurzelung

Bei jüngeren Exemplaren von *Aster amellus* finden wir manchmal unterhalb des kurzen, aufrechten Rhizoms noch die Primärwurzel. Bedeutung erlangt aber hier allein die sproßbürtige Bewurzelung. In der Regel ist jedoch auch bei diesen Vertikalrhizomen die Keimwurzel nicht mehr nachzuweisen. Anfänglich verjüngen sie sich noch deutlich nach unten. Sind sie jedoch maximal erstarkt, wachsen sie, falls sie sich nicht in ein System von Seitenzweigen aufspalten, ziemlich gleichmäßig weiter. Jahresabschnitte sind hier weniger ausgeprägt als bei horizontal oder schief liegenden Rhizomen, was wir bei *Achillea nobilis, Primula veris* oder *Filipendula hexapetala* leicht feststellen können (Abb. 46, 47, 58).

Die unterirdischen Achsenteile der Gräser und Seggen im Untersuchungsgebiet verdicken sich nie so auffällig, wie wir es von manchen Dicotylen kennenlernten. Manchmal, etwa bei *Carex humilis* oder *C. montana,* wird lediglich dadurch ein größerer Durchmesser vorgetäuscht, daß die Sproßachse in einen dicken Mantel abgestorbener Blattscheiden eingehüllt ist (Abb. 48).

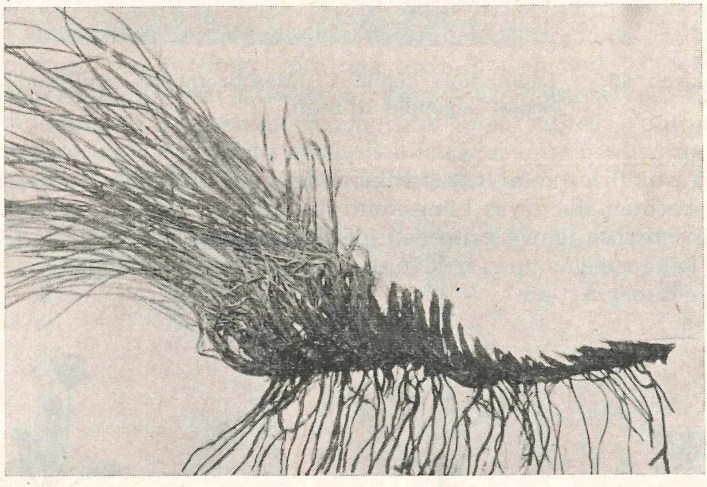


Abb. 48: *Carex humilis* (Xerobrometum). 15 cm langer Rhizomast. Rückwärtige Teile abgestorben. Weitere Erläuterungen im Text

Zumeist liegen die Rhizome dieser Pflanzen horizontal dicht unter der Oberfläche. Bei *Phleum phleoides* stehen einzelne Seitenäste allerdings auch aufrecht. Neu sich entwickelnde Seitentriebe wachsen sehr steil nach oben. Da sie in großer Zahl entstehen, lange bevor die vorhergehende Generation zugrunde geht, treffen wir hier auf dichte Horste.

Daß jedoch bei schief oder senkrecht orientiertem Rhizom auch lockere Horste möglich sind, zeigt uns das Beispiel von *Carex ericetorum.* Die Seitenäste erreichen als Ausläufer in einem kurzen Bogen die Oberfläche. Da sie in geringer Zahl angelegt sind und die älteren, oberirdischen Teile bald absterben, ergibt sich daraus die charakteristische Wuchsform dieser Pflanze, auf die an anderer Stelle schon hingewiesen wurde (S. 46). Durch diesen Aufbau entsteht ein weitaus übersichtlicheres Rhizom, als es bei Horstpflanzen zu erkennen ist.

In der Regel finden wir bei den Gräsern und Seggen in der Steppenheide nur sympodiale Rhizome, die sich meist stark verzweigen. Sie erweitern sich mit Hilfe von unterirdischen Achselknospen, die sich stest zu fertilen oder sterilen Laubsprossen entwickeln. Lediglich *Carex praecox* macht eine Ausnahme. Bei dieser Segge wächst nämlich die Grundachse monopodial, d. h. ihre Gipfelknospe strebt nie zur Oberfläche, sondern verlängert kontinuierlich die plagiotrope Grundachse (Abb. 49). Laubsprosse gehen daran aus Achselknospen hervor. Sie verzweigen sich mehrmals an der Basis, so daß an der Oberfläche immer kleine Sproßgruppen zur Entfaltung gelangen. Sie sind unterirdisch durch kürzere oder längere Rhizomabschnitte, an denen die Achselknospen in Ruhe verharren, voneinander getrennt.



Abb. 49: *Carex praecox* (Mesobrometum alluviale). Teil des monopodialen Rhizoms, das meterlang werden kann

Übersichtliche sympodiale Sproßsysteme findet man naturgemäß bei jenen Arten, deren Grundachsen mit langen ausläuferartigen Abschnitten zu wachsen pflegen wie etwa bei *Carex flacca* (s. Seite 46).

Außerordentlich bezeichnend für die Steppenheide sind die dichten Horste einer Reihe von Gräsern und Seggen. Ihre unterirdischen Wuchsverhältnisse sollen im folgenden kurz dargestellt werden.

Leicht zu überblicken ist das Rhizom von *Andropogon ischaemum*. Diese Pflanze wird heute in der Pfalz nur noch sehr selten im Xerobrometum und Mesobrometum alluviale angetroffen. Dort entwickelt sie ein gut ausgeprägtes, plagiotropes Rhizom, das sich vielfach verzweigt. In Abb. 50 ist ein

einzelner Ast dargestellt. Die Erneuerung erfolgt durch kurze, anfangs horizontal wachsende Seitensprosse. Diese sind mit wenigen drahtartigen Wurzeln besetzt; häufig bleiben an einem Jahresabschnitt nur deren zwei erhalten. Sie erstarken jedoch ansehnlich und verankern die Pflanze im Substrat recht gut. Die an den untersten Knoten der orthotropen Laubsprosse etwas zahlreicher hervorbrechenden Wurzeln gehen fast alle mit ihnen wieder zugrunde.



Abb. 50:
Andropogon ischaemum (Mesobrometum alluviale). Rhizomast mit wenigen, kräftigen Wurzeln



Abb. 51:
Melica transsilvanica (Xerobrometum). Plagiotroper Rhizomast, intensiv bewurzelt

Eine Pflanze, die manchmal im Trockenwald, häufiger aber im pfälzischen Xerobrometum auftritt und bereits im zeitigsten Frühjahr erblüht, ist *Carex humilis*. Ihr dichter, polsterartiger Wuchs und ihre überaus intensive Bewurzelung verhindern ein Eindringen anderer Arten in diesen Lebensbereich. Die einzelnen aufrechten Sprosse gehen wiederum auf zumeist unterirdisch angelegte Achselknospen zurück, die in einem leichten Bogen

steil nach oben wachsen. Sie verzweigen sich dabei mehrmals, so daß aus einer Erneuerungsknospe immer ein ganzes Sproßbüschel hervorgeht. Dieses bleibt einige Jahre am Leben, wobei lediglich die Blätter allmählich verhärten und von der Spitze her absterben. Immer wieder gelangen an der Basis neue Knospen zur Entfaltung, die den Horst nach außen erweitern. Aber auch im Innern eines Büschels wird jeder sich bietende Raum intensiv ausgenutzt. Einzelne Rhizomäste ließen sich 15 cm weit zusammenhängend aus den zahllosen Verzweigungen isolieren. Ein solcher ist in Abb. 48 dargestellt. Man sieht, wie er von hinten her allmählich abstirbt. Über eine Länge von 10 cm sind die oberirdischen Teile bereits zugrunde gegangen. In der lebenden Zone erkennt man jedoch, wie dicht die orthotropen Sprosse aufeinander folgen. Jedes Rhizomstück verzweigt sich zudem noch vielfach. Die einzelnen Äste liegen fest aneinandergepreßt im Boden. Dies alles führt zu der bereits geschilderten Wuchsform. Der Horst ist sehr intensiv bewurzelt. Isoliert man jedoch einen Trieb (Abb. 31), so ist selten mehr als eine einzige, reich verzweigte Wurzel daran zu finden, die über einen halben Meter in die Tiefe vordringen kann. Die große Zahl der zu einem Individuum gehörenden aufrechten Sprosse macht jedoch die insgesamt reiche Bewurzelung verständlich.

Das in Abbildung 51 dargestellte Rhizomstück von *Melica transsilvanica* ist wiederum ein Seitenast eines weitverzweigten Systems. Die Reste der aufrechten Pflanzenteile sowie weitere blühende und sterile Triebe sind der Übersicht halber entfernt. Die Basis der orthotropen Sprosse ist etwas verdickt, wodurch das Rhizom ein perlschnurähnliches Aussehen erhält. Manchmal, vor allem an feuchteren, ruderal beeinflußten Stellen, erreichen die geophilen Sproßabschnitte eine Länge von 2 cm. In der trockenen Steppenheide bleibt das Rhizom in der Regel ziemlich kurzgliedrig. Die einzelnen Äste liegen jedoch nicht so dicht aneinander wie bei der vorigen Art, wodurch auch oberirdisch eine etwas gelockerte, manchmal rasenartige Wuchsform zustande kommt. Die Bewurzelung ist hier derart intensiv, daß ein dichter Filz entsteht, in den die Wurzeln benachbarter Pflanzen kaum einzudringen vermögen.

Dichte Horste bilden auch drei im Gebiet vorhandene Stipa-Arten. Die einzelnen Äste des wiederum stark verzweigten Rhizoms werden jedoch nur 2—3 cm lang, was die Ausdehnung der Horste in charakteristischer Weise begrenzt (Abb. 52). Im übrigen läuft das Wachstum in der bei *Carex humilis* geschilderten Weise ab, mit der Ausnahme, daß die einzelnen orthotropen Sproßgruppen an der Basis viel stärker bewurzelt sind (Abb. 53). Die zahlreichen kurzen, in der Regel etwas schief liegenden Rhizomäste entfernen sich vom Mittelpunkt des Horstes gleichmäßig nach allen Seiten, wodurch ein kreisförmiger Umriß zustande kommt (zentrifugales Wachstum, nach T r o l l 1937 I, 1 S. 685). Infolge der starken Verzweigung und reichen Bewurzelung sind auch diese Horste ober- und unterirdisch geschlossen. Die rückwärtigen, absterbenden Rhizomteile werden im Zentrum der Pflanze nach oben oder unten weggedrückt. Die entstehenden Lücken füllen sich alsbald wieder mit jungen Trieben. Manchmal widerstehen die abgestorbenen Reste eine zeitlang dem Druck von außen und bilden im Innern eine tote Insel, die von einem dichten Kranz lebender Sprosse eingeschlossen ist. Der Horst erscheint in solchen Fällen leicht aufgelockert. An dem auf der Abbil-

dung 55 dargestellten Exemplaren von *Stipa joannis* mußte zur Verdeutlichung der eben geschilderten Verhältnisse ein Horst angeschnitten werden. In der Mitte sind die toten Sproßteile zu erkennen.

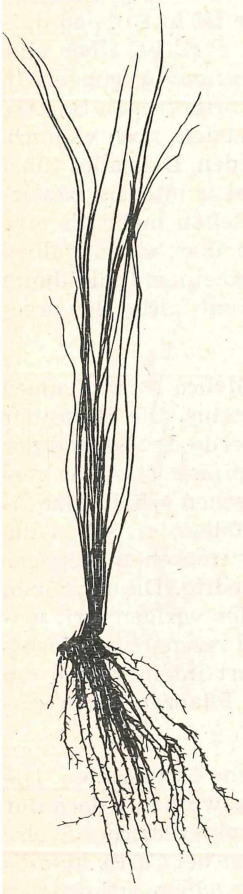


Abb. 52:
Stipa capillata (Xerobrometum) Kurzer Rhizomast



Abb. 53:
Stipa capillata. Einzelner Trieb



Abb. 54:
Koeleria gracilis. Isolierte Sproßgruppe eines Horstes

Grundsätzlich gleichen Aufbau weisen andere den pfälzischen Trockenrasen kennzeichnende Steppengräser auf, wie etwa *Koeleria gracilis* (Abb. 54), *Festuca vallesiaca* und *bromus erectus* (vgl. B o r n k a m m 1958, Abb. 17).

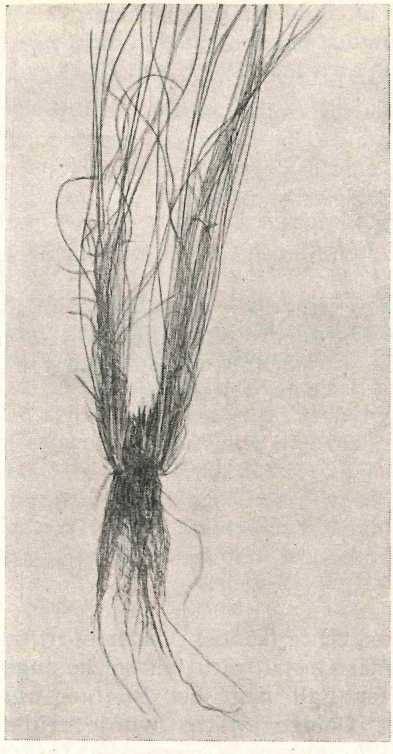


Abb. 55:
Stipa joannis (Mesobrometum alluviale) Älterer Horst. Vordere und rückwärtige Teile entfernt. Im Innern abgestorbene Reste.

Die zuletzt genannte Art, die auch aufgelockerter bewurzelt ist, kann dadurch zu rasenartigem Wachstum überleiten, daß die unterirdisch angelegten Knospen in einem etwas weiteren Bogen, als sonst bei Horstgräsern üblich, zur Oberfläche streben. Ähnlich verhält sich *Festuca cinerea.*

Bei *Koeleria gracilis,* manchmal auch bei *Festuca duvalli,* findet man merkwürdige, ausläuferartige Bildungen, die zumeist im dichten Faserpelz alter Blattscheiden verborgen bleiben. Aus einer Knospe geht zunächst ein dünnes, fadenartiges Sproßinternodium hervor, das etwa 1 cm lang wird. Erst der nächste Knoten verdickt sich normal und bildet die eigentliche Basis eines neuen Laubtriebes. Er erweckt den Eindruck, auf einem dünnen Stielchen zu sitzen. Diese Erscheinung ist bei den genannten Arten allerdings nur unregelmäßig zu beobachten.

Den unterirdischen Wuchsverhältnissen der Gräser wurde deshalb ein derart breiter Raum zugewiesen, weil sie bisher offensichtlich stark vernachlässigt worden sind. In der Literatur sind jedenfalls genauere Angaben kaum aufzufinden.

b) Knollenbildungen (Sproß- und Wurzelknollen)

Wenn die Verdickung an unterirdischen Sproßteilen sich nicht wie bei einem Rhizom über mehrere Jahresabschnitte ausdehnt, sondern nur auf wenige Internodien, so entstehen Knollenbildungen. Ein bekanntes Beispiel ist der im Mesobrometum häufige knollige Hahnenfuß, bei dem alljährlich die basalen Sproßinternodien zu einer Knolle anschwellen, mit deren Hilfe die Pflanze den Winter überdauert und sich erneuert.

Lathyrus montanus ist zwar keine Steppenheidepflanze. Sie kommt jedoch häufig am Rand unserer Trockenwälder vor, dort wo der Boden bereits saure Reaktion zeigt. Sie wird deshalb erwähnt, weil in der Literatur hier verschiedentlich von Wurzelknollen gesprochen wird (O b e r d o r f e r 1962, S. 566). In Wirklichkeit schwellen bei *Lathyrus montanus* ausnahmslos nur Knoten der unterirdisch plagiotrop wachsenden Sproßteile an (Abb. 56). Auch bei *Carex flacca* ist dieses Verhalten angedeutet. Echte Wurzelknollen

finden wir in der Steppenheide bei einigen Orchideen (*Ophrys*-Arten, *Orchis purpurea, O. militaris* u. a.). Sie sind hinlänglich bekannt, so daß nicht näher darauf eingegangen werden muß (vgl. I r m i s c h 1850, W e b e r 1936, T r o l l 1937 u. a.).

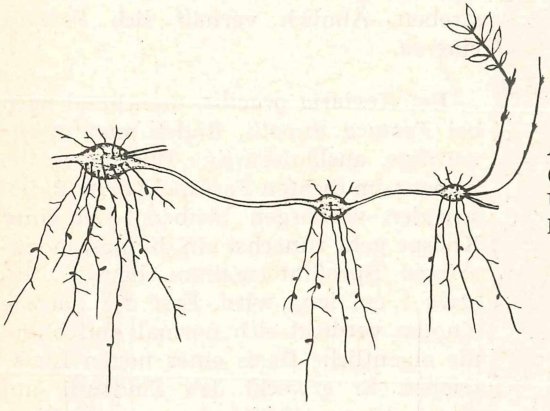


Abb. 56: *Lathyrus montanus* (Rand des Steppenwaldes). Unterirdisches Sproßstück mit knollenartigen Knoten

Im Bereich primärer Wurzelsysteme sind echte Knollen bisher nicht beschrieben. Rüben können selbst bei kugeliger Gestalt nicht als solche angesprochen werden. Ein etwas zweifelhafter Fall liegt bei *Bunium bulbocastanum* vor. Dieses einkeimblättrige Doldengewächs wurde früher wegen seiner schmackhaften Knollen als Wurzelgemüse verwendet. In den Steppenheiden um Bad Dürkheim findet man es heute noch. Ältere Exemplare enden immer mit der Knolle. Die Primärwurzel ist nur an Keimlingen vorhanden und wird bereits im ersten Jahr zurückgebildet. Bis dahin ist an der Sproßbasis bereits ein kleines weißes Knöllchen entstanden, aus dem zahlreiche dünne Seitenwurzeln entspringen. Über seine Entstehung scheint noch keine eindeutige Klarheit zu herrschen. I r m i s c h , dem wir eine ausführliche Schilderung der Bunium-Keimpflanze verdanken (1854, S. 47—52), ist der Ansicht, daß nur der Abschnitt zwischen Keimblatt und Primärwurzel, also das Hypocotyl, anschwillt. T r o l l (1937 I, 1, S. 753) spricht hier ebenfalls von einer Hypocotylknolle. H a c c i u s (1952, S. 486) glaubt jedoch, daß außer der Keimachse auch die Basis der Primärwurzel mehr oder minder in das Speicherorgan einbezogen wird, was wir nach unseren Untersuchungen ebenfalls für wahrscheinlich halten. Dies hätte die Buniumknolle dann mit Rüben gemeinsam, was jedoch noch einer Bestätigung durch genaue Beobachtungen der Entwicklung bedarf.

Ältere Knollen von Bunium, deren Durchmesser 2 cm betragen kann, ruhen 4—6 cm tief im Boden. Sie gelangen nicht durch Wurzelkontraktion dorthin, sondern durch positiv geotrope Streckung des Kotyledonarstiels, wie H a c c i u s (1952) es zeigen konnte. Die alljährliche Erneuerung der Pflanze erfolgt aus Achselknospen, die unmittelbar über dem Speicherorgan an der vorjährigen Sproßbasis angelegt werden. Neben Stärke wird in der Knolle auch noch Öl gespeichert, das im mikroskopischen Bild in stark lichtbrechenden Tröpfchen sichtbar wird.

c) Speicherwurzeln

Im Gegensatz zu den Knollen, die ausschließlich der Lagerung von Reservestoffen dienen, haben Speicherwurzeln zwei Funktionen zu erfüllen. Sie besorgen aus dem Boden Wasser und Nährsalze und speichern in besonderen Abschnitten Vorräte. Dabei handelt es sich durchweg um sproßbürtige Wurzeln, die wiederum verschiedenen Typen zugeordnet werden können (vgl. Troll 1943 I, 3 S. 2634 f.). Die in der Steppenheide aufgefundenen Möglichkeiten sind in Abbildung 57 schematisch zusammengefaßt.

Bei *Senecio erucifolius* ist lediglich der proximale Abschnitt der Wurzeln etwas verdickt (a). Erheblich länger ist der verdickte Abschnitt an den Wurzeln von *Geranium sanguineum, Lathyrus niger* und *Dictamnus albus* (c—e). Die Speicherzone ist besonders bei *Geranium sanguineum* gut entwickelt und sehr deutlich gegen das fadenförmige Ende der Wurzel abgesetzt. Auf Querschnitten fällt auf, daß insbesondere die Rinde stark verdickt ist, was auch Weber (1936, S. 250) an den Speicherwurzeln verschiedener Ranunculaceen feststellte. Beim Diptam, dessen Speicherwurzeln schon Naumann (1932, S. 332) beschrieben hat, konnten allein in den großen parenchymatischen Rindenzellen Stärkekörner und Öltropfen nachgewiesen werden.

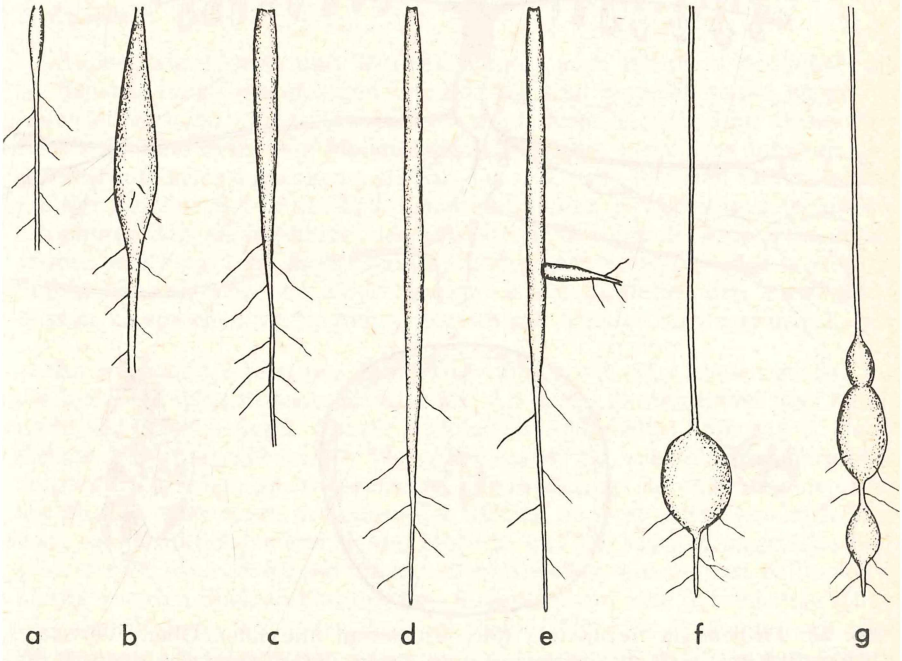


Abb. 57: Speicherwurzeln im Schema; a: *Senecio erucifolius,* b: *Cirsium tuberosum,* c: *Geranium sanguineum,* d: *Lathyrus niger,* e: *Dictamnus albus,* f und g: *Filipendula hexapetala*

Weiterhin neigen diese Wurzeln dazu, lediglich im distalen Teil stärker verzweigt zu sein. Zwar können in der Speicherzone ebenfalls Seitenwurzeln ersten und zweiten Grades auftreten; doch sind sie verhältnismäßig selten, manchmal fehlen sie sogar vollständig. Wenn der Speicherteil sich bleibend verzweigt, wiederholt die Seitenwurzel in der Regel das Verhalten der Mutterwurzel, indem sie sich in die beiden Zonen gliedert. Während bei *Lathyrus niger* und *Geranium sanguineum* sämtliche sproßbürtige Wurzeln sich in der geschilderten Weise differenzieren, scheinen beim Diptam auch reine Nährwurzeln vorzukommen.

Cirsium tuberosum trifft man im Mesobrometum alluviale an. Im Vergleich mit den vorhergenannten Arten beobachten wir bei dieser Pflanze einen kürzeren Speicherteil an der Basis der Wurzeln, der aber stärker verdickt ist (Abb. 57 b). Man kann hier, nach W e b e r (1957, S. 187 f.), auch von Proximalknollen sprechen. Eine noch weiter verkürzte knollenförmige Speicherzone beobachten wir bei *Filipendula hexapetala* (Abb. 57 f und g). Der verdickte Abschnitt findet sich hier im allgemeinen nicht an der Basis, wie bei den bisherigen Arten, sondern in der Mitte oder dem Ende der Wurzel genähert. Nach T r o l l (1937, S. 2636) könnte man von einer interrupten Wurzelverdickung sprechen, die zwischen distalen und proximalen Anschwellungen vermittelt. Sie kann noch 20 cm vom Rhizom entfernt angelegt werden (Abb. 58). Häufig folgen mehrere Verdickungszonen, die auch

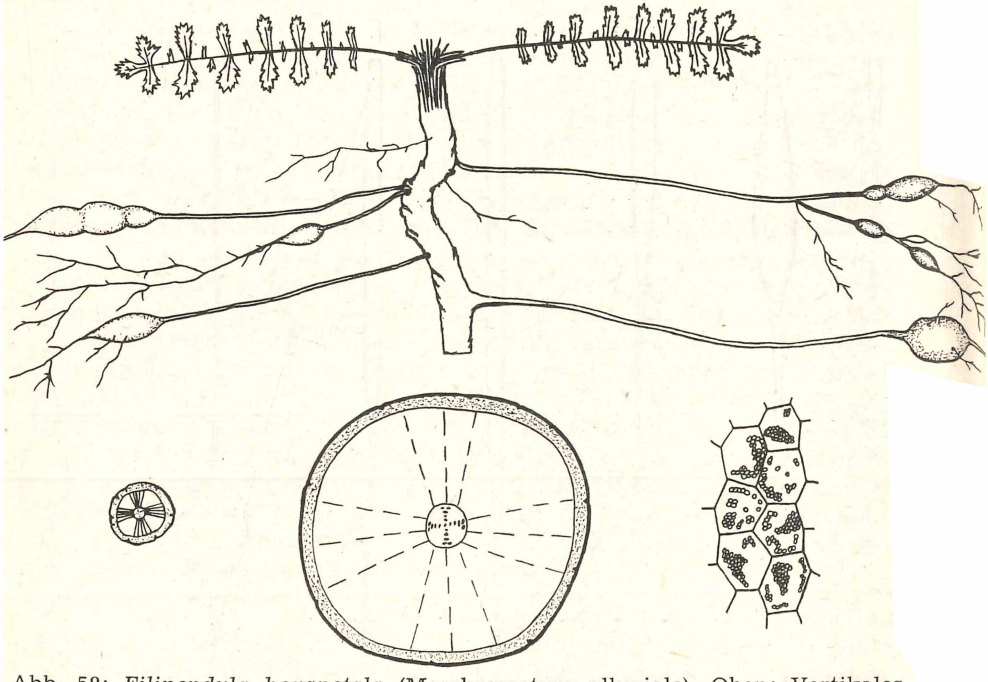


Abb. 58: *Filipendula hexapetala* (Mesobrometum alluviale). Oben: Vertikales Rhizomstück mit einigen Speicherwurzeln. Links unten: Querschnitt durch den Nährteil einer Wurzel, Gefäße in vier Strängen dicht beisammen. Unten Mitte: Querschnitt durch die verdickte Zone. Zentralzylinder stark verdickt. Gefäße aufgelockert. Secundäre Rinde (punktiert) schwach entwickelt. Rechts unten: Einige Zellen aus dem Parenchym des Holzteils mit Stärkekörnern

durch dünnere Wurzelteile voneinander getrennt sein können. Auch an Seitenwurzeln erster Ordnung entstehen die ausdauernden, knollenartigen Gebilde. Die Verzweigungszone beginnt zumeist erst hinter den Speicherorganen, während der Verbindungsstrang zum Rhizom gewöhnlich der Seitenwurzeln entbehrt.

Auf Querschnitten (Abb. 58) erkennt man sofort, daß hier nicht das Rindengewebe die Assimilate speichert, wie es beim Diptam oder dem Knollenkümmel vornehmlich geschieht, sondern das Parenchym des Holzteiles, worauf schon S e i g n e t t e (1889, S. 527) hingewiesen hat. In den der Ernährung dienenden dünnen Wurzelteilen sind die Gefäße regelmäßig in vier breiten Strängen angeordnet und dicht von Festigungselementen umgeben. Vom kleinzelligen Parenchym setzen sie sich deutlich ab. Im Zentrum ist manchmal noch ein tetrarches Primärbündel zu sehen. Diese klare Anatomie wird in den knollenartigen Verdickungen dadurch stark verwischt, daß das Parenchym des Zentralzylinders fast den gesamten Raum ausfüllt. Das secundäre Xylem löst sich in einzelne Gefäße auf; Steinzellen liegen in kleinen Gruppen inselartig verstreut im Grundgewebe. Dieses besteht aus großen, dünnwandigen Zellen, die besonders im Herbst prall mit kleinen Stärkekörnern angefüllt sind; dazwischen fallen zahlreiche, ansehnliche Kristalldrusen auf. Das Speichergewebe endet an dem deutlich sichtbaren Kambiumring. Die secundäre Rinde ist verhältnismäßig schwach entwickelt.

d) Zwiebeln

Außer Achsenteilen und Wurzeln können auch Blätter unterirdisch zur Stoffspeicherung herangezogen werden. Sie sind dann ebenfalls ganz oder teilweise verdickt und zu Zwiebeln vereint. Kennzeichnend ist dieses Verhalten für eine Reihe von Monocotylen-Gattungen, besonders aus dem Verwandtschaftskreis der Liliengewächse. Da sich diese Pflanzen immer wieder aus der Zwiebel tief in der Erde erneuern, stellen sie typische Beispiele für Geophyten dar; sie jedoch bei der Lebensform der Knollengeophyten einzuordnen (K n a p p 1958, S. 72), halten wir für unzweckmäßig. Man wird nicht umhin können, hier von einer eigenen Gruppe, nämlich den Zwiebelgeophyten, zu sprechen, da sie morphologisch mit Knollen nichts gemein haben.

Im trockenen Boden des Xerobrometums trifft man immer wieder auf die Zwiebeln verschiedener Laucharten. An Keimpflanzen findet man häufig noch die Primärwurzel. Später ist die Zwiebelscheibe immer mit einem dichten Kranz sproßbürtiger Wurzeln besetzt. So wie die Speicherblätter ausgezehrt werden, stirbt die kurze, scheibenartige Sproßachse von unten her ab. Die toten Reste, vor allem der Blätter, besitzen allerdings auch dann noch eine Funktion, indem sie das lebende, mit Nährstoffen angefüllte Zentrum der Zwiebel schützend umschließen. Sie lösen sich bei den Alliumarten häufig von den Speicherblättern und bilden sodann eine blasenartige Hülle. Die abgestorbene Zone der Zwiebelscheibe läßt sich zusammen mit den Wurzelresten leicht von dem lebenden Teil trennen (Abb. 32). In den Achseln der fleischigen Blätter sitzen häufig kleine Brutzwiebeln. Bei *Allium rotundum* sind sie rot gefärbt und auffällig gestielt. Bei *A. sphaerocephalum* erreichen diese Stielchen nicht selten eine Länge von 5 cm, auf ihnen befinden sich in diesem Fall seitlich gekielte, weiße Brutzwiebeln.

Meist liegen diese Organe unter alten Blattresten verborgen dicht an der Mutterzwiebel. Freie und sehr kurz gestielte Brutzwiebeln finden wir dagegen bei *Muscari neglectum,* eigenartigerweise wachsen sie hier waagerecht nach der Seite, ja sie können sogar schräg nach unten orientiert sein.

An den großen, eiförmigen Zwiebeln von *Muscari comosum* fehlten entsprechend entwickelte Seitenknospen fast durchweg. Doppelzwiebeln weisen jedoch darauf hin, daß vegetative Vermehrung auch hier nicht unmöglich ist.

Bei manchen Gräsern beobachtet man an der Basis der orthotropen Sprosse zwiebelartige Verdickungen, die jedoch in der Regel auf zahlreiche abgestorbene Blattreste zurückzuführen sind. Das Beispiel von *Poa bulbosa,* auf das schon T r o l l (1937 I, 1, S. 797) hinweist, zeigt, daß bei den Gramineen auch echte Zwiebelbildung möglich ist. Sie wird dadurch erreicht, daß sich einige Niederblätter im basalen Bereich verdicken. Abgestorbene Blattscheiden umgeben die so entstandene kleine Zwiebel (Abb. 59). Man erkennt, daß nur 3—4 an der Basis deutlich angeschwollene Blätter die Schuppenzwiebel bilden. Sie sind um den Mittelnerv gefaltet. Die verdickte Zone ist scharf begrenzt und erstreckt sich keinesfalls auf die gesamte Scheide, was in Abbildung 59 deutlich aus der Lage der Ligula hervorgeht. Auch nimmt das Speichergewebe nicht immer die ganze Breite des Blattgrundes ein, sondern ist auf mediane oder seitlich gelegene Bezirke beschränkt. *Poa bulbosa* ist also ein typischer Geophyt, worauf bereits V o l k (1930/31, S. 141) hingewiesen hat, was aber selbst in neuerer pflanzensoziologischer Literatur nicht immer beachtet wird.

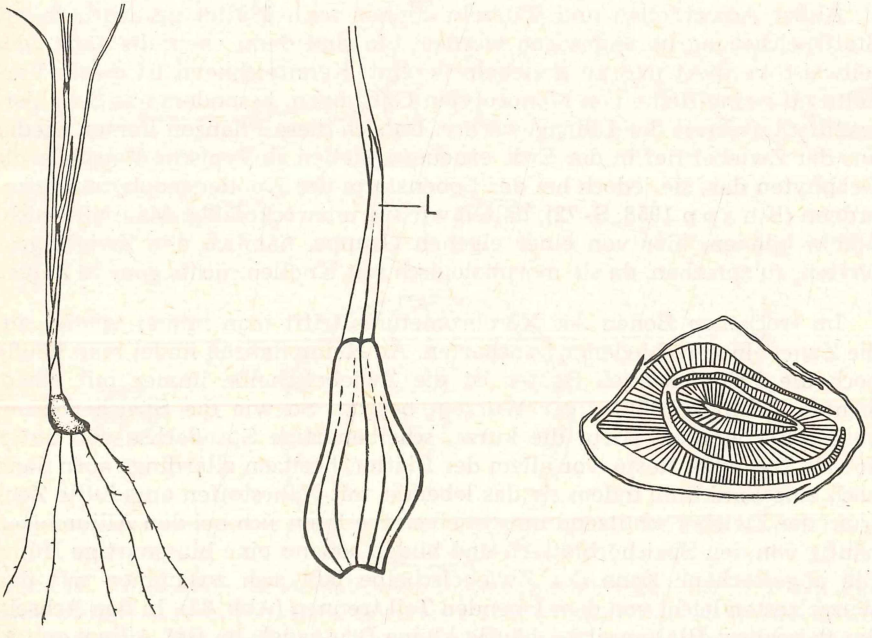


Abb. 59: *Poa bulbosa* (Xerobrometum). Zwiebelbildung an der Basis der orthotropen Sprosse. Links: Übersicht. Mitte: Einzelnes Blatt mit verdickter Basis. Blatt normalerweise um den Mittelnerv gefaltet, hier zwecks besserer Übersicht ausgebreitet. L = Ligula. Rechts: Zwiebelquerschnitt

B

Vergesellschaftung der unterirdischen Pflanzenteile

Nachdem bisher zahlreiche Einzelpflanzen unter den verschiedensten Gesichtspunkten zur Darstellung gelangt sind, soll nun an einigen Beispielen gezeigt werden, wie die unterirdischen Pflanzenteile sich in der Gemeinschaft verhalten, wie sie miteinander den Raum nutzen und welche Schichten sie dabei bilden.

1. Unterirdische Schichtung

Jede Pflanzengesellschaft weist eine für sie kennzeichnende oberirdische Schichtung auf. Auch unterirdisch treffen wir zumeist eine Schichtung an, die durch die verschiedenen Wurzelhorizonte bedingt ist. Sie war im Untersuchungsgebiet gut an zahlreichen natürlichen oder künstlichen Aufschlüssen zu beobachten.

Im Xerobrometum der Hügel ist die Bodenauflage über dem Kalkfels fast durchweg gering; in der Regel beträgt sie nur 10 bis 15 cm. Hier nutzen, wenn man von den Rhizoiden der Moose und Flechten absieht, nur die Therophyten und die außerordentlich flach wurzelnden Sedum-Arten die geringe Bodenauflage nicht ganz aus, jedoch vermögen deren Wurzeln nur in größeren Rasenlücken, wo diese Pflanzen manchmal in Massen beisammen stehen, einen eigenen Horizont zu bilden. In Ritzen und Spalten des Gesteins entsteht ebenfalls noch eine, wenn auch von der zufälligen Beschaffenheit des Untergrundes abhängige Wurzelschicht (vgl. auch Volk 1938, S. 74). Darüberhinaus kann von einer unterirdischen Schichtung hier nicht die Rede sein, was im Gegensatz zum oberirdischen Verhalten der Assoziation steht. Zumeist breitet sich über dem felsigen Untergrund ein dichter, vollkommen strukturloser Wurzelfilz aus, der allerdings wie ein Schwamm Niederschläge aufsaugt und festhält. Mahn (1957, S. 201) stellte die gleichen Verhältnisse in einer Festuca-glauca-Gesellschaft auf den Lunzbergen bei Halle fest. Auch dort beträgt die Bodenauflage über Porphyrfels nur 15 cm. Einzelne Wurzelsysteme sind hier kaum zu überblicken und lassen sich nur mit Mühe isolie-

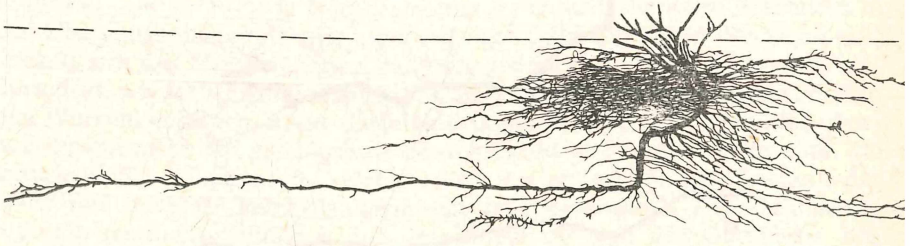


Abb. 60: *Stachys recta* (Xerobrometum). Flach über den Fels streichende Pfahlwurzel und reiche sproßbürtige Bewurzelung. Bodenprofil: ca. 20 cm Kalksteinverwitterungsboden mit wenig Kalkschutt, darunter spaltenarmer, harter Fels (Tertiärkalk)

ren. Vergleichende Untersuchungen zeigten deutlich, daß die unterirdischen Pflanzenorgane sich zwar diesen extremen edaphischen Bedingungen anzupassen vermögen. Doch bleibt der vorgegebene Bauplan stets erkennbar. Besonders eindrucksvoll ist dies, wie bereits beschrieben, an Pfahlwurzeln zu beobachten, die nach Erreichen des felsigen Untergrundes horizontal über diesen hinweg wachsen und sich dann doch in charakteristischer Weise entwickeln (Abb. 60). Extensive und intensive Systeme sowie sproßbürtige Wurzeln verzweigen sich manchmal etwas stärker im Vergleich zu solchen, die in tiefgründigem Löß oder Sand wachsen (Abb. 61). Im allgemeinen aber

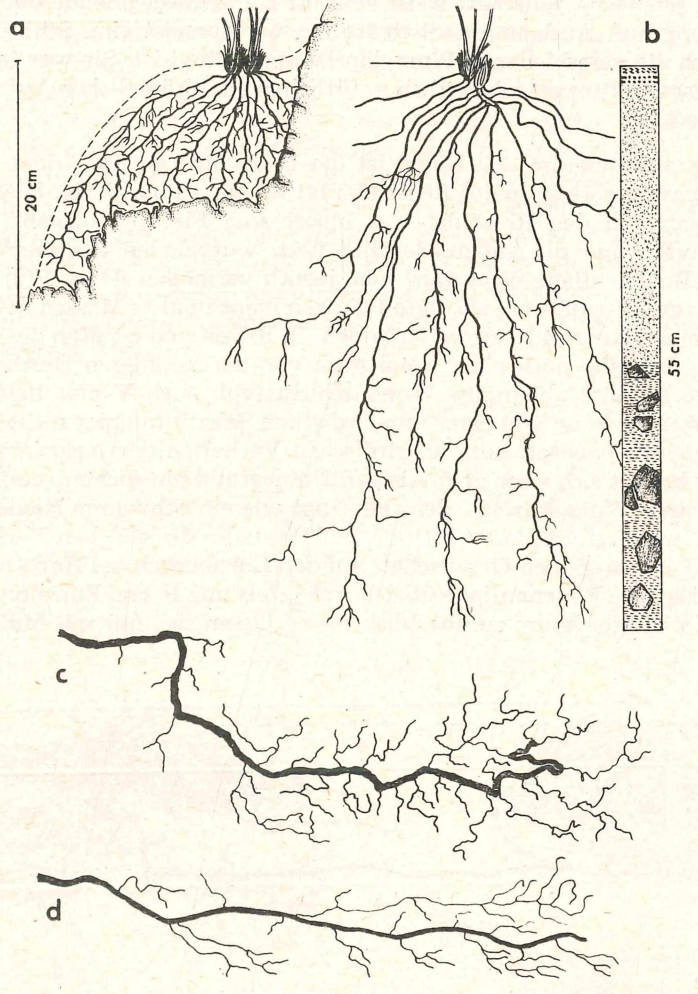


Abb. 61: *Anthericum ramosum*. a: Felsxerobrometum, b: Steppenheidewald, Bodenprofil ähnlich Abb. 5, c: Einzelwurzel von a, d: Einzelwurzel von b

sind die unterirdischen Organe im Xerobrometum schwächer entwickelt und weniger ausgedehnt. Dies muß nicht unbedingt auch einen schwächeren Sproß zur Folge haben, wie entsprechende Vergleiche bei *Euphorbia sequieriana, Silene otites, Artemisia campestris* und zahlreichen anderen Steppenpflanzen zeigten. Dabei wurde darauf geachtet, daß entweder nur freistehende oder nur im Verband gewachsene Exemplare untersucht wurden, denn in der Regel entwickeln isolierte Individuen weitaus umfangreichere Wurzelsysteme als solche, die mit anderen eng vergesellschaftet sind (nach Untersuchungen von P a v l y c h e n k o , zitiert in W e b e r 1953, S. 128).

Zu beobachten ist in diesem Zusammenhang, daß die einzelnen Wurzeln auf den Kalkhügeln fast durchweg zahllose kleine und größere Krümmungen aufweisen, während sie im tiefen Sand oder Löß bei der selben Art mehr gestreckt erscheinen. Es hat demnach wenig Sinn, hier die Wurzellängen zu messen, man müßte vielmehr die Oberflächen einander gegenüberstellen. Sicherlich würden bei den in der Steppenheide untersuchten Exemplaren die innerhalb einer Art zu Tage getretenen Unterschiede dann nicht mehr so groß sein wie sie beim Vergleichen der Wurzellängen auftreten. Die in der Abb. 61 dargestellten Einzelwurzeln von *Anthericum ramosum,* von denen die eine aus dem Xerobrometum, die andere aus dem Steppenheidewald stammt, können zur Erläuterung dieser Tatsache dienen. Man sieht deutlich, wie bei dem über Kalkfels gewachsenen Wurzelstück die Oberfläche durch zahllose Krümmungen und Windungen stark vergrößert ist gegenüber jenem Exemplar, das sich im tiefen Löß ungestört entfalten konnte (vgl. auch die Abbildungen von *Stachys recta* bei M ü l l e r - S t o l l 1935/36, S. 189).

Manchmal scheinen die oberirdischen Teile über dem flachgründigen Boden im Xerobrometum geschwächt zu sein. Bei genauem Vergleichen erkennt man jedoch schnell, daß sie zwar etwas niedriger, dafür aber vielfach kräftiger entwickelt sind als im Löß. Von Kümmerformen kann nicht die Rede sein, trotz der in den Proportionen manchmal erheblich variierenden unterirdischen Organe (vgl. Abb. 61).

Im Halbtrockenrasen der Hügel finden wir stellenweise ähnliche Verhältnisse, wie sie für das Xerobrometum geschildert wurden, besonders in der Übergangszone zu diesem, etwa auf dem Gerstenberg. In der Regel entwickelt sich das Mesobrometum collinum jedoch nicht über Felsböden, sondern dort, wo der Kalkstein brüchig ist, locker liegt und wo zahllose Spalten den Wurzeln erlauben, in die Tiefe zu dringen. Häufig trifft man hier überhaupt nicht mehr auf geschlossene Gesteinsschichten, sondern man kann die unterirdischen Pflanzenteile relativ leicht aus metertiefem Kalkschutt, der meist mit reichlich Feinerde vermischt ist, herauslösen. Hier bilden die Wurzeln deutliche Schichten aus. Besonders die von der Oberfläche sich etwa 20—30 cm in die Tiefe erstreckende Zone ist gut ausgeprägt. Sie wird, da es sich hier zumeist um geschlossene Rasengesellschaften handelt, vor allem von den unterirdischen Organen der Gräser und Seggen gebildet. Auch die Flachwurzler breiten sich hier aus.

Zahlreiche Geophyten sind in dieser Zone durch Rhizome, Zwiebeln, Ausläufer- und Kriechsproßsysteme vertreten, deren Wurzeln allerdings

weit in die nach unten folgende Wurzelschicht eindringen. Überhaupt würden die Geophyten hier eine charakteristische unterirdische Schicht bilden, wenn ihre Artmächtigkeit größer wäre. So aber kommen sie in dem Heer der Hemicryptophyten- und Chamaephytenwurzeln meist nicht zur Geltung. Viele Primärwurzelsysteme gehören nur mit den ersten Seitenwurzeln der oberen Schicht an; sie entfalten sich vornehmlich in der folgenden Zone. Manche Pfahlwurzler bilden dicht unter der Oberfläche noch weitverzweigte Flachwurzeln aus (Abb. 6). Bei heterogener Bewurzelung kann es vorkommen, daß das Primärsystem vollkommen auf diese erste Schicht beschränkt bleibt, während die sproßbürtigen Wurzeln allein in tiefere Regionen eindringen *(Centaurea angustifolia).* Bei anderen Arten ist wiederum das umgekehrte Verhalten zu beobachten, indem die homorhiz angelegten Wurzeln durchweg schwach und kurz bleiben, die Primärwurzel und ihre Verzweigungen dagegen erst weiter unten zur vollen Entfaltung gelangen (Genista-, Thymus- und Potentilla-Arten). Man sieht, daß diese oberflächennahe Wurzelschicht im Mesobrometum collinum sehr reichhaltig ist. Ihr Gepräge erhält sie aber durch die Gräser, die bei hohen Deckungsgraden mit intensiver und ziemlich gleichmäßiger Bewurzelung diese Zone deutlich kenntlich machen.

In der folgenden Schicht nimmt die Wurzelmasse stark ab. Die einzelnen Systeme verlaufen nun übersichtlicher und sind leichter zu verfolgen. Die oben beschriebene Vielfalt an unterirdischen Organen wird nicht mehr beobachtet. Sproßteile trifft man nur noch selten. Wir befinden uns hier in der Region der mehr oder weniger stark verzweigten Primärwurzelsysteme *(Helianthemum nummularium, Hippocrepis comosa,* Ginsterarten u. a.), zu denen noch viele sproßbürtige Wurzeln hinzukommen. Doch bilden auch diese kein dichtes Geflecht mehr, sondern verteilen sich locker im Raum, so daß sie sich in der Regel einzeln herauslösen lassen.

Die obere Grenze dieser Schicht ist leicht zu erkennen. Mit zunehmender Tiefe nimmt jedoch die Zahl der Wurzeln immer mehr ab, so daß man die untere Grenze nur schwer feststellen kann. Wegen der zunehmenden Verdünnung läßt sich auch die Ausdehnung dieser Zone kaum messen. Da die Wurzeln zahlreicher Arten des Mesobrometums collinum in einer Tiefe von ca. 80 cm enden, scheint dort die untere Grenze der mittleren Wurzelschicht zu liegen. Mit ihrer Auflösung geht häufig eine Zunahme groben Kalkschuttes und eine Abnahme der Feinerde einher.

Aber nicht alle Wurzeln enden an der fast unsichtbaren Grenze des zweiten Horizontes. Zahlreiche ältere Pfahlwurzler durchstoßen die oberen Zonen ohne sie durch Seitenwurzeln nennenswert zu beanspruchen. Sofern nur das Gestein locker genug liegt, holen sie Wasser und Nährsalze aus der stets feuchten, wenig belebten Tiefe. Hier verzweigen sich die Pfahlwurzeln auch in Spalten und Hohlräumen, die mit Erde gefüllt sind. Aber nicht nur die Endverzweigungen der Pfahlwurzeln und anderer tiefgehender Primärsysteme trifft man dort an, auch sproßbürtige Wurzeln dringen nicht selten bis in diese Räume vor *(Cirsium acaule* Abb. 40, *Potentilla verna, Thymus pulegioides* Abb. 62). Wer eine Pflanze bis dorthin verfolgt, stößt auch auf die Wurzeln anderer Arten. Bei einiger Übung lassen sich diese sogar bestimmen, wenn nicht, ist es reizvoll und spannend, von unten nach oben zu graben, bis sich das Rätsel löst.

Diese unterste Wurzelzone kann stellenweise wieder etwas stärker durchwurzelt sein als man gemeinhin annimmt, besonders dort, wo zahlreiche Pfahlwurzler oder andere tiefwurzelnde Pflanzen beisammen stehen. Da jedoch die Wurzelenden naturgemäß dünn und unauffällig bleiben, treten sie auch als Wurzelschicht kaum mehr in Erscheinung. Abschließend sei noch betont, daß nicht alle Einzelheiten hier erwähnt werden konnten. Auch läßt sich die beschriebene Schichtenfolge nicht überall im Mesobrometum collinum beobachten. Sie ändert sich schnell mit der Artenkombination, genau so wie das oberirdische Bild einer Pflanzengesellschaft. Doch handelt es sich in beiden Fällen nur um lokale Variationen. Zum Vergleich seien hier einige Ergebnisse von M a h n (1957, S. 195) aus einer mitteldeutschen Brachypodium-pinnatum-Gesellschaft, in der auch zahlreiche Arten unseres Mesobrometums vorkommen, angeführt. M a h n spricht von flach-, mitteltief- und tiefwurzelnden Arten. An einem SO-Hang stellte er fest, daß sich in den oberen 28 cm über 60% der gesamten Wurzelmasse konzentrierten. In den mittleren Schichten (28—70 cm) waren es 22,6% und in der Tiefe (70—85 cm) 6,7%. Wenn auch diese Zahlen, die an einem einzigen Tag an zwei Stellen ermittelt wurden, sicher zeitlichen und örtlichen Schwankungen unterworfen sein werden, so charakterisieren sie doch gut die unterirdische Schichtung, wie wir sie in ähnlicher Form im pfälzischen Mesobrometum collinum vorfanden.

Manchmal ergeben sich im Mesobrometum alluviale ebenfalls solche Schichten, vor allem dort, wo ein geschlossener Rasen entstehen konnte, wie zum Beispiel auf der Ruchheimer Wiese. Die einzelnen Zonen sind allerdings anders zusammengesetzt, vor allem die mittlere ist in dem feinen Schwemmboden besser ausgeprägt als auf den Hügeln, da die Gräser gegenüber den Stauden zurücktreten. Die erste Schicht wird hier besonders von den weißen Wurzeln der sehr zahlreich vorhandenen Graslilie bestimmt. An manchen Stellen fallen die immer wiederkehrenden dunklen Rhizome und Ausläufer von *Inula salicina* oder *Prunella grandiflora* auf. Die schwarzbraunen Wurzeln dieser Pflanzen entfalten sich dagegen erst in der mittleren Zone. Eine besondere Note erhält die oberste Schicht der Ruchheimer Wiese durch die charakteristischen Speicherorgane der Händelwurz *(Gymnadenia conopea),* die hier überall angetroffen werden. In der Regel bleiben vier Generationen innig miteinander verbunden, von denen allerdings nur die jüngste lebt. Die anderen sind mehr oder weniger ausgezehrt und haben keine Bedeutung mehr für das Sproßwachstum im kommenden Jahr.

Die mittleren Schichten sind wieder durch extensive Systeme und viele sproßbürtige Wurzeln gekennzeichnet; außerdem begegnen wir hier den ausgedehnten Rhizomen von *Asparagus officinale* (um 40 cm).

Die unterste Zone im Mesobrometum alluviale der Ruchheimer Wiese wird hauptsächlich von den Pfahlwurzelsystemen der *Ononis spinosa, Peucedanum officinale* und *Trifolium montanum* gebildet. Bezeichnend sind in dieser Region die zahlreichen, horizontal verlaufenden, schwarzen Sprosse von *Equisetum ramosissimum,* die in große Tiefe vordringen können. Natürlich haben auch noch andere Arten an den verschiedenen Schichten teil, doch können unmöglich alle Einzelbeobachtungen hier Erwähnung finden.

Im Naturschutzgebiet Dannstadt treffen wir an den wenigen ungestörten Stellen in der oberflächennahen Schicht besonders viele Speicherwurzeln von *Filipendula hexapetala, Cirsium tuberosum* und *Geranium sanguineum* an, die dieser Zone ihr Gepräge verleihen. Hinzu kommen an dem ersten Hügel die schwarzen Rhizome von *Adonis vernalis,* die mit einer großen Zahl drahtartiger Wurzeln besetzt sind. Besonders starken Anteil an der obersten Schicht haben die unterirdischen Organe von *Primula veris.* Die Wurzeln dringen aber genau so wie die des Adonisröschens noch weit in die nächste Zone ein.

Im sandigen Kies des Altrheinufers ist die Pflanzendecke nicht immer geschlossen, wodurch stellenweise, ähnlich wie im Xerobrometum, die Therophyten und extremen Flachwurzler größere Ansammlungen bilden können, was sich sodann unterirdisch in einer eigenen Schicht bemerkbar macht. Doch bilden auch hier die zahlreichen Grashorste von *Koeleria gracilis, Phleum phleoides,* an einer Stelle von *Stipa joannis,* eine deutliche Wurzelschicht von ca. 30 cm Mächtigkeit, in der allein eine Wurzelkonkurrenz möglich ist. Von einer weiteren Schichtung konnte nichts festgestellt werden, obwohl die Anschnitte bis in eine Tiefe von 2,50 m vorangetrieben wurden. Sehr viele Arten dringen nach dem Muster von *Euphorbia sequieriana* mit extensiven Systemen bis in diese Bereiche vor. Pfahlwurzeln gehen noch tiefer und bilden vielleicht doch noch eine dritte Schicht. Auf jeden Fall ist für diese Variante des Mesobrometums alluviale charakteristisch, daß die zweite Stufe sich in größere Tiefen erstreckt als wir es bisher gesehen hatten, was auch V o l k (1930/31) in einer Koeleria-glauca-Assoziation beobachten konnte.

Der pfälzische Steppenheidewald besitzt im Gegensatz zu den benachbarten Buntsandsteinforsten in der Regel eine geschlossene Pflanzendecke aus Gräsern und Kräutern. Entsprechend intensiv ist auch die Durchwurzelung des Bodens. Die oberste, etwa 30 cm mächtige Schicht, entspricht in ihrer Dichte derjenigen von Rasengesellschaften. An Stelle der häufig zurücktretenden Gräser sieht man hier oft Seggenrhizome und die zugehörigen Wurzeln *(Carex glauca, C. montana, C. ericetorum, C. humilis).* In der folgenden Stufe machen sich die Wurzeln der Bäume und besonders der Sträucher bereits stark bemerkbar, indem sie die Grabungen erschweren. Sie sollten gesondert betrachtet werden, da sie eigene Schichten bilden, welche die Horizonte der Bodenflora verwischen. die meisten Arten dringen wieder in die mittlere Zone ein und sorgen dort für ein reges Leben. Auch stoßen eine ganze Reihe von Pfahlwurzeln durch diese hindurch in die Tiefe vor *(Peucedanum cervaria, Salvia pratensis, Scabiosa canescens, Anemone pulsatilla, Sanguisorba minor, Stachys recta* u. a.). Schließen wir die Wurzeln der Bäume und Strächer mit ein, so ist der Steppenheidewald unterirdisch fast genau so reich geschichtet wie über der Erde, allerdings mit dem Unterschied, daß die unterirdischen Organe der Phanerophyten auch bereits stark am Lebensraum der Hemicryptophyten-, Chamaephyten- und Geophytenwurzeln teilhaben. Auch entspricht die oberirdische Schichtung insofern nicht der unterirdischen, weil sich außer den meisten Geophyten alle anderen Wuchsformen nicht auf bestimmte Wurzelschichten beschränken, was ebenso für den Halbtrockenrasen gilt.

2. Nutzung des Bodenraumes

Die Frage der Nutzung des verfügbaren Raumes ist schon bei der Besprechung der Einzelpflanzen verschiedentlich angeklungen, so daß wir uns hier kurz fassen können.

Wenn im vorhergehenden Abschnitt vom Teilhaben einer Pflanze an bestimmten Wurzelschichten gesprochen wurde, so war damit immer die Fähigkeit gemeint, daraus das Wasser und die notwendigen Nährsalze zu entnehmen. Beispielsweise findet man Pfahlwurzelteile selbstverständlich auch beim Arbeiten in der oberen oder mittleren Wurzelzone, doch führen sie dort in der Regel nicht die entscheidende physiologische Tätigkeit aus. Diese Erscheinung ist oberirdisch vergleichbar mit dem Stamm eines Baumes, der zwar die Schicht der Hemicryptophyten durchdringt, aber nicht zu ihnen gezählt werden kann. Umgekehrt wäre es auch eine unnatürliche Schematisierung, wollte man behaupten, die oberirdischen Pflanzenteile würden sich immer auf bestimmte, für sie charakteristische Schichten beschränken. Ein 2 m hoher Strauch kann durchaus den Luft- und Lichtraum der Stauden bis zum Erdboden hinab ausnutzen. Im Boden sind entsprechende Erscheinungen noch viel häufiger zu beobachten, insofern nämlich, als Wurzeln in verschiedenen Bodenschichten ihre Aufgaben erfüllen, selbst dann, wenn wir nur typisch entwickelte, ältere Individuen beachten. Dies bedeutet nun nicht, daß die verschiedenen Wurzelhorizonte überhaupt in Frage gestellt werden könnten, auch oberirdisch gibt es innerhalb der bodennahen Vegetation junge Bäume und Sträucher, und manche Stauden wachsen weit über ihre normale Grenze hinaus. Trotzdem zieht man die Schichtung mit Recht immer wieder zur Beschreibung einer Pflanzengesellschaft heran. Sie ist aber nichts anderes als ein Mittel unter vielen zur Charakterisierung bestimmter Assoziationen. Auch beim Versuch, die Wurzelhorizonte herauszuarbeiten, gingen wir nur von diesem Gedanken aus. Wenn wir nun in diesem Abschnitt zeigen müssen, daß die gefundenen Grenzen der Schichten häufig durchbrochen werden, so war das bei einer solch artenreichen Pflanzengesellschaft, wie sie die Steppenheide darstellt, nicht anders zu erwarten. Meßbare, für weite Strecken gültige Wurzelhorizonte finden wir beispielsweise in einem Getreidefeld, in natürlichen Assoziationen jedoch nur dann, wenn eine Art stark dominiert (z. B. in einer Calluna-Heide) oder wenn Pflanzen mit gleichartiger Bewurzelung mengenmäßig vorherrschen, wie etwa im Mesobrometum die Gräser. Darüberhinaus gibt es hier aber kaum größere Artengruppen, die sich durchweg ganz auf eine der beschriebenen Schichten beschränken. Selbst die Graswurzeln laufen nicht nur in der zweiten Zone aus, sondern schicken auch immer wieder Wurzeln tiefer hinab, z. B. *Stipa capillata*. Viele Pflanzen treiben unter günstigen Bedingungen dicht unter der Oberfläche Wurzeln (adventiv oder homorhiz), die bei anhaltender Dürre wieder vertrocknen; sie nutzen also die obere Bodenschicht nur zeitweise. Besonders Pfahlwurzler verhalten sich so. Es gibt auch Wurzeln, vor allem sproßbürtige, die in große Tiefe vordringen, sich aber an allen Schichten gleichmäßig verzweigen und somit den gesamten Bodenraum zu nutzen vermögen. Dies kann auch dadurch erreicht werden, daß, wie am Rhizom von *Cirsium acaule*, die älteren noch lebenden Wurzeln in gleicher Tiefe wie die Pfahlwurzeln tätig sind, die anderen stufenweise über ihnen (Abb. 40). Ein besonders schönes Beispiel für die Durchdringung verschiedener Wurzelhorizonte wurde in *Thymus pulegioides* angetroffen.

Solche Pflanzen mit tiefgehenden Primärwurzelsystemen und gleichzeitig reicher, sproßbürtiger Bewurzelung vermögen den zur Verfügung stehenden Raum gut auszuwerten, wie es uns auch die Beispiele von *Lotus siliquosus, Stachys recta, Artemisia campestris* u. a. lehren.

Viele Einzelheiten dieser Art könnte man hier noch erwähnen, doch ist wohl jetzt schon deutlich genug zu sehen, daß die unterirdische Schichtung einer natürlichen Pflanzengesellschaft, so ausgeprägt sie stellenweise ist, doch nur schematisch erfaßt werden kann.

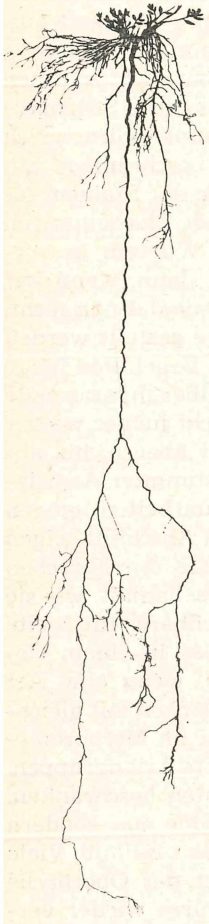


Abb. 62: *Thymus pulegioides* (Mesobromet. collinum)

Vergleichen wir nun noch Individuen der gleichen Art auf verschiedenen Standorten miteinander, so wird uns noch stärker bewußt, wie schwer es ist, den oberirdischen Wuchsformen entsprechende unterirdische Gruppierungen an die Seite zu stellen. Untersucht man etwa die Bewurzelungsverhältnisse des Gamanders *(Teucrium chamaedrys),* so stellt man eine starke Variationsfähigkeit der sproßbürtigen Wurzeln fest. Im Xerobrometum sind sie stark an der Filzbildung beteiligt, indem sie sich im nur dürftig angebotenen Raum reich verzweigen. Die Längenentwicklung ist jedoch bedeutend eingeschränkt. Im Steppenheidewald durchwurzeln sie die ca. 30 cm mächtige Lößschicht und dringen noch in den darunter lagernden Sand und Gehängeschutt vor (60—80 cm). In einem Lesehaufen aus Kalksteinen konnten die Wurzeln bis in eine Tiefe von 1,20 m verfolgt werden ohne daß ihre Enden erreicht wurden. Hier bilden sich in verschiedener Höhe durch herabrieselnde Feinerde unregelmäßige Lagen, welche die Pflanze alsbald auswertet. Nun verzweigen sich nämlich die einzelnen Wurzeln intensiv, während sie dazwischen wie suchend durch den lockeren Schutt vordringen. So entsteht eine Bewurzelung, die den gesamten in Frage kommenden Bodenraum erfaßt, ohne jedoch mehr als die Proportionen der Systeme geändert zu haben.

Das extensive System der Steppenwolfsmilch beschränkt sich im flachgründigen Xerobrometum auf einen Bodenzylinder mit einem Durchmesser von 40—50 cm bei einer Höhe von ca. 20 cm. Im Sand des Mesobrometum alluviale beträgt der mittlere Durchmesser des durchwurzelten Raumes bis zu 200 cm bei einer Tiefe von über 250 cm. Die im Steppenheidewald bei der gleichen Art gemessenen Werte liegen wieder dazwischen. Ähnliches wurde auch bei *Helianthemum nummularium, Hippocrepis comosa, Asperula cynanchica, Artemisia campestris, Diplotaxis tenuifolia* beobachtet. Die verglichenen Gräser wiesen an den

verschiedenen Standorten ebenfalls deutliche Unterschiede auf. Die Beobachtungen von M a h n an *Koeleria gracilis* (1957, S. 189) können wir nur bestätigen. Auch bei *Phleum phleoides* breiten sich im Mesobrometum alluviale die Wurzeln viel weiter aus als im Xerobrometum. Daß *Stipa capillata* ein Tiefwurzler ist, war nur im Schwemmboden des Alluviums festzustellen, nicht dagegen auf den flachgründigen Kalkfelsen, wo die Pflanze noch auf Bodenauflagen von 20 cm gut gedeiht. M a h n (1957, S. 191) stellte in Mitteldeutschland eine Feinerdeschicht von 40 cm als Grenze für befriedigende Entwicklung fest. Somit kann allgemein gesagt werden, daß viele Pflanzenwurzeln in ihren Ausmaßen, in der Nutzung des Raumes je nach Standortbedingungen so stark zu variieren vermögen, daß einer Beschreibung der unterirdischen Schichtung häufig große Schwierigkeiten entgegen stehen. Aus diesem Grund lehnte K u l t i a s o w (1927) es ab, an steilen felsigen Hängen die vertikalen Pflanzenzonen zu studieren.

3. Gegenseitige Beeinflussung

Überall, wo Lebewesen gemeinsam einen Raum bevölkern, spielt sich ein Ringen um Nahrung und Fortpflanzung ab. Im Boden vollzieht sich ein ständiger Kampf um Wasser, Nährsalze und um den Raum, den die Wurzeln zu ihrer Entfaltung benötigen. Im Rahmen dieser Arbeit kann diese Frage nicht in aller Ausführlichkeit zur Sprache gelangen, aber die Vergesellschaftung der Wurzeln gibt uns doch Gelegenheit, kurz auf dieses umfangreiche Problem einzugehen.

In der artenreichen Steppenheide hat sich, wie in jeder natürlichen Pflanzengesellschaft, ein Gleichgewicht eingestellt, das allen dazugehörigen Gliedern erlaubt, die notwendigen Lebensvorgänge durchzuführen. Dies gilt natürlich auch im Bereich der Wurzeln. Wie jedoch die einzelnen Arten sich dabei verhalten, ist durchaus nicht immer gleich.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei den in der lückigen Steppenheide häufigen Frühlingsephemeren, wie *Erophila verna, Arabis auriculata, Hornungia petraea, Alyssum alyssoides, Silene conica* u. a. Sie keimen nur dort, wo die ausdauernden Arten noch Raum freigelassen haben. Ihre Bewurzelung beschränkt sich in der Regel auf ein schwaches Primärsystem in der obersten Bodenschicht. Andere Pflanzen werden dadurch kaum beeinträchtigt.

Die Wurzeln vieler perennierender Gewächse arbeiten in verschiedenen Schichten, so z. B. im Mesobrometum von oben nach unten: *Gentiana ciliata, Hippocrepis comosa, Eryngium campestre* oder im Steppenwald *Gymnadenia conopea, Anthericum ramosum, Peucedanum cervaria.* Auch in der gleichen Schicht teilen sich viele Arten den Raum, vor allem die extensiven Systeme dringen in der Regel weit in unterirdische Bereiche der Nachbarpflanzen vor. Ob hier eine gegenseitige Beeinflussung, etwa auf biochemischem Weg, erfolgt, ist noch weitgehend unbekannt.

Manche Arten, wie *Globularia elongata* oder *Fumana procumbens,* besitzen ein aufgelockertes System, in das andere Pflanzen leicht eindringen können. Mit zunehmender Verzweigung wird der eigene Wurzelraum immer mehr beansprucht. Gräbt man etwa ein System von *Genista pilosa* oder *Helleborus foetidus* aus, so findet man dazwischen bedeutend weniger Fremd-

wurzeln als bei den vorhergenannten Arten. Auch bei *Aster amellus, Helichrysum arenarium, Primula veris* u. a. können wir diese Erscheinung beobachten. Verfolgen wir nun diese Entwicklung weiter, so gelangen wir zu einer Reihe von Beispielen, die im Zentrum des von ihnen beanspruchten Bodenraumes kaum noch Wurzeln anderer Arten dulden. Lösen wir ein älteres Exemplar von *Vincetoxicum officinale* aus der Erde, dann sieht man, wie Wurzel an Wurzel liegt, so dicht, daß kaum ein Zwischenraum bleibt, in dem sich unterirdische Organe von Nachbarpflanzen entfalten könnten. Ähnlich abweisend verhalten sich offenbar auch alte Exemplare von *Adonis vernalis.* Besonders stark beeinflussen viele Gräser und manche Seggen durch ihre überaus intensive Bewurzelung die in unmittelbarer Nähe wachsenden Pflanzen. Es erscheint fast unmöglich, daß fremde Wurzeln in das Innere eines alten Horstes von *Carex humilis, Festuca vallesiaca* oder *Stipa pulcherrima* vordringen. Wächst ein intensiv bewurzeltes Gras noch in dichten Rasen, wie *Brachypodium pinnatum,* so werden andere Gewächse noch auffälliger zurückgewiesen, besonders dann, wenn sie ebenfalls die oberste Schicht bevorzugen. Arten, die in tieferen Regionen die entscheidenden physiologischen Tätigkeiten verrichten, können sich, sind sie erst einmal bis dorthin vorgedrungen, ohne weiteres behaupten. Der Konkurrenzkampf unterhalb der Graswurzelschicht scheint nicht mehr so ausgeprägt zu sein. Dort wurden keine derartigen Wurzelkonzentrationen beobachtet, die es anderen Pflanzen erschweren würden, sich zu entfalten.

Anhangweise soll an dieser Stelle noch auf den unterirdischen Parasitismus, eine Sonderform der Ernährung, eingegangen werden, weil er in der Steppenheide gut zu untersuchen ist. Hier zeigt es sich besonders deutlich, wie stark die Beeinflussung unter der Erdoberfläche sein kann.

4. Wurzelparasiten

Das grundsätzliche Verhalten dieser interessanten Pflanzen wurde eingehend von T r o l l (1943 I, 3. S. 2569 f.) dargestellt. Hier soll nur kurz auf das eingegangen werden, was im Untersuchungsgebiet zu beobachten war.

Hemiparasiten sind in der Steppenheide durch *Melampyrum arvense* und *M. cristatum,* vor allem aber mit den charakteristischen Gattungen Euphrasia und Thesium, die Ganzschmarotzer (Holoparasiten) durch eine Reihe von Sommerwurz-Arten (Orobanchen) vertreten.

Melampyrum arvense ist im Untersuchungsgebiet im Mesobrometum anzutreffen. Es schmarotzt auf verschiedenen Xerophyten, indem es mit flachen Saugnäpfen an deren Wurzeln festwächst (Abb. 63). Auf Querschnitten sieht man deutlich, wie große Zellen der Wurzelrinde des Parasiten senkerartig in die Wirtspflanze eindringen und bis zu den großen Gefäßen des Xylems vorstoßen. Häufig bildet sich das Ende einer Melampyrumwurzel zu einem derartigen Saugorgan um, doch kann die Wurzel auch auf ihrer gesamten Länge mit Haustorien versehen sein. Isoliert betrachtet ergibt sich dann für die Wurzel des Parasiten das Bild einer unregelmäßigen Perlenkette. Die Haustorien entstehen offenbar erst dann, wenn der Schmarotzer mit den lebenden Wurzeln einer Wirtspflanze zusammentrifft. Merkwürdigerweise scheint ihr dabei kein Unterscheidungsvermögen zuzukommen, denn sie verschmilzt sogar mit sich selbst, wenn beispielsweise die Spitze einer Seitenwurzel nach bogenförmigem Wachstum auf das Mutterorgan

stößt. Diese Erscheinung konnte in mehreren Fällen beobachtet werden. Manchmal verwächst eine Wurzel des Parasiten fast auf ihrer gesamten Länge mit einer Wirtswurzel. Interessant ist häufig auch die Art der Verzweigung. Stellenweise entstehen nämlich am Ende einer Melampyrumwurzel fächerartige Gebilde, die dadurch zustande kommen, daß die an dieser Stelle sehr intensive Verzweigung bei einem Winkel von 90 Grad in einer Ebene erfolgt. Die Wurzel erscheint dann wie gescheitelt. Der Sinn dieses Verhaltens liegt vielleicht darin, ein netzartiges System zu erzeugen, das entgegenwachsende Wirtswurzeln regelrecht einfängt.

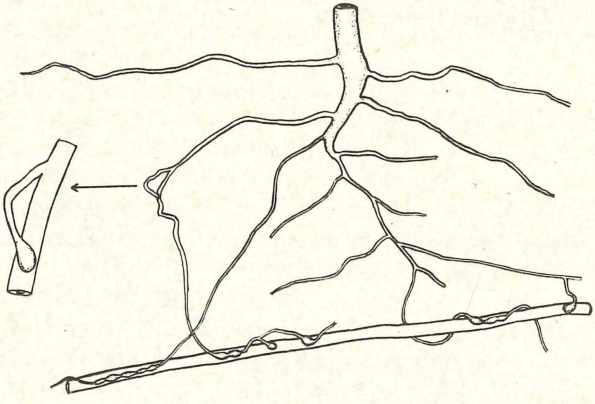


Abb. 63: *Melampyrum arvense* (Mesobrometum collinum). Der Parasit an einer Wirtswurzel. Links: Flacher Saugnapf, der die eigene Wurzel befällt.

Euphrasia lutea besitzt einen schönen Standort im Xerobrometum oberhalb Kallstadt. An einer Stelle wurde die Pflanze auch im Saum des pfälzischen Steppenheidewaldes gefunden. Hier sind offenbar Seitenwurzeln zu kurzen, warzenartigen Haustorien umgebildet, die sich beim Ausgraben leicht von den Wurzeln der Wirtspflanzen lösen (Abb. 64). Als solche kommen im Gebiet verschiedene Gräser *(Bromus erectus, Stipa capillata, Koeleria macrantha)* in Frage. Auch auf *Dianthus carthusianorum* wurde der Parasit gefunden. Die befallenen Pflanzen werden in ihrer Entwicklung stark gehemmt und gehen manchmal auch zugrunde.

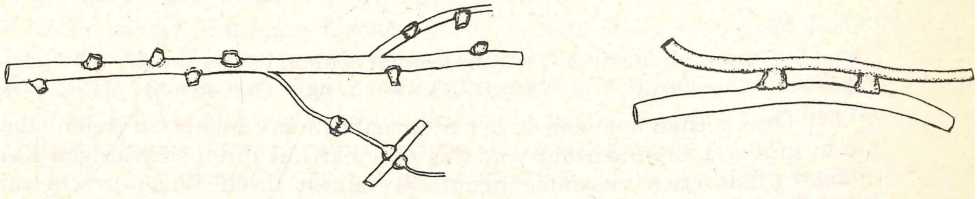


Abb. 64: *Euphrasia lutea* (Xerobrometum). Links: Wurzelstück mit zahlreichen Saugwarzen. Rechts: 2 Saugwarzen auf einer Wirtswurzel von der Seite

Bei *Melampyrum arvense* und *Euphrasia lutea* sind die extensiven Primärwurzelsysteme haustorial tätig (Wurzeltypus der annuellen Halbschmarotzer, nach Freidenfelt 1902, S. 137). *Thesium linophyllon* dagegen besitzt ein weitverzweigtes, unterirdisches Sproßsystem, das mit seinen homorhizen Wurzeln andere Pflanzen befällt (Abb. 65). Die Saugorgane sind wie bei *Euphrasia lutea* offensichtlich umgewandelte Seitenwurzeln. Bei genauer Betrachtung gewahrt man an ihnen eine stockwerkartige Gliederung. Das vordere Ende des Haustoriums ist in der Regel kragenartig um die Wirtswurzel herumgewachsen. Löst man diese vorsichtig heraus, bleibt an der Saugwarze eine rinnenförmige Vertiefung zurück. Auch die Pflanze zapft bei zufälliger Berührung eigene Wurzeln an. Im Untersuchungsgebiet wurde sie nur auf Gräsern beobachtet.

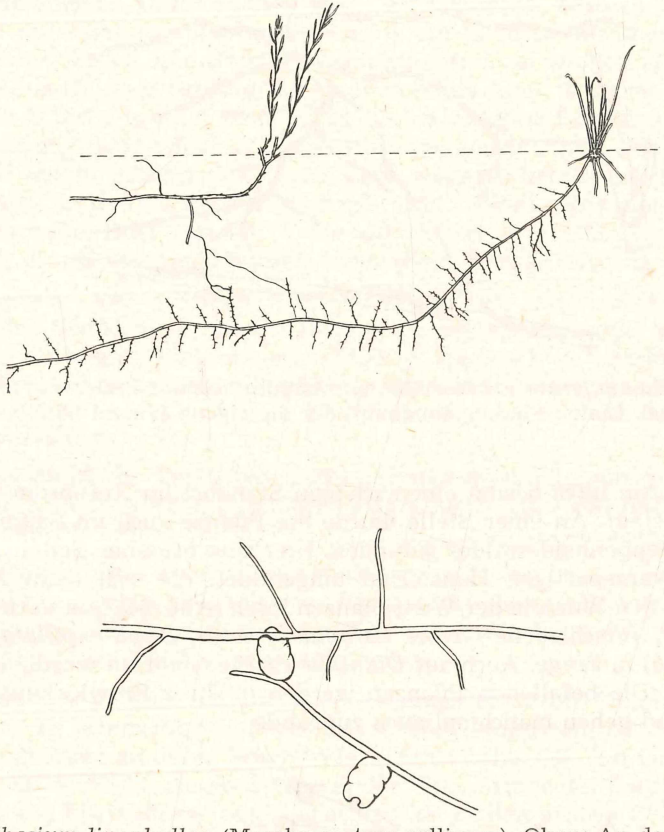


Abb. 65: *Thesium linophyllon* (Mesobrometum collinum). Oben: An den Wurzeln von *Bromus erectus*. Unten: Wurzelstück mit 2 Saugwarzen an einer Wirtswurzel

Die Orobanchen kommen in der Steppenheide mit mehreren Arten, aber nie in großer Individuenzahl vor, was offenbar mit ihren schwierigen Keimungsverhältnissen zusammenhängt. Sie sitzen ihren Wirtswurzeln mit einer Hypocotylknolle auf, die haustorial tätig ist. Manchmal entspringen ihr zahlreiche unverzweigte Wurzeln, die aber nach Möglichkeit ebenfalls eine Wirtswurzel befallen, indem sie secundäre Haustorien (Troll 1937) bilden.

Zusammenfassung

Das Studium der soziologischen Systematik der vorderpfälzischen Steppenheiden wurde mit der Untersuchung der Radikation verbunden, mit dem Ziel, von den unterirdischen Wuchsverhältnissen dieser Gesellschaften ein Bild zu gewinnen.

1. Pfahlwurzeln wurden in großer Zahl und verschiedener Ausbildung vorgefunden. Manchmal fehlen bis in große Tiefe sämtliche Seitenorgane, doch können diese auch ausdauern, wobei jedoch die Primärwurzel stets auffällig dominiert. Durch die Art der Verzweigung und die Wuchsrichtung der Seitenwurzeln können für einzelne Arten charakteristische Systeme entstehen. Viele Pfahlwurzeln werden in tieferen Bodenschichten zwei- bis mehrachsig.
2. Zahlreiche Pflanzen entwickeln teils reine Pfahlwurzeln, teils extensive Systeme mit allen denkbaren Übergängen. Dies scheint im wesentlichen von den Umweltfaktoren abhängig zu sein. Doch wurde die Variabilität auch am gleichen Standort festgestellt.
3. Viele Steppenheidepflanzen dringen mit extensivem Wurzelsystem gleich den Pfahlwurzlern in große Tiefe vor und vermögen mehrere Kubikmeter Erde zu durchwurzeln; manche können sich aber auch mit der obersten Bodenschicht begnügen.
4. Typisch intensive Primärwurzelsysteme sind in der Steppenheide selten. Doch bestehen zahlreiche Übergänge zwischen extensiver und intensiver Bewurzelung.
5. Zu den wenigen Rübengeophyten gehört in der pfälzischen Steppenheide die wichtige Leitpflanze *Trinia glauca*.
6. Die Charakterart des Mesobrometums alluviale, *Equisetum ramosissimum*, entwickelt in großer Tiefe eine plagiotrope Hauptachse.
7. Im Bereich der Samenpflanzen ist die sproßbürtige Radikation mit der allorhizen Bewurzelung in verschiedenem, häufig arttypischem Maße kombiniert. Dabei spielen die Proportionen eine größere Rolle als die Zahl der Wurzeln.
8. Gut zu beobachten waren in den Steppenheidegesellschaften die verschiedenen Möglichkeiten der sproßbürtigen Bewurzelung, nämlich Internodien-, Knoten- und Knospenwurzeln.
9. Zu den unterirdischen Organen der Steppenheidepflanzen gehören oftmals auch Sproßteile. Dabei haben wir vor allem zwischen Ausläufern, Kriechsprossen und Rhizomen unterschieden.
10. In Form von Rhizomen, Knollen, Zwiebeln und Speicherwurzeln dienen unterirdische Teile vielen Steppenpflanzen zur Stoffspeicherung.
11. Ähnlich wie über der Erdoberfläche weist die Vegetation häufig auch unterirdisch eine Schichtung auf. In der Steppenheide macht lediglich das flachgründige Xerobrometum hiervon eine Ausnahme. Es ist in der Regel durch einen dichten Wurzelfilz gekennzeichnet. In den anderen Assoziationen fanden wir drei mehr oder weniger gut ausgeprägte subterrane Zonen, die wir allgemein als Graswurzelschicht, Extensivwurzelschicht und Pfahlwurzelschicht charakterisierten. Die einzelnen Zonen sind jedoch meist stark ineinander verzahnt.

12. Bei der Nutzung des Bodenraumes beschränken sich viele Pflanzen nicht auf eine bestimmte Schicht. Wie vergleichende Betrachtungen zeigen, können Wurzeln der selben Art auf verschiedenen Standorten in den Ausmaßen so variieren, daß eine der oberirdischen Wuchsformen entsprechende unterirdische Gruppierung kaum möglich erscheint.

13. Manche Steppenpflanzen beeinflussen sich im Boden nicht, andere entwickeln dagegen eine solche Konzentration der Wurzelmasse, daß für benachbart stehende Individuen kein Lebensraum mehr bleibt.

Literaturverzeichnis

Bornkamm, R.: Standortbedingungen und Wasserhaushalt von Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion) im oberen Leinegebiet. Flora 146, 1958

Braun-Blanquet, J.: Pflanzensoziologie. 2. Auflage, Wien 1951

Braun-Blanquet und Moor: Verband des Bromion erecti. Prodrom. d. Pflanzengesellschaften fasc. V, 1938

Freidenfelt, T.: Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen. Flora 91, 1902, Erg. Bd.

Gams, H.: Heide und Steppe. Repert. spec. nov. reg. veget., Berlin 1927
— Kleine Kryptogamenflora. Bd. IV, Stuttgart 1957

Gauckler, K.: Steppenheide und Steppenheidewald d. Fränkischen Alb in soziol., ökol. u. geographischer Betrachtung. Ber. Bayer. Bot. Ges., Bd. 23, 1938

Gradmann, R.: Über Begriffsbildung in der Lehre von den Pflanzengesellschaften. Hannover 1940

Glück, H.: Die Kalkflora von Leistadt, Kallstadt und Herxheim. Mitt. d. Pollichia, Kaiserslautern 1936

Haccius, B.: Verbreitung und Ausbildung der Einkeimblättrigkeit bei den Umbelliferen. Österr. Bot. Zeitschr., Wien 1952

Hegi, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. 1—6 o. J., München

Heilig, H.: Untersuchungen über Klima, Boden und Pflanzenleben des Zentralkaiserstuhls. Zeitschr. f. Botanik, 1931

Heinz, W.: Pflanzenwelt des Saukopfs. Mitt. d. Pollichia, Kaiserslautern 1937

Henkel, M.: Flora eines Muschelkalkstreifens im Kreis Bergzabern. Mitt. d. Pollichia, Bad Dürkheim 1957

Herdel, O.: Klima und Pflanzenwuchs der Vorderpfalz. Mitt. d. Pollichia, Kaiserslautern 1941

Kahne, A.: Die Vegetation der Steppenheidegebiete bei Bad Dürkheim. Mitt. d. Pollichia, Bad Dürkheim 1960

Knapp, R.: Arbeitsmethoden der Pflanzensoziologie. 2. Aufl., Stuttgart 1958

Kramer, F.: Pflanzenbestand und Bodenreaktion der badischen, pfälzischen und hessischen Flugsandflächen. Mitt. d. Pollichia, Kaiserslautern 1941

Kullmann, A.: Zur Bewurzelung von *Stipa capillata* und *Molinia coerulea*. Wiss. Zeitschr. d. Univer. Halle-Wittenberg 1957

Kultiasow, M.: Die vertikalen Vegetationszonen im westlichen Tian-Schan. Bull. de l'Univer. de l'Asie Centr. Nr. 14/15, 1927

KUTSCHERA, L.: Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen. Frankfurt 1960

MAHN, E. G.: Über die Vegetations- und Standortverhältnisse einiger Porphyrkuppen bei Halle. Wiss. Zeitschr. d. Univer. Halle-Wittenberg 1957

MÜLLER-STOLL, W. R.: Ökologische Untersuchungen an Xerothermpflanzen des Kraichgaus. Zeitschr. f. Botanik, Bd. 29, Jena 1935/36

NAUMANN, A.: Zur Ökologie der Bewurzelung pontischer Stauden. Beih. Bot. Centralblatt 49, Dresden 1932, Erg. Bd. (Drude-Festschr.)

OBERDORFER, E.: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Jena 1957

— Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland. Stuttgart 1962

RAUH, W.: Die Bildung von Hypocotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsform der Pflanzen. Nova Acta Leopoldina, NF Bd. 4/24, Halle 1937 (a)

— Beiträge zur Morphologie und Biologie der Holzgewächse. Nova Acta Leopoldina, NF 5/30, Halle 1937 (b)

— Über polsterförmigen Wuchs. Nova Acta Leopoldina, NF 7/49, Halle 1939

RIMBACH, A.: Über die Tieflage unterirdisch ausdauernder Pflanzen. Ber. Deutscher Bot. Ges. 15, Berlin 1897

SCHÄFER, A.: Die Pflanzenwelt des Altrheins bei Neuhofen. Mitt. d. Pollichia, Kaiserslautern 1941

— Die Pflanzenwelt in und um Ludwigshafen a. Rh. Mitt. d. Pollichia, Bad Dürkheim 1963

SCHALYT, M. S.: Der unterirdische Teil einiger Wiesen-, Steppen- und Wüstenpflanzen und die Phytocoenose. Geobotanik, Moskau 1950

SCHALYT und KALMYKOWA A. A.: Das Wurzelsystem der Pflanzen in den Hauptbodentypen der Ukraine. Journ. Bot. URSS 20, Petersburg 1935

SCHMEIL-FITSCHEN: Flora von Deutschland. Heidelberg 1955

SCHULTZ, F.: Flora der Pfalz. Speyer 1846

SCHULZE, B.: Wurzelatlas Bd. 1/2, Berlin 1911/14

SEIGNETTE, A.: Recherches sur les tubercules. Revue generale de Botanique 1, 1889

SPUHLER, L.: Einführung in die Geologie der Pfalz. Speyer 1957

TROLL, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen I 1/3. Berlin 1937—43

— Grundbegriffe der Wurzelmorphologie. Österr. Bot. Zeitschr. Bd. 96 3/4, 1949

— Allgemeine Botanik. 3. Aufl., Stuttgart 1959

TÜXEN, R. und ELLENBERG, H.: Der systematische und ökologische Gruppenwert. Hannover 1937

VOLK, O. H.: Beiträge zur Ökologie der Sandvegetation der oberrheinischen Tiefebene. Zeitschr. f. Bot., Jena 1930/31

— Untersuchungen über das Verhalten der osmotischen Werte von Pflanzen aus steppenartigen Gesellschaften und lichten Wäldern des mainfränkischen Trockengebietes. Zeitschr. f. Bot., Jena 1938

WEAVER, J. E.: The ecological relations of roots. Carnegie Inst. of Washington Publ. 286, 1919

— Root development in the grassland formation. Carnegie Inst. of Washington Publ. 292, 1920

WEBER, H.: Vergleichend-morphologische Studien über die sproßbürtige Bewurzelung. Nova Acta Leopoldina, NF Bd. 4/21, Halle 1936

— Gestalt und Organisation der höheren Pflanzen. Freiburg 1949

— Wie lang werden Pflanzenwurzeln. Umschau in Wissenschaft und Technik, Heft 21, 49. Jahrgang

— Über zwei tiefwurzelnde Weinbergsunkräuter. Der Weinbau, Mainz 1950

— Die Bewurzelungsverhältnisse der Pflanzen. Freiburg 1953

— Wurzelstudien an tropischen Pflanzen I. Akad. d. Wissensch. u. d. Literatur Mathem.-Naturw. Klasse 1954/6 Mainz

— Die Wurzelverdickungen von *Calanthea macrosepala* Schum. und von einigen anderen monocotylen Pflanzen. Beitr. zur Biologie d. Pflanzen, Berlin 1957

— Botanik. Stuttgart 1962

WIEMANN, D.: Streifzug durch die Laubwaldungen und die Steppenheiden des Nordpfälzischen Berglandes. Wanderbuch des Pfälzerwald-Vereins, Neustadt 1939

ZEBE, E.: Über die Bewurzelung von Sandpflanzen. Natur und Volk, Frankfurt 1952

ZIMMERMANN, F.: Wechsel in der Flora der Pfalz in den letzten 70 Jahren. Mitt. d. Pollichia, Kaiserslautern 1925

Besonderer Dank gebührt Herrn Professor Dr. Hans Weber, Direktor des Instituts für Spezielle Botanik der Universität Mainz, der wesentlich an der Gliederung der Arbeit beteiligt war und sie stets mit Anregungen und gutem Rat förderte. Er hat bereitwillig die immer mit zusätzlichen Umständen verbundene Fernbetreuung sowie den umfangreichen Schriftwechsel auf sich genommen und dadurch die Arbeit erst ermöglicht.

Wertvolle Hilfe leistete mir auch Herr Dr. A. Siegert, Mainz, der mir Literatur und aus dem Botanischen Garten der Johannes-Gutenberg-Universität Untersuchungs- und Vergleichsmaterial besorgte.

Herr Dr. L. Spuhler, der Vorsitzende der Pollichia, war wie immer sehr hilfsbereit, stellte Literatur aus dem Pollichia-Museum, Bad Dürkheim, zur Verfügung und half beim Klären geologischer Fragen.

Der leider verstorbene Ehrenvorsitzende der Pollichia, Herr Dr. K. Bäßler aus Neustadt an der Weinstraße, gab zahlreiche Standorthinweise.

Auch Herrn Stadtschulrat A. Schäfer möchte ich danken für seine schriftlichen Mitteilungen über Trockenflora des Raumes Ludwigshafen, dessen floristische Erforschung sein Verdienst ist.

Herrn H. Lauer aus Kaiserslautern danke ich für die Bestimmung einiger Moose. Herr B. Bodensteiner, Grünstadt, machte mich auf die wertvollen Steppenheiden südlich von Kindenheim aufmerksam.

Mein Bruder W. Kahne und Fotographenlehrling Krebs aus Kulmbach haben wesentlichen Anteil am Gelingen zahlreicher Wurzelfotographien.

Nicht zuletzt sei meiner Frau Gisela herzlich gedankt für ihre vielfältige Hilfe, besonders beim Ausgraben und Präparieren der unterirdischen Pflanzenteile.

Besondere Anerkennung gebührt auch der Pollichia, dem pfälzischen Verein für Naturkunde und Naturschutz, die die Drucklegung der Arbeit ermöglichte. Einen finanziellen Beitrag leistete auch die BASF Ludwigshafen.

Der Bezirksregierung in Neustadt an der Weinstraße danke ich für die Sondererlaubnis, in pfälzischen Naturschutzgebieten arbeiten zu dürfen.

Die Pfälzische Landesbibliothek in Speyer war bei der Beschaffung von Literatur behilflich, wofür ebenfalls gedankt sei.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Arno Kahne, 6702 Friedelsheim/Pfalz, Hauptstraße 167