

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

Die Wuchstypen der mitteldeutschen Poaceen¹

Von

Helmut Mühlberg

Mit 26 Abbildungen

(Eingegangen am 17. Oktober 1966)

Die Poaceen haben einen bedeutenden Anteil an der Vegetationsdecke. Außerdem gehören zu ihnen unsere wichtigsten Kulturpflanzen. So ist es nicht verwunderlich, daß dieser Familie von botanischer und landwirtschaftlicher Seite schon immer Aufmerksamkeit geschenkt worden ist.

Eine Anzahl jüngerer Arbeiten beschäftigt sich auch mit der Morphologie der Vegetationsorgane der Poaceen. Seltener handelt es sich dabei um die Darstellung des gesamten Entwicklungsablaufes einer Art (Hürlimann 1951). Meist werden nur bestimmte Einzelfragen behandelt, wie die Entstehung der Leghalme bei *Phragmites communis* (Müller-Stoll 1936, 1952 und Weber 1956), die Entwicklung der Ausläufer von *Agropyron repens* (Palmer 1958) oder die Horstbildung von *Festuca pratensis* während des ersten Lebensjahres (Serebrjakova 1962). Wir finden für die Poaceen jedoch keine umfassenderen Wuchsformenuntersuchungen, die eine befriedigende Abgrenzung von Wuchstypen ermöglichen würden.

Die ältere Literatur ist für diesen Zweck aber noch zu ungenau. So kann man, um ein Extrem herauszugreifen, bei Hallier (1881) lesen, daß *Holcus lanatus* „aus den faserigen Wurzeln einen lockeren Rasen bildet“ oder daß *Stipa capillata* ein „kräftiges, völlig ungliedertes Rhizom“ besitzt. Zu jener Zeit sind die unterirdischen oder sich im Niveau der Bodenoberfläche befindenden Organe noch wenig beachtet worden. So konnte auch Grisebach (1872) bei der Aufstellung seiner „Vegetationsformen“ für die Poaceen nur Merkmale verwenden, die zu keiner zufriedenstellenden Gliederung führten. Er charakterisierte die Wiesengräser als „Rasen aus biegsamen Blättern“ und die Savannengräser als „Rasen von hohem Wuchs“.

Durch diese unzureichenden Grundlagen bedingt, werden bei den Poaceen auch heute noch manche morphologischen Termini uneinheitlich, zum Teil sogar rein gefühlsmäßig angewendet. So wird bei den unterirdisch kriechenden Sprossen sowohl von Ausläufern als auch von Rhizomen gesprochen. Man findet auch keine Definition für die häufig verwendeten Begriffe „lockerer Horst“ und „dichter Horst“.

¹ Die vorliegende Arbeit ist ein Teil der Dissertation des Verfassers.

Mit unserer Arbeit wurden die Wuchsformen von etwa 60 Arten der einheimischen Flora untersucht, um eine Anzahl von Termini zufriedenstellend definieren zu können und die Abgrenzung von Wuchstypen zu ermöglichen und deren gegenseitige Beziehungen aufzeigen zu können. Ihrer Bedeutung entsprechend wurde großer Wert auf das Studium der Einzeltriebe gelegt.

I. Das Wuchsformelement der Poaceen

Bei Pflanzen mit einem Hauptwurzelsystem werden den Wuchsformenuntersuchungen Individuen in verschiedenen Entwicklungsstadien zu Grunde gelegt. Bei den Poaceen haben wir Individuen aber nur in den Jugendstadien und bei den meisten annuellen Arten vor uns. Durch die sproßbürtige Bewurzelung bedingt, besitzen die einzelnen Triebe oder Gruppen von Trieben die Fähigkeit, sich zu isolieren und ein selbständiges Dasein zu führen, was auch weitgehend verwirklicht wird.

Als physiognomische Einheiten erscheinen uns bei den Poaceen die räumlich scharf umgrenzten Horste und die von Arten mit Kriech- und Ausläufertrieben gebildeten weniger scharf begrenzten Rasen. In älteren Stadien bestehen die Horste und Rasen jeweils aus kleineren Triebkomplexen, die sich durch Isolierung aus einem Individuum oder aus mehreren, die dicht beieinander keimten, gebildet haben. Sie entsprechen in gewisser Weise Einzelpflanzen, die durch vegetative Vermehrung entstanden sind. Die Isolierung erfolgt aber unregelmäßig und ungleichmäßig, so daß diese Triebkomplexe in ihrem Entwicklungszustand und in ihrem Aufbau uneinheitlich sind. Sie ist bei den rasenbildenden Gräsern intensiver als bei den Horstgräsern. Innerhalb der Horste und Rasen können auch Karyopsen keimen, und die jungen Pflanzen ordnen sich dann in die vorhandenen Sproßverbände ein.

Horste und Rasen sowie die sie aufbauenden kleineren Triebkomplexe sind wegen ihrer Unübersichtlichkeit beziehungsweise Ungleichheit als Grundlage für Wuchsformenuntersuchungen ungeeignet. Analysiert man dagegen den morphologischen Bau, die Entwicklung, die Wuchsrichtung und die Lage zum Substrat sowie die Verzweigung der Einzeltriebe, so gewinnt man auch über den Aufbau größerer Sproßverbände Klarheit. Es zeigt sich, daß jeder größere Triebkomplex aus der ständigen Wiederholung gleicher oder nur weniger verschiedener Sprosse aufgebaut ist.

Viele Horste und aus Kriechtrieben gebildete Rasen bestehen aus morphologisch gleichwertigen Sprossen. Dann stellt ein Einzeltrieb mit seinen Seitentrieben I. Ordnung bereits eine Einheit dar, die den Gesamtaufbau jedes größeren Sproßverbandes widerspiegelt.

Die Triebkomplexe können aber auch aus morphologisch unterschiedlichen Sprossen aufgebaut sein. So finden wir bei *Arrhenatherum elatius* neben den Blüentrieben regelmäßig eine Anzahl steriler Sprosse mit Halmbildung. In ihrem Aufbau unterscheiden sich also die beiden Triebarten, in ihrer Wuchsrichtung und Verzweigung verhalten sie sich dagegen völlig gleich. In diesem Falle lassen erst beide Triebarten gemeinsam den charakteristischen Bau größerer Sproßverbände erkennen.

Auch bei *Poa pratensis* bestehen die größeren sproßverbände aus unterschiedlichen Trieben. Im Gegensatz zu *A. elatius* unterscheiden sie sich aber auch in der Wuchsrichtung und in der Verzweigung. So finden wir plagiotrop wachsende unterirdische Ausläufer mit Niederblättern. Wenn diese die Bodenoberfläche durchbrechen, entstehen eine Zone gestauchter Internodien und Laubblätter. Die Knospen in den Achseln der unteren Laubblätter werden wieder zu neuen Ausläufern. Die höher angelegten Knospen werden aber in ihrer Mehrzahl zu aufrechten Sprossen mit Laubblättern und ohne Ausläuferabschnitt. Beide Triebarten stehen in enger Beziehung zueinander.

Wir wollen solche grundlegenden Einheiten, also kleine Triebkomplexe unterschiedlicher Größe, die den Gesamtaufbau größerer sproßverbände widerspiegeln, als Wuchsformelemente bezeichnen. Sie sind ein Hilfsmittel für Wuchsformenuntersuchungen in solchen Sippen, deren Glieder keine Individuen sind. Zeigt eine Art an verschiedenen Standorten größere Unterschiede in der Wuchsform, so sehen auch die Wuchsformelemente für die einzelnen Standorte unterschiedlich aus.

Auch andere Autoren haben die Abgrenzung von Einheiten, die unserem Wuchsformelement weitgehend entsprechen, für notwendig erachtet. So spricht Pallis (1915/17) vom „minor individual“ und Hürlimann (1951) von der „Individualelemente“.

II. Der Einzeltrieb als Grundlage des Wuchsformelementes

Wir unterscheiden bei den Sprossen der Poaceen drei Haupttypen: aufrechte Triebe, Kriechtriebe und Ausläufertriebe. Sie sind durch ihre Wuchsrichtung, ihre Lage zum Substrat und die Art ihrer Beblätterung charakterisiert.

Im Gegensatz dazu benutzt Suvorova (1961) als oberstes Gliederungsprinzip die Entstehungsorte der Triebe. Sie unterscheidet Bestockungssprosse, Verzweigungssprosse und Fortsetzungssprosse. Die weitere Untergliederung erfolgt weitgehend nach dem Zeitpunkt des Entstehens.

Die Bestockungsprozesse entstehen im Bereich der gestauchten Internodien an der Basis ihres Muttertriebes und die Verzweigungssprosse als Seitentriebe im Bereich des Halmes. Die Fortsetzungsprozesse gehen aus den Vegetationskegeln von Trieben hervor, die eine Entwicklungsunterbrechung durch Frost, Trockenheit oder die Mahd erfahren haben. Im weiteren wird diese Bezeichnung aber nicht nur auf die aus den Vegetationskegeln hervorgehenden sproßabschnitte angewendet, sondern auf den gesamten sproß ausgedehnt. So wird ein sproß, der seine Entwicklung im Herbst beginnt und an der basalen Stauchungszone seines Muttertriebes entsteht, als „Herbstbestockungssproß“ bezeichnet. Bei seiner Weiterentwicklung nach dem Winter ist derselbe Trieb ein „Frühjahrsfortsetzungssproß“.

1. Aufrechte Triebe

Unter aufrechten Trieben verstehen wir alle diejenigen, die von vornherein eine mehr oder weniger orthotrope Wuchsrichtung einnehmen. Dazu

gehören auch alle Sprosse, die in der Literatur als „aufsteigend“ oder „knickig aufsteigend“ bezeichnet werden. Die Kriech- und Ausläufertriebe lassen sich morphologisch von ihnen ableiten.

Die Entwicklung eines neuen Triebes beginnt mit der Entstehung einer Knospe. Siehe hierzu Pankow und von Guttenberg (1959). Während der Ausdifferenzierung rücken die Knospen meist aus der Achsel ihres Tragblattes heraus. Dieses Herausrücken ist bei den einzelnen Arten unterschiedlich und hängt von der Lage und Tätigkeit des interkalaren Meristems im Internodium der Mutterachse ab. Es kann so weit gehen, daß der Seitensproß unmittelbar unterhalb des nächst höheren Blattes zur Entfaltung kommt (*Nardus stricta*).

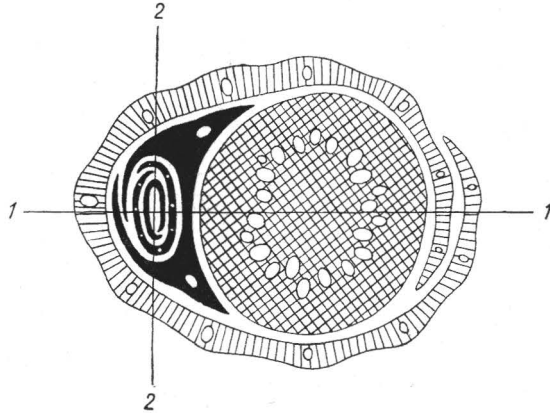


Abb. 1. Schematische Darstellung eines Querschnitts durch eine Sproßknospe (schwarz) mit Tragblatt und Abstammungsachse. Medianebene von Tragblatt und Vorblatt (1-1). Medianebene der auf das Vorblatt folgenden Blätter (2-2)

Das erste Blatt eines aufrechten Triebes ist ein adossiert stehendes Vorblatt (Abb. 1). Es hat den gleichen Aufbau wie die Vorspelze im Blütenbereich und zeigt außerdem Beziehungen zur Gestaltung der Koleoptile. Das Blatt ist häutig und chlorophyllfrei, es besitzt zwei Kiele und ist auf der abaxialen Seite offen. Die Blattränder greifen hier anfangs übereinander, später werden sie durch die Erstarkung der nachfolgenden Blätter auseinander gedrängt. In der Regel sind nur zwei Nerven vorhanden, die in den beiden Kielen verlaufen. Seltener treten in den der Achse abgewendeten Randpartien zusätzliche Nerven auf, so bei *Hordelymus europaeus*. Die Medianebene des Vorblattes eines Triebes fällt mit der seines Tragblattes zusammen. Nach Volkart (1909) soll das zweite Blatt eines Sprosses dem Vorblatt gegenüber stehen. Es zeigte sich jedoch, daß die Mediane aller auf das Vorblatt folgender Blätter senkrecht zu der von Trag- und Vorblatt gebildeten Medianebene steht (Abb. 1).

In der Blattfolge sollen nach Volkart (1909) bei intravaginalen Trieben auf das Vorblatt gleich in Scheide und Spreite gegliederte Laubblätter folgen. Wir konnten jedoch feststellen, daß in diesen Fällen auf das Vorblatt auch noch weitere Niederblätter folgen können (*Dactylis glomerata*).

Es zeigte sich jedoch, daß eine Beziehung zwischen der Länge des Vorblattes und der Gestalt der nachfolgenden Blätter besteht. Wenn das Vorblatt längere Zeit wachstumsfähig bleibt und Längen von 1 bis 6 cm erreicht, folgen gleich normale Laubblätter (*Deschampsia caespitosa*, Abb. 2A). Bei der Mehrzahl der untersuchten Arten stellt aber das Vorblatt sein Wachstum frühzeitig ein und bleibt unter 0,5 cm Länge. Dann folgt auf dieses Vorblatt eine wechselnde Anzahl weiterer Niederblätter. Die unteren bestehen nur aus den Blattscheiden, während die oberen durch den Besitz kurzer Spreiten zu den Laubblättern vermitteln. Je kleiner das Vorblatt ist, umso mehr weitere Niederblätter sind vorhanden und um so allmählicher ist der Übergang zu den Laubblättern. Vergleiche hierzu in Abb. 2 *Arrhenatherum elatius* (B) mit *Poa chaixii* (C).

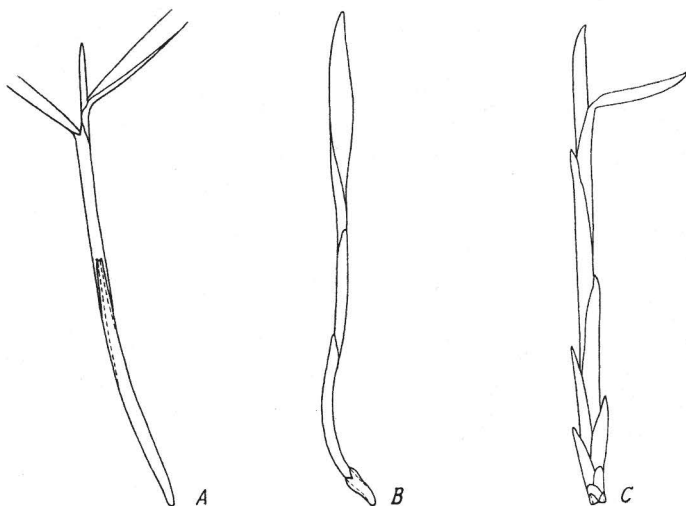


Abb. 2. Niederblattfolge an jungen Trieben von *Deschampsia caespitosa* (A), *Arrhenatherum elatius* (B) und *Poa chaixii* (C)

In der Regel sind die geschilderten Möglichkeiten artspezifisch. Es gibt aber auch Beispiele, bei denen beide Ausbildungsformen bei einer Art auftreten (*Alopecurus geniculatus*). Dann ist bei den unteren Seitensprossen ein kurzes Vorblatt mit weiteren Niederblättern und bei höher sitzenden ein langes Vorblatt vorhanden.

Das Vorblatt kann der Mutterachse so dicht ansitzen, daß kein Hypopodium in Erscheinung tritt (*Festuca pratensis*). Bei manchen Arten ist dagegen ein Hypopodium deutlich ausgebildet (Kriechtriebe von *Poa annua*).

Nach ihrer Anlegung besitzen die jungen Internodien nur eine begrenzte Zeit die Fähigkeit, sich zu gestauchten oder zu gestreckten Internodien zu differenzieren. In diesem Zeitraum ist ihr Gewebe noch weitgehend embryonal. Dieser embryonale Zustand ist während der Hauptwachstumszeit relativ kurz, die Ausdifferenzierung der Internodien erfolgt rasch. In Ruheperioden

oder Zeiten geringen Wachstums kann er aber mehrere Monate anhalten. So sind zum Beispiel die Halminternodien der Blütentriebe von *Alopecurus pratensis* und *Dactylis glomerata* bereits im Dezember nachweisbar. Gehen die Gewebe in den Dauerzustand über, so wird auch die Länge der einzelnen Internodien fixiert. Ältere gestauchte Internodien sind nicht mehr in der Lage, zur Streckung überzugehen.

Die zuerst angelegten Internodien eines Sprosses werden in der Regel zu gestauchten Internodien. Ihr Durchmesser ist größer als ihre Länge. Die so entstehende basale Stauchungszone der Triebe kann 1 bis etwa 30 Internodien umfassen. Bei normaler Entwicklung gehen die meisten Sprosse früher oder später zur Bildung gestreckter Internodien über, es entsteht der Halm, worunter wir mit Volkart (1909) eben nur den aufrechten, von gestreckten Internodien gebildeten Abschnitt eines Grastriebes verstehen.

Solange ein aufrechter Sproß nur gestauchte Internodien hervorbringt, ist er noch voll wachstums- und verzweigungsfähig. Ein Absterben kann dann meist auf äußere Einflüsse zurückgeführt werden. Geht er aber zur Bildung gestreckter Internodien über, so nähert er sich damit auch dem Abschluß seiner Entwicklung. Entweder schreitet er zur Blütenbildung, oder er stirbt als steriler Sproß ab. Bei den untersuchten Arten schwankt die Zahl der Halminternodien der Blütentriebe zwischen 2 und 8. Innerhalb einer Art haben die Halme der sterilen Sprosse stets mehr Internodien als die der fertilen.

Sterile aufrechte Triebe mit gestreckten Internodien kommen nur bei bestimmten Arten der mitteldeutschen Flora vor, für die sie dann aber typisch sind. Als Beispiele seien *Arrhenatherum elatius*, *Trisetum flavescens*, *Agropyron repens*, *Brachypodium pinnatum* und *Phragmites communis* genannt. Sie lassen sich von den Blütentrieben ableiten. So konnte für *Arrhenatherum elatius* (Volkart 1909, Bommer 1960) und *Phragmites communis* (Volkart 1909) nachgewiesen werden, daß es sich bei einem Teil der gestreckten sterilen Sprosse um unterdrückte fertile Triebe handelt. Sie besitzen dann an ihren Spitzen innerhalb der Blattscheiden rudimentäre Infloreszenzen. Bei der Mehrzahl der untersuchten Arten schließen aber diese Sprosse mit einem Laubblatt ab, was auch Palmer (1958) für *Agropyron repens* bestätigt.

Nach dieser Darstellung baut sich ein Grassproß in der Regel aus einer basalen Zone gestauchter Internodien und einer anschließenden Zone gestreckter Internodien, dem Halm, auf. Daneben findet man aber, besonders bei Arten mit dichten Horsten, auch Sprosse, die eine andere Internodienfolge zeigen. Diese Triebe bringen basal einige wenige gestauchte Internodien hervor und bilden bald 1 bis 3 gestreckte. Sie gehen damit aber noch nicht zum Aufbau eines Halmes über, sondern schreiten anschließend zur Differenzierung einer zweiten Stauchungszone. Wenn die ersten gestreckten Internodien entstehen, sind diese Sprosse, im Vergleich mit gleichalten Trieben normaler Entwicklung, noch nicht genügend erstarkt, um einen Halm aufbauen zu können. Erst auf die zweite Stauchungszone folgt früher oder später ein normaler Halm. Bei diesen Sprossen sind also in die normalerweise einheitliche basale Stauchungszone einige gestreckte Internodien eingeschaltet worden.

Meist dürfte diese Erscheinung auf äußere Einflüsse zurückzuführen sein, worauf in der Literatur auch hingewiesen ist (Volkart 1909). Innerhalb eines Horstes sind es immer nur vereinzelte Triebe, die dieses Verhalten zeigen. Meist sitzen sie peripher, können bei sehr dichtem Wuchs aber auch im Zentrum der Horste auftreten. Bei *Deschampsia caespitosa* sind sie in verstärktem Maße nach Schlickablagerungen durch Überschwemmungen zu beobachten. In allen Fällen gelangt die Verzweigungszone der Sprosse durch die Streckung in eine günstigere Lage.

Bemerkenswert ist, daß bei *Poa chaixii* die Mehrzahl der Triebe regelmäßig zwei Stauchungszonen besitzt, ohne daß äußere Ursachen zu erkennen sind (Mühlberg 1965).

Nach Weber (1936) sind alle Poaceen Knotenwurzler. Bei den aufrechten Sprossen entstehen die Wurzeln hauptsächlich, aber nicht ausschließlich, im Bereich der gestauchten Internodien. In der Regel ist nur der Vorblattknoten

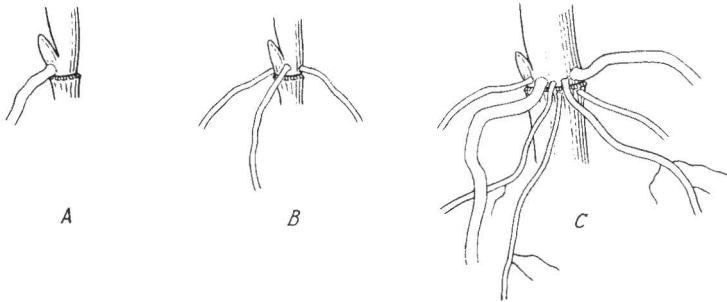


Abb. 3. Bewurzelung der Knoten von *Brachypodium pinnatum* (A), *Holcus lanatus* (B) und *Glyceria maxima* (C)

wurzelfrei. Die Zahl der pro Knoten entstehenden Wurzeln ist unterschiedlich, im allgemeinen treten 3 bis 4 auf. Dann entspringen je eine zu beiden Seiten der Seitensproßknospe, während die übrigen auf den verbleibenden Raum des Internodienumfangs verteilt sind (Abb. 3B). Es kommt aber auch vor, daß an jedem Knoten nur eine Wurzel gebildet wird, die dann meist zwischen Knospe und Tragblatt sitzt (Abb. 3A). In den aufgeführten Beispielen entstehen die Wurzeln stets oberhalb der Blattinsertion, müssen also die Basen der Blattscheiden durchbrechen, soweit diese noch nicht abgestorben und zerfallen sind. Bei manchen Arten kann die Zahl der pro Knoten entstehenden Wurzeln auch höher ansteigen, dann können auch unterhalb der Blattinsertion Wurzeln angelegt werden (Abb. 3C).

Die Wurzellänge und -dicke ist bei den einzelnen Arten sehr unterschiedlich. Die Verzweigung der sproßbürtigen Wurzeln erfolgt in der Regel bis zur II. Ordnung. Nur bei Arten mit relativ kräftigen Wurzeln, wie etwa bei *Stipa capillata* und *Molinia caerulea*, können auch Seitenwurzeln III. Ordnung auftreten (Kullmann 1953). Die Verteilung der Seitenwurzeln ist meist gleichmäßig, es kann aber in bestimmten Abschnitten auch eine Förderung der Wurzelverzweigung eintreten.

Ursprünglich dürfte bei den Poaceen in jeder Blattachsel eine Knospe zur Entwicklung gekommen sein, angefangen beim Vorblatt beziehungsweise der Koleoptile bis hinauf zum letzten Laubblatt. In verschiedenen Bereichen der Sprosse wird aber die Ausbildung der Knospen unterdrückt. Das geschieht bei den einzelnen Arten in unterschiedlichem Maße. Die Knospen sind dann nicht mehr nachweisbar, und in den betreffenden Bereichen entstehen keine Seitensprosse. Bei den Sprossen unserer Arten können zwei Zonen unterdrückter Knospenbildung auftreten. Eine befindet sich an der Basis der Triebe und die andere am Halm.

In der Regel bilden sich in den Achseln der Vorblätter und der Koleoptilen keine Knospen. Sie konnten jedoch in den Vorblattachseln von *Echinochloa crus-galli* und *Nardus stricta* beobachtet werden. Bei letzterer Art zeigt der Seitensproß, der in der Achsel des Vorblattes eines Triebes entsteht, sogar eine auffallende Förderung gegenüber den nachfolgenden. Eine Knospe in der Achsel der Koleoptile tritt regelmäßig bei dem nicht zu unserer Flora gehörenden *Brachypodium distachyum* auf. Die Knospe in der Vorblatt- und Koleoptilenachsel sitzt stets seitlich, der nächsthöheren Knospe gegenüber.

Normalerweise entsteht bei den aufrechten Trieben die erste Knospe in der Achsel des ersten, zweiten oder dritten Blattes, gleichgültig, ob es sich dabei um ein Nieder- oder Laubblatt handelt. Von da ab befindet sich dann im gesamten Bereich der gestauchten Internodien in jeder Blattachsel eine wachstumsfähige Knospe. Die basale knospenfreie Zone eines aufrechten Sprosses umfaßt also, wenn vorhanden, nur wenige gestauchte Internodien.

Auch die zweite, am Halm befindliche Zone fehlender Knospenbildung kann unterschiedliche Ausmaße besitzen. Abb. 4 zeigt einen Seitensproß I. Ordnung einer Pflanze von *Echinochloa crus-galli* mit einer Anzahl Seitentriebe höherer Ordnung. Der Seitentrieb I. Ordnung beginnt mit zwei gestauchten Internodien, dann folgen gestreckte. An seiner Basis sitzen zwei kräftige Seitentriebe II. Ordnung. Vom Vorblatt an befindet sich bei ihnen in jeder Blattachsel ein Seitensproß III. Ordnung. Die basalen Seitentriebe II. Ordnung besitzen 5 Laubblätter, beim dritten Seitentrieb II. Ordnung sind nur noch 2, und beim vierten ist nur noch 1 Laubblatt vorhanden. Der fünfte Seitensproß hat überhaupt keine Blätter mehr, so daß wir ihn auch als unteren Ast des Blütenstandes auffassen können.

Bei *E. crus-galli* erstreckt sich also die Knospenbildung über den gesamten Halm, die zweite knospenfreie Zone ist genau wie die basale nicht ausgebildet. Alle angelegten Knospen wachsen auch zu Sprossen aus. Weiter ist durch eine nach oben fortschreitende Reduktion des vegetativen Abschnittes der Seitentriebe ein allmählicher Übergang von dem vegetativen zum reproduktiven Abschnitt des Muttertriebes gegeben.

In dem Schema Abb. 5A ist ein Trieb mit wenigen gestauchten Internodien und relativ vielen gestreckten dargestellt. Die Verzweigung reicht weit am Halm hinauf, es ist aber im Gegensatz zu *E. crus-galli* eine kleine Zone fehlender Knospen- und Seitensproßbildung vorhanden (*Poa nemoralis*). In Abb. 5B ist die Zahl der gestauchten Internodien höher, die der gestreckten niedriger. Nur noch im unteren Bereich des Halmes werden Seitensprosse gebildet. Die knospen- und seitentriebsfreie Zone des Halmes ist größer

(*Arrhenatherum elatius*). Schließlich hat in Abb. 5C die Zahl der gestauchten Internodien noch weiter zugenommen, die der gestreckten ist noch geringer geworden. Der letzte Seitentrieb entsteht an der Basis des ersten gestreckten Internodiums. Die Zone fehlender Knospenbildung erstreckt sich fast über den gesamten Halm (*Festuca pratensis*).

In diesen Beispielen ist der verzweigte reproduktive Abschnitt der aufrechten Sprosse durch eine mehr oder weniger große seitentriebsfreie Zone des vegetativen Abschnittes von dessen unterem, im Dienste der Verzweigung stehenden Teiles getrennt.



Abb. 4. *Echinochloa crus-galli*. Seitentrieb I. Ordnung mit seinen Seitensprossen höherer Ordnung (Vorblätter schraffiert)

In der Regel wachsen alle in den Blattachseln aufrechter Triebe entstehenden Knospen auch zu Sprossen aus. Nur bei den Trieben, die zwei durch gestreckte Internodien getrennte Stauchungszonen besitzen, treiben meist nur die Knospen der zweiten Stauchungszone aus (*Poa chaixii*). Auch kann bei längerer Trockenheit die Weiterentwicklung am Halm angelegter Knospen beeinträchtigt werden (*Poa nemoralis*).

Der Austrieb der Knospen erfolgt meist in akropetaler Reihenfolge, denn die ältesten Knospen eines Triebes wachsen schon aus, wenn der Mutter sproß seine Entwicklung noch nicht abgeschlossen hat und noch laufend neue Knospen anlegt.

Beim Austrieb einer Knospe kann deren Tragblatt schon abgestorben und zerfallen sein, so daß sich der junge Trieb völlig frei entfalten kann. Ist das Tragblatt noch erhalten, so durchbricht der junge Seitentrieb die Basis der

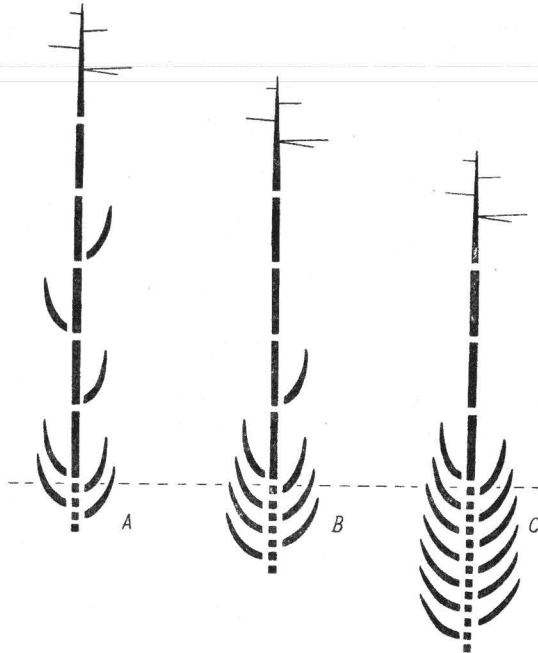


Abb. 5. Schema zur Veranschaulichung der Seitentriebbildung bei *Poa nemoralis* (A), *Arrhenatherum elatius* (B) und *Festuca pratensis* (C)

Tragblattscheide oder er bleibt mehr oder weniger lange von der Scheide umschlossen. Entsprechend wird seine Entwicklung nach Hackel (1882) als extravaginal oder intravaginal bezeichnet.

2. Kriechtriebe

In der älteren Literatur sind die Triebe der Gräser mit plagiotropen Sproßabschnitten als „Wandersprosse“ oder „Ausläufer“ bezeichnet worden (Volkart 1909). Später ist im gleichen Sinne noch der Begriff „Kriechtrieb“ verwendet worden (Klapp 1952). Volkart (1909) unterteilt die Ausläufer in „oberirdische“ und „unterirdische“ und nennt die letzteren auch noch „Stolonen“. Er weist bereits darauf hin, daß sich beide Triebarten in der Beblätterung deutlich unterscheiden.

bildung sitzen die letzten Wurzeln im Bereich der Aufrichtungsstelle, anderenfalls ist oft nur der Knoten des Grundinternodiums wurzelfrei.

Die basale Zone unterdrückter Verzweigung ist bei den Kriechtrieben nur schwach entwickelt. Die erste Knospe entsteht meist in der Achsel des zweiten oder dritten Blattes. Weiter wird in jeder Blattachsel des plagiotropen Abschnittes eine Knospe angelegt. Bei Arten mit deutlicher Halmbildung kann dieser völlig knospentfrei sein oder an seinem basalen Abschnitt noch Knospen hervorbringen. Wird kein deutlicher Halm ausgebildet, sitzt die letzte Knospe meist in der Achsel des vorletzten Blattes vor dem Blütenstand.

Bei den meisten Arten wachsen bei normaler Entwicklung alle vorhandenen Knospen zu Seitentrieben aus.

Kriechtriebe, die keinen deutlich aufrechtstehenden Halm ausdifferenzieren, sondern deren Sproßspitze beim Eintritt in die reproduktive Phase lediglich eine schräg aufsteigende Lage einnimmt, lassen sich von solchen aufrechten Sprossen ableiten, die im Bereich der gestreckten Internodien des Halmes Seitentriebe hervorbringen. Bei Kriechtrieben, die einen deutlichen Halm bilden, der vorwiegend knospentfrei ist und an dessen Basis einige verkürzte Internodien auftreten, sind außerdem Beziehungen zu solchen aufrechten Sprossen vorhanden, die zwei basale Stauchungszonen besitzen. Dann hätte der Abschnitt der eingeschalteten gestreckten Internodien eine starke Förderung erfahren.

3. Ausläufertriebe

Unter den Ausläufertrieben der Poaceen verstehen wir alle Sprosse, die in der ersten Phase ihrer Entwicklung unter plagiotroper Orientierung mit vorwiegend gestreckten Internodien wachsen und an den Knoten dieses plagiotropen Abschnittes Niederblätter tragen. Bei den untersuchten Arten befinden sich die plagiotropen Abschnitte stets im Boden.

Alle Ausläufertriebe durchbrechen früher oder später die Bodenoberfläche und gehen in die orthotrope Wuchsrichtung über, der dann entstehende aufrechte Sproßabschnitt unterscheidet sich deutlich vom ersten plagiotropen Abschnitt, den wir als Ausläufer bezeichnen.

Auch die Ausläufertriebe nehmen in der ersten Entwicklungsphase von vorn herein eine plagiotrope Wuchsrichtung ein und verhalten sich extravaginal. Sie beginnen mit einigen gestauchten Internodien, deren Zahl bei den einzelnen Arten schwankt, dann folgen die charakteristischen gestreckten. Die Länge der Ausläufer kann selbst innerhalb einer Art sehr unterschiedlich sein. So können nach Palmer (1958) die Ausläufer von *Agropyron repens* an relativ offenen Kulturstandorten, auf Äckern und in Gärten, gelegentlich bis zu 2 m lang werden, während sie in geschlossenen Gesellschaften 5 bis 15 cm Länge erreichen. Wenn die Sprosse in die orthotrope Wuchsrichtung eintreten, verhalten sie sich in bezug auf die Internodienlänge unterschiedlich. Sie können gleich mit gestreckten Internodien weiterwachsen und einen Halm aufbauen, der fertil oder steril sein kann. Sie können aber auch an der Übergangsstelle zunächst eine Stauchungszone ausbilden. Dann entsteht der Halm erst später.

Wir halten die unterschiedliche Beblätterung in Verbindung mit der Lage zur Bodenoberfläche, aber auch die deutlich verschiedene Verzweigung für so wesentliche Merkmale, daß uns eine schärfere Trennung der beiden Triebarten gerechtfertigt erscheint. Wir sprechen von Kriechtrieben und von Ausläufertrieben.

Unter den Kriechtrieben der Poaceen verstehen wir alle Sprosse, die in der ersten Phase ihrer Entwicklung unter plagiotropen Orientierung mit vorwiegend gestreckten Internodien wachsen und an den Knoten dieses plagiotropen Abschnittes, von der Basis abgesehen, normale Laubblätter tragen. Sie wachsen stets auf dem Substrat. Zu den Kriechtrieben gehören auch die bei manchen Arten auf dem Wasser flutenden Sprosse.

Die Kriechtriebe nehmen in der ersten Phase ihrer Entwicklung meist von vornherein eine plagiotope Wuchsrichtung ein. Meist sind nur die Spitzen leicht aufgebogen. Das wird durch eine Krümmung der Blattscheiden und der jungen, noch wachstumsfähigen Internodien bewirkt. Diese Krümmungen werden beim weiteren Wachstum wieder ausgeglichen.

Die Kriechtriebe bilden an der Basis nur 1 bis 3 gestauchte Internodien und bringen dann gestreckte hervor. Die Zahl der gestreckten Internodien des plagiotropen Abschnittes ist sehr unterschiedlich. Sie hängt von der Wachstumsintensität ab, aber auch vom Alter, das die Sprosse der einzelnen Arten erreichen. Bei *Poa annua* sind die Kriechtriebe kurzlebig und gehen rasch zur Blütenbildung über, dann sind 10 gestreckte Internodien schon viel. Bei Arten, die nur einmal im Jahr blühen, die übrige Zeit aber vegetativ wachsen, liegt ihre Zahl wesentlich höher (*Poa trivialis*). Manchmal können zwischen die gestreckten Internodien einige gestauchte eingeschaltet sein, ohne daß der Gesamteindruck eines Kriechtriebes verloren geht (*Deschampsia flexuosa*).

Treten die Kriechtriebe in die reproduktive Phase ein, so gehen sie in eine mehr oder weniger orthotrope Wuchsrichtung über. Bei manchen Arten wird ein deutlicher Halm ausgebildet, der steil aufrecht steht. An der Umbiegungsstelle treten öfter einige verkürzte Internodien auf. Der Durchmesser der Halminternodien ist oft größer als der der gestreckten Internodien des plagiotropen Abschnittes. Bei anderen Arten wird beim Eintritt in die reproduktive Phase kein deutlicher Halm ausgebildet. Dann nimmt meist nur das Grundinternodium des Blütenstandes eine schräg aufsteigende Lage ein.

Über die Blattfolge gilt das gleiche, was bei den aufrechten Trieben gesagt wurde. Meist tritt ein kurzes Vorblatt mit 2 bis 3 weiteren Niederblättern auf, seltener ist ein langes Vorblatt zu beobachten, auf das gleich normale Laubblätter folgen.

Bei den meisten Kriechtrieben werden im gesamten Bereich der gestauchten und gestreckten Internodien des plagiotropen Abschnittes reichlich sproßbürtige Wurzeln gebildet. Vom ersten Knoten abgesehen, sind in der Regel alle anderen zur Wurzelbildung befähigt. Wie bei den meisten aufrechten Trieben entstehen pro Knoten 3 bis 4 Wurzeln. Es gibt aber auch Kriechtriebe mit entschieden spärlicherer Bewurzelung. So kommt es vor, daß nur an vereinzelt Knoten 1 bis 2 Wurzeln gebildet werden. Bei deutlicher Halm-

Das Vorblatt bleibt stets unter 5 mm Länge. Es folgen im gesamten Bereich des plagiotropen Abschnittes weitere Niederblätter, die die gestreckten Internodien umfassen. Beim Eintritt der Sprosse in die orthotrope Wuchsrichtung erfolgt der Übergang von den Niederblättern über Blätter mit kurzen Spreiten zu normalen Laubblättern.

Bei den meisten Arten entstehen am plagiotropen Sproßabschnitt vom zweiten Knoten ab in der Regel 3 bis 4 Wurzeln. Nur selten ist die Bewurzelung geringer (*Brachypodium pinnatum*).

Die erste Knospe eines Ausläufertriebes kann in der Achsel des zweiten Blattes entstehen, es kann aber auch die gesamte basale Stauchungszone knospenfrei sein. Am plagiotropen Abschnitt bildet sich in jeder Blattachsel eine Knospe. Das ist auch an der zweiten Stauchungszone der Falle, wenn eine solche vorhanden ist. Der nachfolgend gebildete Halm trägt höchstens in seinem unteren Bereich noch Knospen.

Bei ungestörter Entwicklung treibt von den Knospen des plagiotropen Abschnittes nur eine geringe Anzahl aus. Diese Sprosse werden meist zu neuen Ausläufertrieben unterschiedlicher Länge. Die im Bereich der Durchbruchstelle sitzenden Knospen treiben dagegen stets aus. Sie werden entweder zu Ausläufertrieben oder zu aufrechten Sprossen ohne Ausläuferabschnitt.

Auch die Ausläufertriebe lassen sich von aufrechten Sprossen ableiten. Wird beim Übergang von der plagiotropen zur orthotropen Wuchsrichtung eine Stauchungszone ausgebildet, so sind deutliche Beziehungen zu solchen aufrechten Sprossen vorhanden, bei denen zwei basale Stauchungszonen vorliegen, die durch gestreckte Internodien getrennt sind. Der Abschnitt der eingeschalteten gestreckten Internodien wäre dann bei den Ausläufertrieben gefördert. Dazu käme noch eine Vermehrung der sonst nur an der Sproßbasis vorhandenen Niederblätter.

III. Die Wuchstypen der mitteldeutschen Poaceen

In der Literatur um die Jahrhundertwende wird bei der allgemeinen Charakterisierung des vegetativen Aufbaus der Gräser meist zwischen Rhizom (Hackel 1882, Volkart 1909) oder Grundachse (Ascherson und Graebner 1898–1902) einerseits und dem Stengel andererseits unterschieden. Man verstand dabei unter Rhizom oder Grundachse die basalen Teile der Sprosse, die sich gegenüber den Stengeln durch eine längere Lebensdauer auszeichnen. Der Stengel entspricht unserem Halm. Die von Troll (1937) für das Rhizom gegebene Definition wird von den Gräsern nur in wenigen Fällen erfüllt.

In der zitierten Literatur wird auch unterschieden zwischen Pflanzen, deren Sprosse dicht zusammen stehen und gut umgrenzte Triebkomplexe bilden, und solchen, deren Sprosse zum Teil in größeren unregelmäßigen Abständen wachsen, so daß die Ausdehnung einer Pflanze schwer zu erkennen ist.

Die ersteren wurden anfangs als „rasenbildend“ bezeichnet. Nach Ascherson und Graebner (1898–1902) ist dieser Wuchs durch eine „sehr

kurz kriechende Grundachse“ bedingt. Dagegen hält Hackel (1882) eine intravaginale Entwicklung für entscheidend. Nach Volkart (1909) kann dieser Wuchs sowohl bei intravaginaler als auch bei extravaginaler Entwicklung der Sprosse auftreten. Er verwendet nicht den Begriff „rasenbildend“, sondern spricht von „Büschen“ oder „Horsten“, die sich durch kurzgliedrige Rhizome auszeichnen sollen.

Der zweite Fall ist von den Autoren nur beschrieben, aber nicht mit einem Namen belegt worden. Hackel (1882) hält für diesen Wuchs das Vorkommen von ober- oder unterirdischen Ausläufern für entscheidend. Ascheron und Graebner (1898–1902) erklären dieses Verhalten durch „mehr oder weniger lang kriechende Grundachsen“ und Volkart (1909) spricht vom Auftreten von Ausläufern oder Wandersprossen beziehungsweise von langgliedrigen Rhizomen.

Im Laufe der Zeit hat sich für den ersten Fall der Begriff „Horst“ durchgesetzt und für den zweiten der Begriff „Rasen“ eingebürgert (z. B. Klapp 1952). Wir benutzen diese Begriffe für die Hauptgliederung unserer Wuchstypen.

Ein Horst ist ein räumlich scharf umgrenzter Sproßverband geringer Ausdehnung, dessen Triebe von vornherein mehr oder weniger orthotrop wachsen und in den basalen Abschnitten vorwiegend aus gestauchten Internodien bestehen. Ein Rasen ist ein räumlich weniger scharf umgrenzter Sproßverband unterschiedlicher Ausdehnung, bei dem alle oder ein Teil der Triebe in der ersten Phase ihrer Entwicklung plagiotrop wachsen und in den basalen Abschnitten vorwiegend aus gestreckten Internodien bestehen.

1. Der lockere Horst

In der Literatur findet man häufig die Begriffe „lockerer Horst“ und „dichter Horst“. Es liegt aber keine Definition dafür vor, ihre Anwendung erfolgt meist mehr oder weniger gefühlsmäßig. Wir verstehen unter lockeren Horsten alle diejenigen, an deren aufrechten Trieben bei normaler Entwicklung auch im Bereich der gestreckten Halminternodien Seitensprosse entstehen.

Durch die Verzweigung am Halm ist ein Teil der Seitensprosse stärker auseinandergerückt, wodurch der lockere Bau dieser Horste bewirkt wird. Zu lockeren Horsten gehören z. B. die ersten beiden Triebe in Abb. 5. Es können im Bereich der gestreckten Halminternodien mehrere Seitensprosse sitzen (Abb. 5A), mindestens muß aber einer an der Basis des zweiten gestreckten Internodiums vorhanden sein (Abb. 5B), wenn ein Sproß zu einem lockeren Horst gehören soll. Die Zahl der gestauchten Internodien ist bei den Trieben der lockeren Horste relativ niedrig, die der gestreckten oft hoch. Gehen die Sprosse zur Streckung über, so können sie ihre Entwicklung als fertile oder als sterile Triebe abschließen.

Als erstes Beispiel für einen lockeren Horst sei *Poa nemoralis* genannt. Es sollen nur die Verzweigungsverhältnisse erläutert werden, woraus die Zugehörigkeit zum Wuchstyp des lockeren Horstes zu erkennen ist. Eine ausführliche Schilderung der Wuchsform erfolgte bereits (Mühlberg 1965).

In Abb. 6 ist ein Triebkomplex dieser Art im Winterstadium dargestellt. Es sind 4 noch gut erhaltene Blüentriebe der letzten Vegetationsperiode. Bei *Poa nemoralis* bringen alle Sprosse, die sich strecken, Blütenstände hervor. Die abgebildeten Triebe verkörpern zwei selbständige Komplexe, da das verbindende Internodium des Sprosses **H**, der aus der vorletzten Vegetationsperiode stammt, bereits tot ist. Der linke Komplex wird von einem Trieb

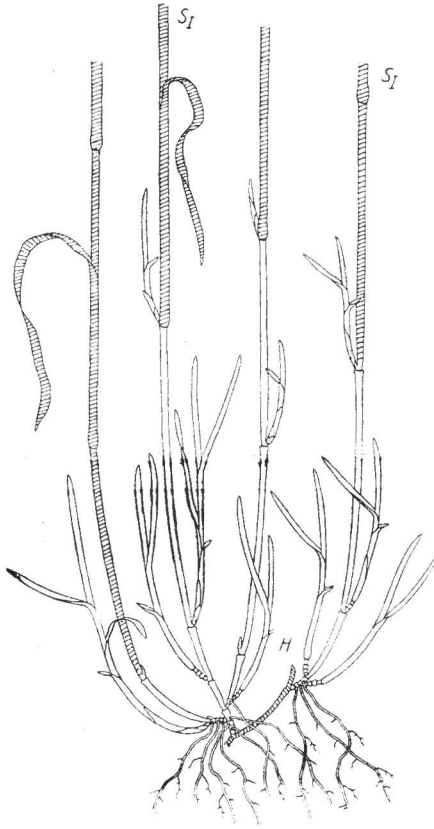


Abb. 6. Triebkomplex¹ von *Poa nemoralis* im Winterstadium (abgestorbene Teile schraffiert)

(**SI**) mit 2 ebensoweit entwickelten basalen Seitensprossen (**SII**) gebildet, der rechte dagegen von einem Einzeltrieb. Dazu kommen die bei beiden Komplexen vorhandenen jungen Sprosse. Die Blätter der gestreckten Triebe sind alle tot, desgleichen sind alle nicht in die Verzweigung einbezogenen Internodien abgestorben.

¹ Anmerkung zu den Abbildungen. Bei den Darstellungen der Triebkomplexe sind zum Teil die unteren Blätter entfernt worden. Nur so lassen sich die Internodien- und Verzweigungsverhältnisse übersichtlich wiedergeben. Aus dem gleichen Grunde ist, falls nichts anderes vermerkt, nur $\frac{1}{3}$ der tatsächlich vorhandenen Wurzeln gezeichnet worden.

Auch am Halm sind junge Sprosse vorhanden, teilweise noch an der Basis des vierten gestreckten Internodiums. Diese Tatsache ist für die Zuordnung von *P. nemoralis* zum Wuchstyp des lockeren Horstes entscheidend. Die basalen Seitensprosse fungieren als Erneuerungstriebe, sie setzen die Entwicklung des Horstes im folgenden Frühjahr fort. Die meisten Seitensprosse der Halme sterben dagegen im Winter ab, sie sind Bereicherungstriebe. Neben Trieben mit reicher Halmverzweigung kommen auch solche vor, deren Knospen in den Achseln der Halmblätter nicht austreiben. Sie sind in der Minderheit und besonders in trockenen Sommern zu beobachten.

Weiter gehört *Lolium perenne* zum Wuchstyp des lockeren Horstes. In Abb. 7 ist ein blühender Trieb mit einem Teil seiner Seitensprosse dargestellt.

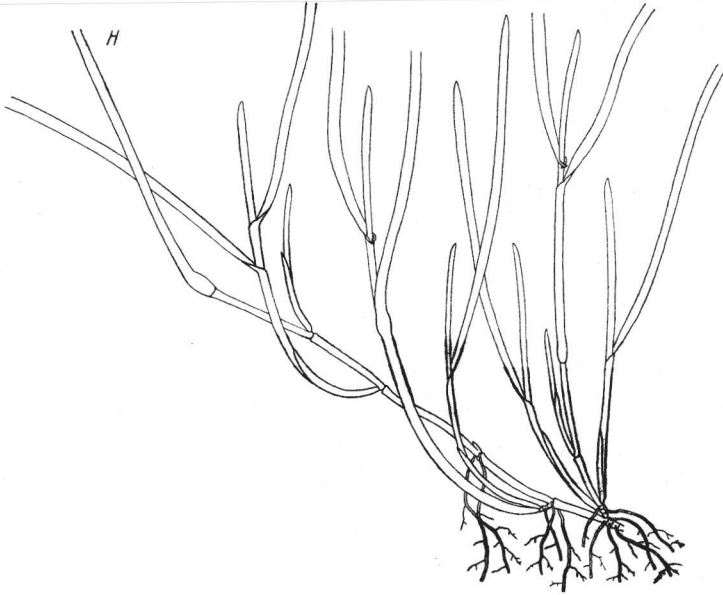


Abb. 7. Aufsteigender Blütentrieb (H) von *Lolium perenne* mit den Seitensprossen, die im Bereich der gestreckten Internodien sitzen

Die beiden untersten Seitensprosse I. Ordnung sind nicht mit wiedergegeben, sie waren bereits soweit entwickelt, daß sie fast gleichzeitig mit ihrem Muttertrieb zur Blüte gelangten. Das abgebildete Stadium ist aus dem Sommerhalbjahr. Auch bei dieser Art bilden alle Triebe, die zur Streckung übergehen, Blütenstände.

Die Halme stehen nicht so gerade aufrecht wie bei *Poa nemoralis*, sondern wachsen mehr aufsteigend. Dadurch fallen die im Bereich der gestreckten Internodien entstehenden Seitensprosse nicht so leicht ins Auge. Oft ist nur die Basis des Grundinternodiums des Blütenstandes seitentriebsfrei. Die am Halm entspringenden Seitentriebe können leichter wurzeln als bei *Poa nemoralis* und bilden schneller Seitentriebe höherer Ordnung. Aus dem aufsteigenden Wuchs der Halme läßt sich die gute Trittfestigkeit des Grases erklären.

Die Sprosse bilden regelmäßig ein langes Vorblatt mit nachfolgend voll entwickelten Laubblättern. Im Sommerhalbjahr bringen sie in der Regel nur 3 gestauchte Internodien hervor, dann 4 bis 5 mittellange gestreckte und schließlich das lange Grundinternodium des Blütenstandes. Wurzeln entstehen im Bereich der gestauchten und unteren gestreckten Internodien. Die erste Knospe eines Sprosses sitzt in der Achsel des ersten Laubblattes. Unter günstigen Wuchsbedingungen treiben die Knospen früh aus, so daß stets Seitensprosse in den unterschiedlichsten Entwicklungssadien vorhanden sind.

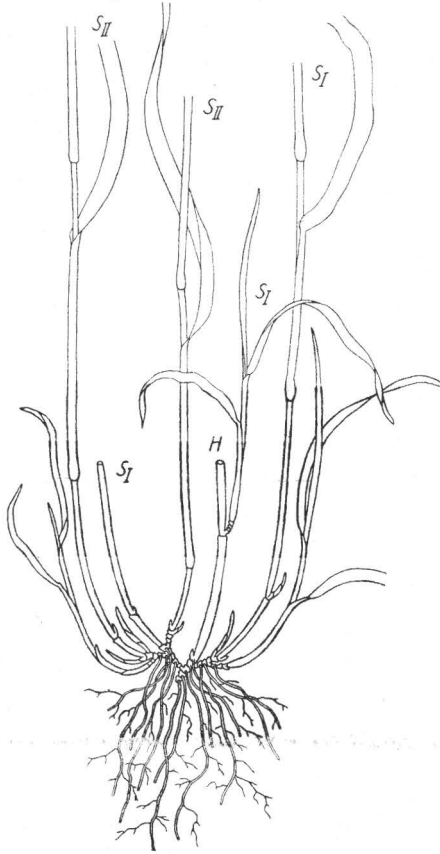


Abb. 3. Triebkomplex aus einem Horst von *Trisetum flavescens* etwa 3 Wochen nach dem ersten Schnitt

In Abb. 22, 1 u. 2 sind die Wachstumsformelemente für *Poa nemoralis* und *Lolium perenne* dargestellt. Bei beiden Arten besteht dieses nur aus einem Einzeltrieb mit seinen Seitensprossen I. Ordnung, da sich alle Triebe gleich entwickeln, also keine Differenzierung vorliegt. Bei beiden Arten geht die Verzweigung weit am Halm hinauf. Unterschiede bestehen zwischen den aufrecht stehenden Blütentrieben von *P. nemoralis* und den mehr aufsteigend wachsenden von *L. perenne*.

Stärkere Unterschiede zu diesen beiden Arten zeigt *Trisetum flavescens*. Abb. 8 zeigt einen Triebkomplex aus einem Horst etwa 3 Wochen nach dem ersten Schnitt. Der Haupttrieb (H) und der untere der beiden Seitensprosse I. Ordnung (SI) sind dem Schnitt zum Opfer gefallen. Wäre der Horst nicht geschnitten worden, so würden diese Triebe jetzt absterben. Der nächste höhere Seitenprozeß I. Ordnung und 2 Seitensprosse II. Ordnung (SII) haben sich inzwischen gestreckt. Außerdem sind noch eine Anzahl Seitentriebe

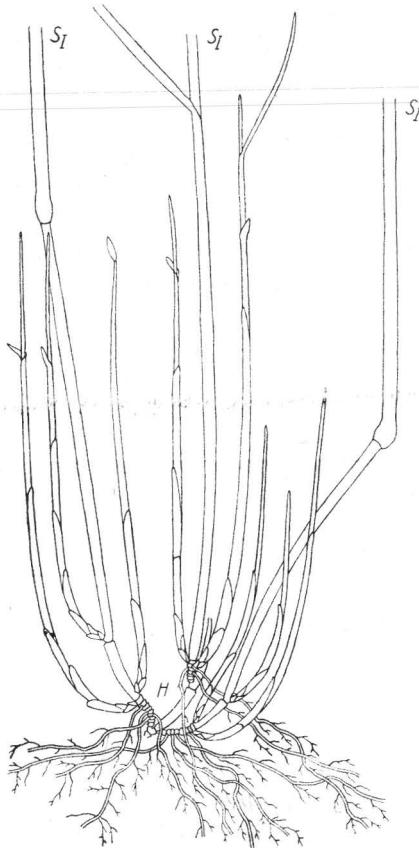


Abb. 9. Triebkomplex aus einem Horst von *Calamagrostis arundinacea* im Herbststadium

höherer Ordnungen in verschiedenen Entwicklungsstadien vorhanden, woran die Kontinuität des Wachstums zu erkennen ist.

Im Winter bilden die Triebe bis zu 8 gestauchte Internodien, im Sommer weniger. Die Halme bestehen in der Regel aus 5 gestreckten Internodien. Auf das Vorblatt folgen noch 3 weitere Niederblätter. Die erste Knospe eines Sprosses entsteht in der Achsel des dritten Niederblattes.

Die Seitentriebbildung geht nicht so weit am Halm hinauf wie bei den besprochenen Arten. Der letzte Seitensproß sitzt an der Basis des zweiten

Halminternodiums. Das genügt aber, um das Gras zu den lockeren Horsten zu rechnen. Bis zur Basis des zweiten gestreckten Internodiums reicht auch die Wurzelbildung am Halm.

Ein weiterer Unterschied zu *Poa nemoralis* und *Lolium perenne* ist, daß eine Differenzierung in Blüten- und Laubtriebe vorliegt. Die sterilen Triebe müssen bei der Aufstellung des Wuchsformelementes (Abb. 22, 3) mit berücksichtigt werden, denn nur Blüten- und Laubsprosse zusammen sind für den Gesamtaufbau größerer Sproßverbände charakteristisch.

Durch das Auftreten von sterilen Sprossen neben den Blütentrieben und durch das geringere Ausmaß der Seitentriebebildung am Halm ist *Trisetum flavescens* gegenüber *Poa nemoralis* und *Lolium perenne* als morphologisch abgeleitet anzusehen. Die Art läßt sich an *P. nemoralis* anschließen.

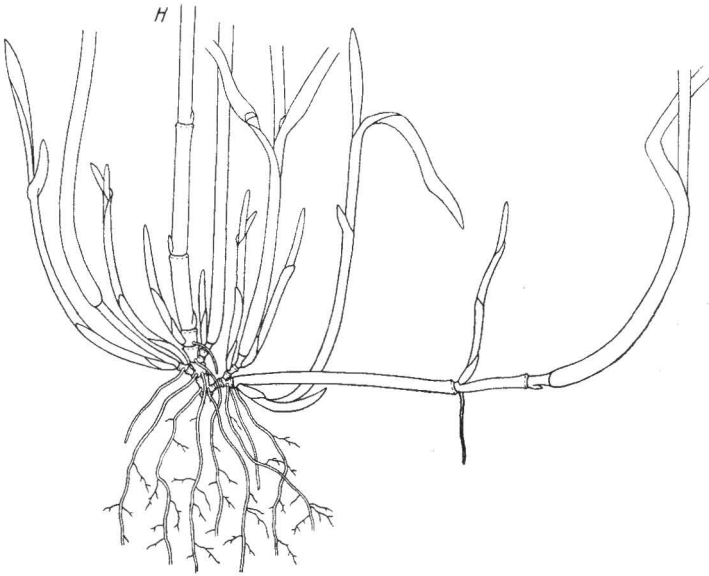


Abb. 10. Blütentrieb (H) aus einem Horst von *Holcus lanatus* mit seinen Seitensprossen. Der untere rechte Seitensproß wird zu einem Kriechtrieb

Bei *Trisetum flavescens* ist das erste gestreckte Internodium des Halmes meist mehrere Zentimeter lang, wodurch der am zweiten gestreckten Internodium entstehende Seitensproß deutlich von der Basis des Muttertriebes entfernt sitzt. Bei manchen Arten mit lockeren Horsten ist aber das erste Halminternodium kaum über 1 cm lang. Das trifft für *Calamagrostis arundinacea* (Abb. 9) zu. Die Grundlage des Komplexes wird von dem Rest eines Triebes gebildet, der aus der vorangegangenen Vegetationsperiode stammt (H). Er trägt 3 Seitensprosse I. Ordnung (SI), wovon sich die beiden unteren im letzten Jahr gestreckt haben. Jeweils das erste Internodium ihrer Halme ist sehr kurz. Dadurch rückt der an der Basis des zweiten gestreckten Internodiums sitzende Seitensproß näher an die unteren heran, und die Zugehörigkeit zum Wuchstyp des lockeren Horstes tritt nicht so klar in Erscheinung.

Weiter ist in Abb. 10 ein Triebkomplex von *Holcus lanatus* wiedergegeben. Die Sprosse dieser Art bilden 3 bis 5 gestauchte Internodien und ein kurzes Vorblatt, auf das noch 2 weitere Niederblätter folgen. Vom zweiten Blatt an entsteht in jeder Achsel eine Knospe, auch im Bereich der unteren Halminternodien. Der Austrieb dieser Knospen erfolgt meist nur dann, wenn die Halmbasis eine schräge Lage einnimmt. Die meisten überwinterten Sprosse werden zu Blütriebriegen, während die im Frühjahr angelegten vegetativ wachsen. Nur wenn das Gras zeitig geschnitten wird, können auch solche Sprosse Blütenstände hervorbringen, die dann aber relativ spät erscheinen.

Ein Teil der Sprosse nimmt beim Übergang zur Bildung gestreckter Internodien eine plagiotrope Wuchsrichtung ein. Ein solcher Sproß ist in Abb. 10 als unterer rechter Seitentrieb dargestellt. Durch die plagiotrope Wuchsrichtung und die damit im Zusammenhang stehende Möglichkeit einer Wurzelbildung an den Knoten der gestreckten Internodien ist der Wachstumsfähigkeit dieser Triebe nicht so schnell eine Grenze gesetzt wie bei den aufrechten Sprossen. Diese plagiotropen Sprosse geben aber ihre Verbindung mit dem zentralen Teil des Horstes nicht auf. In einer gewissen Entfernung vom Zentrum bilden sie keine sproßbürtigen Wurzeln mehr.

Das Wachstum der plagiotropen Triebe hält bis zum Frosteintritt an. Sie besitzen dann bis zu 10 gestreckte Internodien. Im Winter sterben sie in der Regel bis auf die gestauchte Basalzzone ab. Die dort sitzenden Seitensprosse werden in der folgenden Vegetationsperiode zu Blütriebriegen.

Die plagiotropen Sprosse von *Holcus lanatus* sind Kriechtriebe. Sie sind aber nur an ihrer Basis stärker bewurzelt und gelangen nie zur Blüte. In bezug auf den gesamten Horst sind sie Bereicherungstriebe. Die wesentlichen Sprosse des Horstes, die Blütriebriegen, stehen stets aufrecht. Die Horstnatur wird auch nie aufgegeben. Den Wuchstyp von *Holcus lanatus* können wir daher als lockeren Horst mit Kriechtrieben bezeichnen. Das Wuchsformelement ist in Abb. 22, 4 dargestellt.

2. Der dichte Horst

Unter dichten Horsten verstehen wir alle diejenigen, an deren aufrechten Trieben im Bereich der gestreckten Halminternodien keine Seitensprosse entstehen.

Die Knospenbildung bleibt auf den Bereich der gestauchten Internodien beschränkt, abgesehen von der obersten Knospe, die an der Basis des ersten Halminternodiums entsteht. Zu einem dichten Horst gehört der Trieb in der schematischen Abb. 5C. Die Zahl der gestauchten Internodien ist meist höher als bei den lockeren Horsten, die der Halminternodien oft niedriger. Sterile Sprosse mit gestreckten Internodien treten nie auf. Die Triebe gehen nur dann zur Bildung eines Halmes über, wenn sie in die reproduktive Phase eintreten.

Der Wuchstyp des dichten Horstes läßt sich von dem des lockeren Horstes ableiten. Wenn die bei den lockeren Horsten an den Halmen entstehenden Seitensprosse nicht mehr ausgebildet werden, ja ihre Knospen sich überhaupt nicht mehr entwickeln, dann ist schon das Hauptkriterium für einen dichten

Horst erfüllt. In trockenen Sommern kann man bei manchen Arten mit lockeren Horsten beobachten, daß die am Halm angelegten Knospen nur spärlich austreiben. Dieses Verhalten weist auf die Möglichkeit unserer Ableitung hin. Die größten Beziehungen bestehen zu solchen lockeren Horsten, bei denen keine Differenzierung in fertile und sterile Sprosse eintritt.

In Abb. 11 ist als Beispiel für einen dichten Horst ein Triebkomplex von *Dactylis glomerata* dargestellt. Es ist ein blühender Sproß (H), bei dem, um die Übersichtlichkeit zu wahren, nur die oberen gestauchten Internodien mit

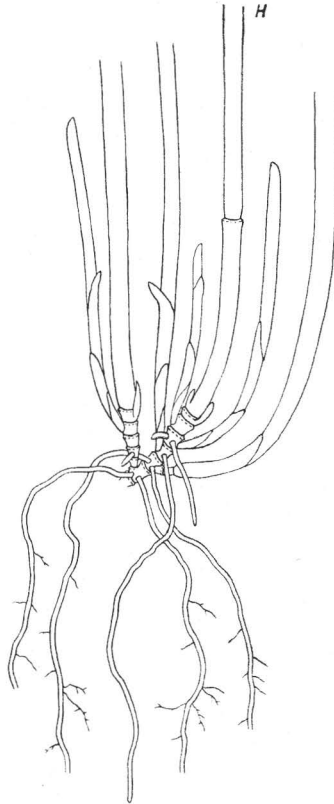


Abb. 11. Blütentrieb (H) von *Dactylis glomerata* mit den oberen Seitensprossen

den zugehörigen Seitentrieben wiedergegeben sind. Die Sprosse entwickeln insgesamt 15 bis 20 gestauchte Internodien, bevor sie zur Halmbildung übergehen.

Bei den Trieben von *D. glomerata* folgen auf das Vorblatt noch zwei weitere Niederblätter. Das letzte besitzt oft schon eine kurze Spreite. Die unterste Knospe entsteht in der Achsel des zweiten Niederblattes, die oberste an der Basis des ersten Halminternodiums. Der Austrieb der Knospen erfolgt in akropetaler Reihenfolge. Alle Seitensprosse entwickeln sich genau wie ihre Muttertriebe, so daß ein Wuchsformelement wieder nur aus einem

Einzeltrieb mit seinen Seitensprossen I. Ordnung besteht. Die Seitensprosse wachsen unter günstigsten Bedingungen sehr rasch. So ist es nicht selten, daß untere Seitensprosse I. Ordnung zusammen mit ihrem Muttertrieb blühen, während obere sich noch im Knospenstadium befinden. Schon bei den wenigen, in Abb. 11 wiedergegebenen Sprossen sind erhebliche Unterschiede im Entwicklungsstadium zu erkennen.

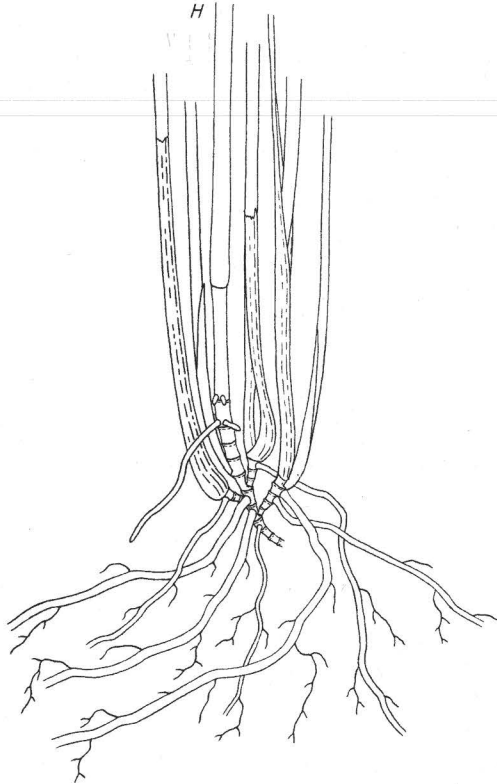


Abb. 12. Triebkomplex aus einem Horst von *Stipa capillata* im Winterstadium

Gelegentlich kommt es bei *D. glomerata* vor, daß auch an der Basis des zweiten gestreckten Internodiums noch ein Seitensproß entsteht, der aber bald zugrunde geht. Diese Erscheinung ist noch als eine Beziehung zu den lockeren Horsten aufzufassen. Bei allen anderen Arten mit dichten Horsten ist sie niemals beobachtet worden.

Auch *Stipa capillata* ist ein Beispiel für den Wuchstyp des dichten Horstes. Die Zahl der gestauchten Internodiums der Sprosse ist nicht so hoch wie bei *Dactylis glomerata*, sie schwankt um 12. Niedrigere Zahlen der gestauchten Internodiums sind auch für andere Arten mit dichten Horsten, die an trockenen Standorten wachsen, charakteristisch.

Der Triebkomplex in Abb. 12 ist ein Winterstadium. Es handelt sich um einen Sproß, der im letzten Jahr geblüht hat (**H**), und um dessen Seitentriebe. Der gesamte Komplex ist 4 Jahre alt, dennoch sind nur 4 Seitentriebe I. Ordnung vorhanden, von denen sich bis jetzt nur einer weiter verzweigt hat, was die äußerst langsame Entwicklung der Art erkennen läßt.

Die Sprosse besitzen ein langes Vorblatt, auf das gleich normale Laubblätter folgen. Die Halme sind stets knospenfrei. Die Wurzelbildung ist spärlich, an manchen Knoten werden keine Wurzeln gebildet. Das Wuchsformelement von *S. capillata* ist in Abb. 22, 9 wiedergegeben.

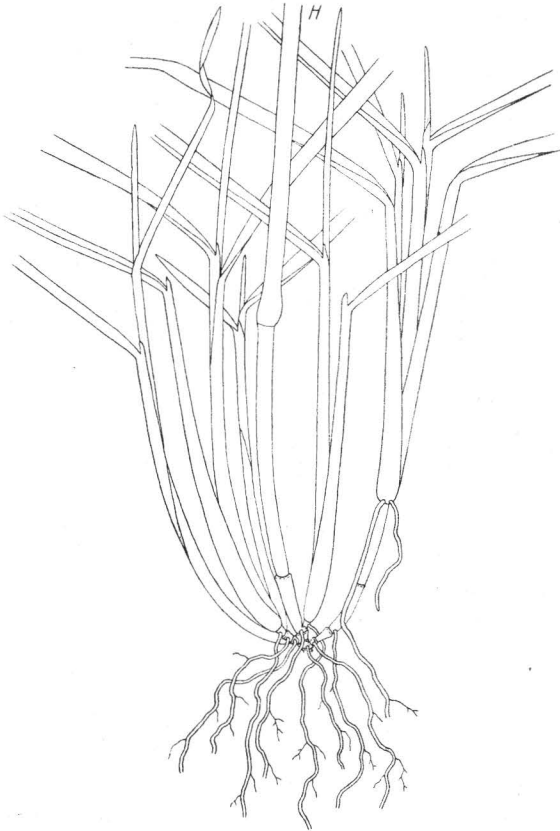


Abb. 13. Triebkomplex aus einem Horst von *Deschampsia caespitosa* während der Blütezeit. Der rechte untere Seitensproß I. Ordnung mit Streckungszone

Weiter ist in Abb. 13 ein Triebkomplex von *Deschampsia caespitosa* während der Blütezeit wiedergegeben. Von dem Blütrieb (**H**) sind nur die oberen gestauchten Internodien mit den zugehörigen Seitensprossen dargestellt worden. Der oberste Seitensproß sitzt an der Basis des ersten Halminternodiums. Der untere Seitensproß I. Ordnung (rechts) beginnt mit 2 gestauchten Internodien, dann folgen 2 gestreckte. Seitensprosse sind in diesem

Bereich nicht entwickelt, während sonst meist schon in der Achsel des zweiten Blattes der erste Seitensproß entsteht. Auf die gestreckten Internodien folgt wieder eine Anzahl gestauchter, in deren Bereich die Verzweigung erfolgt.

Bei den meisten Arten mit dichten Horsten kann die basale Zone der gestauchten Internodien gelegentlich in 2 Stauchungsabschnitte geteilt sein, indem gestreckte Internodien eingeschaltet werden. Diese Erscheinung steht meist mit einer Erhöhung des umgebenden Substrats in Verbindung.



Abb. 14. Triebkomplex aus einem Horst von *Festuca arundinacea* im Herbststadium. Die Sprosse A und B mit Streckungszone

Bei *D. caespitosa* liegt die Streckungszone in der Laubblattregion, da nur ein Niederblatt, das Vorblatt, vorhanden ist. Das Wuchsformelement ist in Abb. 22, 10 wiedergegeben.

In Abb. 14 ist ein Triebkomplex von *Festuca arundinacea* in einem Herbststadium dargestellt. Der abgebildete Haupttrieb (**H**) ist ein kräftig entwickelter Seitensproß eines Blütentriebes des gleichen Jahres. Er trägt Seitensprosse I. und II. Ordnung in den verschiedensten Entwicklungsstadien. Die Zahl der

Niederblätter pro Trieb ist bei dieser Art schwankend. Entweder ist nur das Vorblatt vorhanden, oder es treten daneben noch 1 bis 4 weitere Niederblätter auf. Sind mehrere Niederblätter vorhanden, so kann eine auftretende Streckungszone entweder die Übergangsregion von Nieder- zu Laubblättern umfassen (Trieb A in Abb. 14), oder sie kann auch völlig in der Niederblattregion liegen (Trieb B in Abb. 14). Im letzten Falle sind Beziehungen zu Ausläufertrieben vorhanden. Das Wuchsformelement von *F. arundinacea* ist in Abb. 22, 11 dargestellt.

Tritt die Teilung der basalen Stauchungszone durch Einschaltung gestreckter Internodien regelmäßig bei der Mehrzahl der Triebe eines Horstes auf, so ist der Wuchs der betreffenden Art entschieden lockerer als bei typischen dichten Horsten. Wir haben das bisher nur bei *Poa chaixii* beobachtet (Mühlberg 1965) und für diese Art einen eigenen Wuchstyp aufgestellt, der als „aufgelockerter Horst“ bezeichnet wurde. Die Beziehungen zum Wuchstyp des dichten Horstes sind eindeutig.

3. Übergänge zwischen Horst- und Kriechtriebgräsern

Deschampsia flexuosa zeichnet sich an verschiedenen Standorten durch unterschiedliche Wuchsformen aus. Die Unterschiede können so groß sein, daß die Pflanzen verschiedenen Wuchstypen zugeordnet werden müssen.

In Abb. 15A ist ein Triebkomplex eines dichten Horstes dargestellt, der auf einem sandigen Wege eines Fichtenforstes im Mittelgebirgsraum gewachsen ist. Der Haupttrieb des Komplexes (**H**) hat geblüht, seine Seitensprosse befinden sich noch im vegetativen Wachstum mit gestauchten Internodien. Am Halm des Hauptsprosses haben sich keine Seitentriebe gebildet.

Der Triebkomplex in Abb. 15B gehört ebenfalls zu einem dichten Horst, zeigt aber deutliche Auflockerungen. Bei einem Teil der Sprosse ist im Bereich der basalen gestauchten Internodien eine Streckungszone eingeschaltet. Der Horst, zu dem dieser Triebkomplex gehört, ist unweit des ersten gewachsen, aber an einer schattigen Stelle.

Der Sproßkomplex in Abb. 15C ist im Gegensatz zu den beiden vorangegangenen dem Wuchstyp der Kriechtriebgräser zuzuordnen. Die Triebe wachsen plagiotrop auf dem Boden und bilden vorwiegend gestreckte Internodien. Zwischen diese werden unregelmäßig einige gestauchte eingeschaltet. Die Entwicklung von Knospen und Seitensprossen ist unregelmäßig. Als Kriechtriebgras wächst *D. flexuosa* in den Mittelgebirgswiesen und auch in den Berg-Fichtenwäldern.

D. flexuosa kann also je nach dem Standort als Horstgras oder als rasenbildendes Gras auftreten.

Auch *Alopecurus aequalis* stellt in gewisser Weise einen Übergang zwischen Horst- und Rasenwuchs dar. An Standorten, die zumindest im Sommer oberflächlich austrocknen, bildet die Art kleine Horste. Die Sprosse dieser Horste sind aber keine aufrechten Triebe, sondern typische Kriechtriebe. Sie erreichen keine großen Längen, da sie rasch zur Blütenbildung übergehen. Es tritt auch keine Isolierung der einzelnen Triebe ein, da die Horste nicht

alt werden. An ständig feuchten Standorten und im Wasser ist die Art rasenbildend, und es tritt auch Isolierung der Kriechtriebe ein. Die horstige Wachstumsform läßt sich als Jugendstadium der rasenbildenden Ausbildungsform auffassen, denn alle rasenbildenden Arten wachsen in ihrer Jugend horstig. Durch die Kurzlebigkeit erfolgt aber keine Weiterentwicklung.

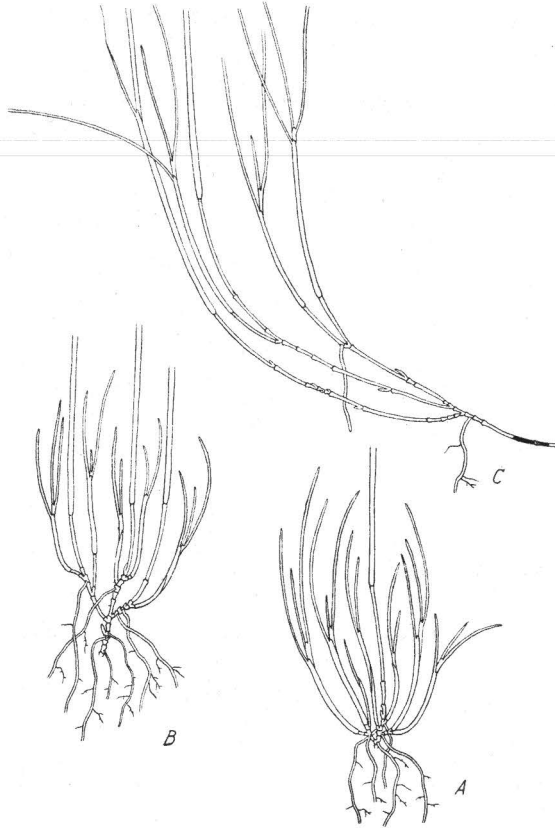


Abb. 15. *Deschampsia flexuosa*. Triebkomplex eines dichten Horstes (A), eines dichten Horstes mit Auflockerungen (B) und der Kriechtriebwuchsform (C)

Basale Sprosse von *A. aequalis* besitzen neben dem Vorblatt noch 2 weitere Niederblätter. Bei höher am Muttertrieb entspringenden Trieben folgen auf das Vorblatt sofort voll entwickelte Laubblätter.

Wachsen die Sprosse emers, so sind wie üblich die basalen Seitentriebe in ihrer Entwicklung am weitesten. Wachsen sie dagegen im Wasser, so streben sie zur Oberfläche empor und fluten dort. In diesem Falle kann eine akrotone Förderung der Verzweigung beobachtet werden (Abb. 16). Bei den oberen Seitentrieben (B) sind innerhalb der Blattscheiden bereits die Blütenstände vorhanden, während die basalen (A) noch gar nicht zur Streckung übergegangen sind.

4. Die Kriechtriebgräser

Unter Kriechtriebgräsern verstehen wir rasenbildende Sproßverbände, deren Triebe in der ersten Entwicklungsphase unter plagiotroper Orientierung mit vorwiegend gestreckten Internodien auf dem Substrat wachsen und an ihren Knoten, von der Basis abgesehen, Laubblätter tragen. Alle Sprosse sind also Kriechtriebe, die bei manchen Arten auch auf dem Wasser fluten können. Die Rasen entstehen dadurch, daß die plagiotropen Sprosse meist relativ schnell wachsen und von der Basis her allmählich absterben. Ein horstartiger Zusammenhalt der Triebe ist nur in den Jugendstadien vorhanden.

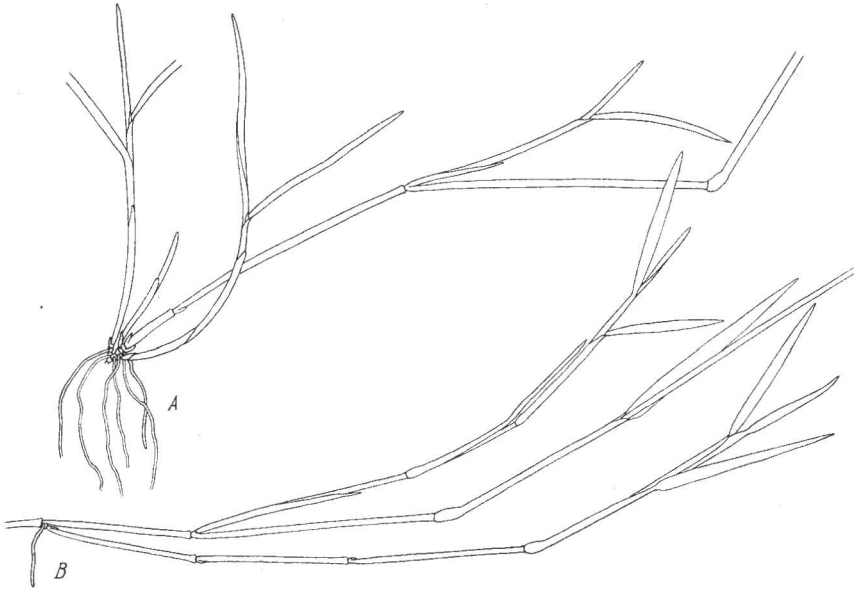


Abb. 16. *Alopecurus aequalis*. A) Basis eines Triebes von einer Pflanze, die auf dem Grunde eines flachen Gewässers wurzelte, B) Spitzenregion des gleichen Triebes

Abb. 17 zeigt einen Triebkomplex von *Agrostis stolonifera*. Es handelt sich um einen jüngeren Kriechtrieb mit seinen Seitensprossen I. Ordnung. Alle Sprosse treten früh in die plagiotrope Wuchsrichtung ein.

Die Triebe besitzen neben dem Vorblatt noch 2 bis 3 weitere Niederblätter. Sie bilden in der Regel basal 3 gestauchte Internodien, dann folgen die gestreckten. Ihre Zahl ist einmal vom Standort abhängig, zum anderen vom Zeitpunkt der Entstehung der Triebe. Im Juli schließen alle genügend erstarkten Sprosse ihre Entwicklung mit der Bildung eines Blütenstandes ab. Da das ganze Jahr hindurch neue Triebe entstehen, haben dann die ältesten viele, die jüngeren nur wenige gestreckte Internodien. Vom letzten Niederblatt ab entsteht in jeder Blattachsel eine Knospe, die in der Regel auch rasch austreibt. Es kommt aber auch vor, daß der Austrieb unterbleibt oder der

junge Trieb abstirbt. An den Knoten der gestreckten Internodien des plagiotropen Abschnittes der Triebe werden 3 bis 4 Wurzeln gebildet.

Wenn die Triebe in die reproduktive Phase eintreten, gehen sie in die orthotrope Wuchsrichtung über und bilden normale aufrechte Halme. An den Knoten der unteren Halminternodien können auch Seitensprosse entstehen, die aber klein bleiben und zusammen mit ihrem Muttertrieb absterben. An der Aufrichtungsstelle der Triebe entstehen häufig einige verkürzte Internodien, wie das in Abb. 18 für *Poa trivialis* dargestellt ist, deren Wuchsform schon früher erläutert wurde (Mühlberg 1965).

Das Wuchsformelement von *Agrostis stolonifera* ist in Abb. 22, 6 wiedergegeben. Es läßt sich an das Verhalten von *Alopecurus aequalis* anschließen. Das gesamte Sproßsystem wird wie bei dieser Art ausschließlich von Kriechtrieben gebildet. Diese sind aber nur in den Jugendstadien horstig vereinigt und werden dann durch die einsetzende Isolierung zu Rasen.



Abb. 17. Spitzenregion eines Kriechtriebes von *Agrostis stolonifera* mit den Seitensprossen I. Ordnung

Ein weiteres Kriechtriebgras ist *Alopecurus pratensis*. Abb. 19 zeigt einen Triebkomplex während der Blütezeit. Die Grundlage des Komplexes wird von einem Sproß mit gestreckten Internodien (**H**) gebildet, der dem letzten Schnitt des Vorjahres zum Opfer gefallen ist. Weiter sind 2 Seitensprosse I. und einige Seitensprosse II. Ordnung vorhanden. Pro Trieb werden 3 bis 5 gestauchte Internodien gebildet. Außer dem Vorblatt treten noch 3 bis 5 weitere Niederblätter auf. An den basalen gestauchten Internodien entstehen meist keine Knospen. An den gestreckten Internodien erfolgt der Austrieb in der Regel in akropetaler Reihenfolge (oberer **SI**), er kann aber auch unregelmäßig sein (unterer **SI**).

Der obere Seitentrieb I. Ordnung hat seine Entwicklung im vorhergehenden Herbst begonnen. Er war daher im Winter soweit gekräftigt, daß er einen Blütenstand anlegen konnte. Dieser Sproß ist also relativ schnell zur Bildung

eines Halmes übergegangen. Dadurch besitzt er keinen Kriechtriebcharakter, sondern er verhält sich wie ein aufrechter Sproß. Solche Sprosse treten aber zahlenmäßig hinter den typischen Kriechtrieben zurück.

Der untere Seitensproß I. Ordnung hat dagegen keinen Blütenstand angelegt, da er erst im Frühjahr entstanden ist. Aber auch er ist zur Bildung gestreckter Internodien übergegangen und wächst nun als Kriechtrieb. Zwischen den gestreckten Internodien des plagiotropen Sproßabschnittes treten einige gestauchte auf. Das Wuchsformelement von *A. pratensis* ist in Abb. 22, 7 wiedergegeben.

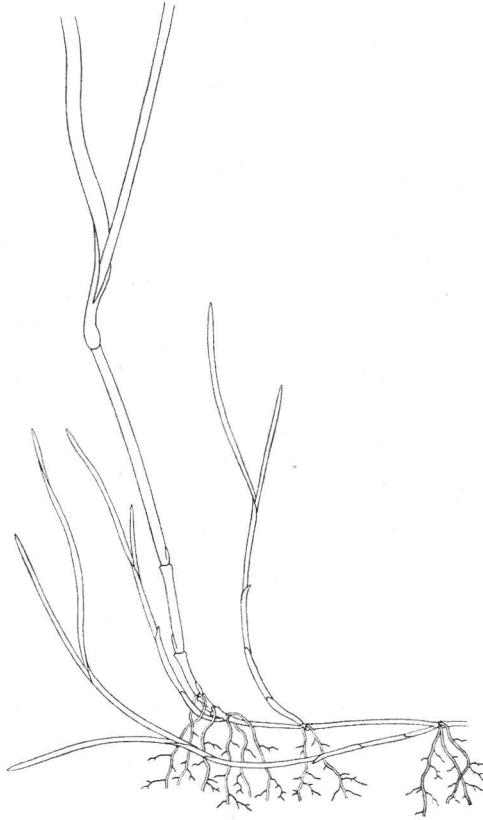


Abb. 18. Spitze eines Kriechtriebes von *Poa trivialis*, der einen Halm gebildet hat.

Auch *Agrostis canina* ist ein Beispiel für den Wuchstyp der Kriechtriebgräser. Die Art besitzt in der allgemein bekannten „büscheligen Verzweigung“ eine Besonderheit.

Bei den charakteristischen Kriechtrieben sitzen an den Knoten der gestreckten Internodien keine einzelnen Seitensprosse, sondern Seitentriebbüschel, wie in Abb. 20 zu erkennen ist. Die an den Kriechtrieben entstehenden Seitensprosse I. Ordnung bilden anfangs nur einige gestauchte Internodien. Die in diesem Bereich auftretenden Knospen treiben früh aus. Die

entstehenden Seitensprosse II. Ordnung verhalten sich genau wie ihre Muttertriebe, und so können Triebbüschel später aus Seitensprossen bis zur IV. Ordnung bestehen.

Im Winter sterben die Spitzen der Kriechtriebe meist ab, während die Triebbüschel überdauern. Im Frühjahr gehen dann deren Sprosse zur Streckung über. Ein solches Stadium ist in Abb. 20 dargestellt. Der Seitentrieb I. Ordnung, der die Grundlage des abgebildeten Komplexes bildet, hat

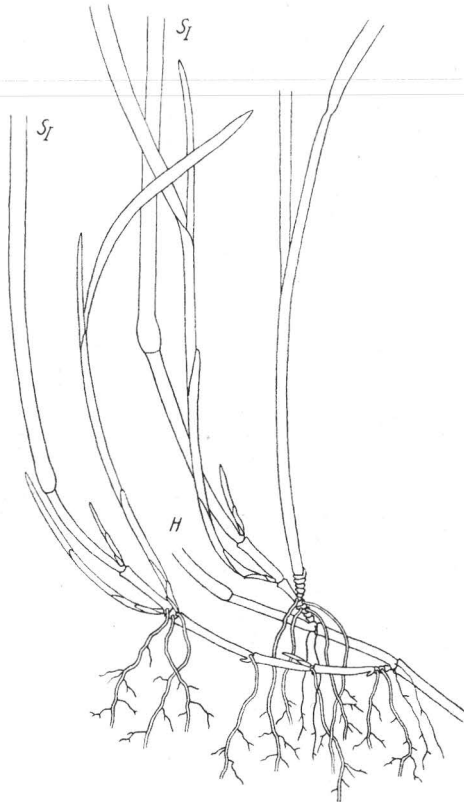


Abb. 19. Triebkomplex aus einem Rasen von *Alopecurus pratensis* während der Blütezeit

sich zu einem Blütentrieb (**H**) entwickelt. Die anderen werden meist zu neuen vegetativen Kriechtrieben, die dann neue Triebbüschel bilden. Damit wäre der Kreislauf geschlossen. Aus einem Triebbüschel können auch mehrere Blüten-sprosse hervorgehen. Die Bildung und Weiterentwicklung der Triebbüschel ist mit der Bestockung der annuellen Gräser vergleichbar.

Das Wuchsformelement von *A. canina* ist in Abb. 22, 8 wiedergegeben. Durch die kriechenden, nicht zur Blütenbildung schreitenden Sprosse sind gewisse Beziehungen zu den Verhältnissen von *Holcus lanatus* gegeben. Die Erneuerung erfolgt jedoch völlig anders.

5. Die Ausläufergräser

Unter Ausläufergräsern verstehen wir rasenbildende Sproßverbände, deren Triebe zum Teil in der ersten Phase ihrer Entwicklung unter plagiotroper Orientierung mit vorwiegend gestreckten Internodien im Boden wachsen und an den Knoten der unterirdischen Sproßabschnitte Niederblätter tragen. Neben diesen Ausläufertrieben kommen stets auch aufrechte Sprosse



Abb. 20. Aus einem Büschel hervorgegangener Triebkomplex von *Agrostis canina* während der Blütezeit

vor. Auf Beziehungen zu Ausläufern stießen wir erstmals bei *Festuca arundinacea*. Bei dieser Art kann die auftretende basale Streckungszone vollkommen in der Niederblattregion liegen. Bei einem solchen Trieb (B in Abb. 14) ist das Kriterium für einen Ausläufertrieb erfüllt. Sein basaler Abschnitt ist ein echter, wenn auch kurzer Ausläufer.

Solche kurzen, nicht mehr als 2 bis 3 gestreckte Internodien umfassende Ausläufer treffen wir regelmäßig bei *Briza media* an. In Abb. 21 ist ein Trieb-

komplex dieser Art im Herbststadium wiedergegeben. Die Grundlage wird von dem Rest eines alten Blütentriebes gebildet, der zwei Seitensprosse I. Ordnung besitzt. Jeder Trieb bringt nur 2 bis 3 Seitensprosse hervor.

Der rechte Seitensproß I. Ordnung hat einige gestauchte Internodien gebildet und ist dann zum Aufbau eines Halmes übergegangen. Die Seitentriebe II. Ordnung sind im Bereich der basalen gestauchten Internodien entstanden.

Die Basis des linken Seitensprosses I. Ordnung wird dagegen von einem Ausläufer gebildet. Beim Durchbruch des Triebes durch die Bodenoberfläche ist eine zweite Stauchungszone entstanden, in deren Bereich die Seitensproßbildung liegt. Dieser Trieb wird erst ein Jahr später einen Blütenhalm hervor-

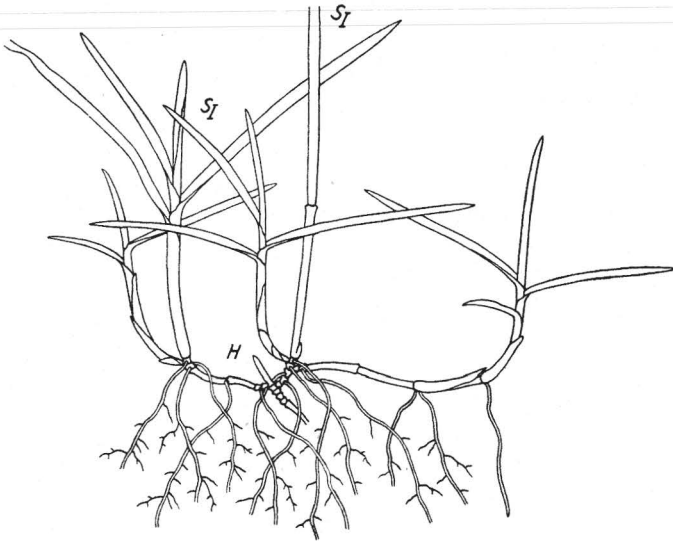


Abb. 21. Triebkomplex von *Briza media* im Herbststadium

bringen. Genauso wird sich auch der rechte Seitensproß II. Ordnung verhalten. Man erkennt, daß die gesamte Streckungszone in der Niederblattregion liegt.

Auch *Poa pratensis* (vgl. Mühlberg 1965) bildet beim Durchbrechen der Bodenoberfläche eine Stauchungszone aus. An den später gebildeten Halmen treten niemals Seitensprosse auf, und sterile Triebe mit Halmbildung fehlen. Dadurch sind enge Beziehungen zu den Verhältnissen der dichten Horste gegeben. Diese Arten werden als Ausläufergräser ohne Halmverzweigungen bezeichnet. Das Wuchsformelement von *P. pratensis* ist in Abb. 22, 13 dargestellt.

Bei den meisten untersuchten Ausläufergräsern fehlt die Stauchungszone im Durchbruchbereich bei allen oder zumindest bei einem Teil der Sprosse. Außerdem treten an den Halmen Seitentriebe auf und neben den fertilen Halmen kommen regelmäßig sterile vor. Es sind daher Beziehungen zu den Verhältnissen der lockeren Horste gegeben. Diese Gruppe wird als Ausläufergräser mit Halmverzweigungen bezeichnet.

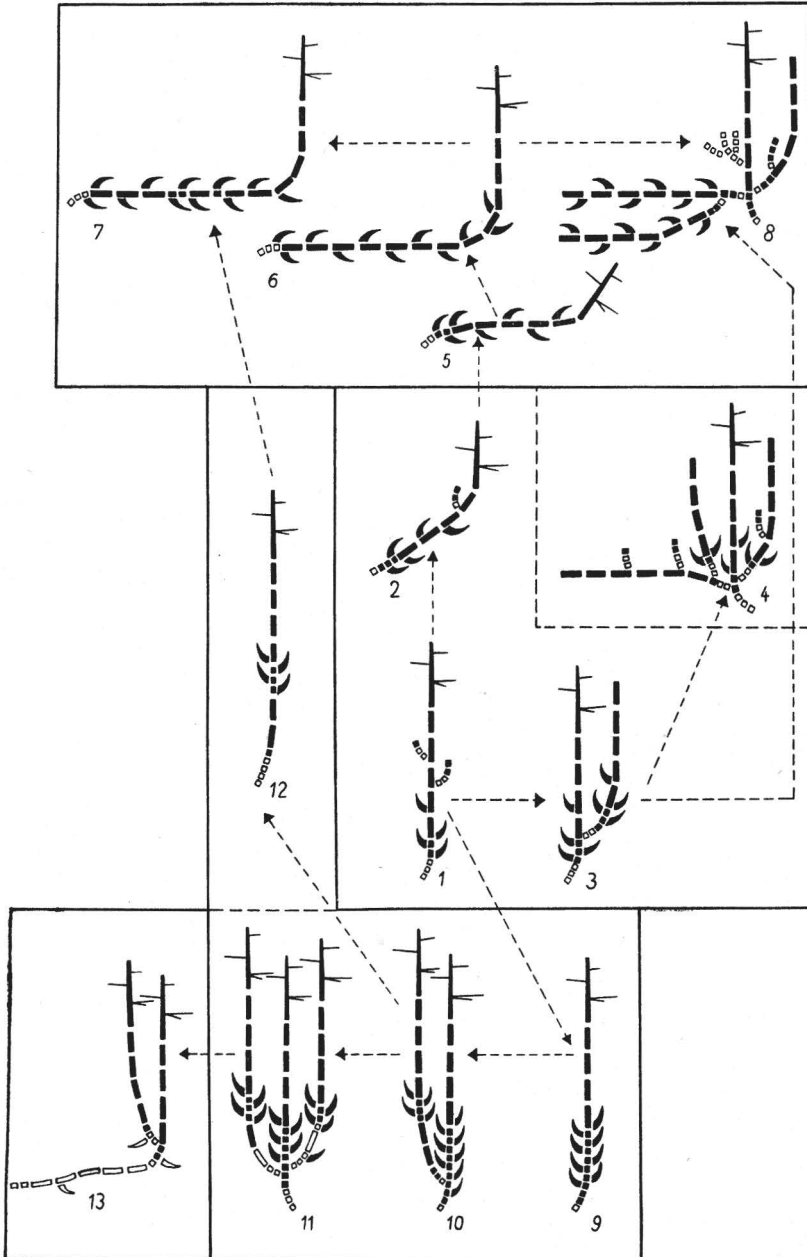


Abb. 22. Schema der Wuchsformelemente einiger mitteldeutscher Poaceen (schwarze Internodien laubblatttragend, weiße mit Niederblättern. Haken = Knospen bzw. junge Triebe). 1 *Poa nemoralis*, 2 *Lolium perenne*, 3 *Trisetum flavescens*, 4 *Holcus lanatus*, 5 *Alopecurus aequalis*, 6 *Agrostis stolonifera*, 7 *Alopecurus pratensis*, 8 *Agrostis canina*, 9 *Stipa capillata*, 10. *Deschampsia caespitosa*, 11 *Festuca arundinacea*, 12 *Poa chaixii*, 13 *Poa pratensis*

In Abb. 23 ist ein Triebkomplex von *Holcus mollis* von einem Mittelgebirgsacker im Herbststadium dargestellt. Der rechte Ausläufertrieb ist im Frühjahr durch die Bodenoberfläche durchgebrochen und hat seine Entwicklung mit einem Blütenstand abgeschlossen. An der Durchbruchsstelle ist keine ausgesprochene Stauchungszone entstanden. Die hier gebildeten Internodien sind zwar gegenüber den vorhergehenden und den nachfolgenden verkürzt,



Abb. 23. Triebkomplex von *Holcus mollis* im Herbststadium

müssen aber noch zu den gestreckten gerechnet werden. Im Bereich dieser verkürzten Internodien sind 2 Seitensprosse I. Ordnung entstanden. Davon hat sich der untere zu einem neuen Ausläufertrieb entwickelt, während der obere zu einem sterilen Bereicherungstrieb geworden ist. Letzterer besitzt nur 3 gestauchte Internodien und im basalen Bereich keine Seitentriebe.

Auch am Halm werden bei den Blüten- und gestreckten Laubtrieben noch Seitensprosse entwickelt, die aber nur gestauchte Internodien hervorbringen. Diese Sprosse sind entweder unverzweigt oder bilden 1 bis 2 Seitentriebe

II. Ordnung, so daß kleine Triebbüschel entstehen. Diese sterben zusammen mit ihren Muttertrieben ab.

Der an der Basis des Blütentriebes entspringende Ausläufer besitzt 3 gestauchte Internodien, dann folgen gestreckte. Er hat sich nicht weit vom Muttertrieb entfernt, sondern ist bald durchgebrochen. Sein Durchbruch erfolgte im Herbst und an der Durchbruchsstelle ist eine typische Stauchungszone entstanden. Die hier entwickelten Knospen treiben früh aus. So entsteht im folgenden Frühjahr bei der Streckung der Triebe ein dichterer Komplex, als es der rechte ist.

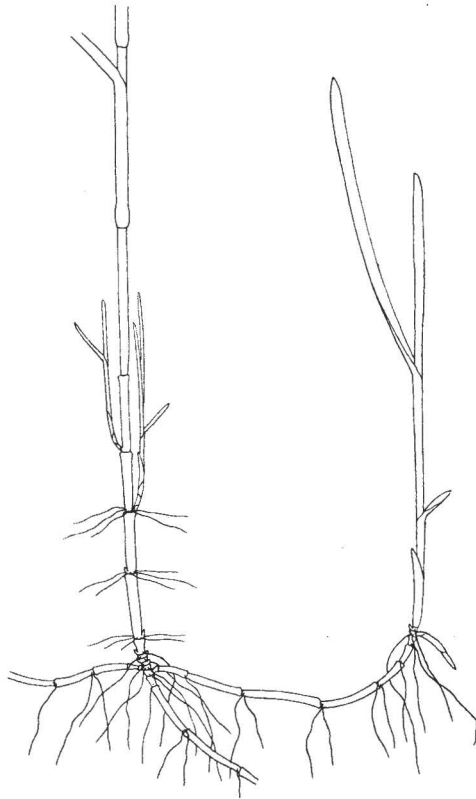


Abb. 24. Triebkomplex von *Glyceria maxima* aus einem schwach fließenden Graben während der Blütezeit

Eine weitere Art mit Ausläufertrieben und Halmverzweigungen ist *Glyceria maxima*. In Abb. 24 ist ein Triebkomplex während der Blütezeit aus einem schwach fließenden Graben dargestellt. Beim Durchbrechen der Ausläufertriebe entsteht oft eine Stauchungszone. Die Zahl der gestauchten Internodien ist von der Jahreszeit abhängig. Die Halme bestehen aus bis zu 8 gestreckten Internodien. Im Bereich der Stauchungszonen entstehen 1 bis 2 neue Ausläufer, die basal nur ein gestauchtes Internodium besitzen. Sie

wachsen schnell und brechen auch bald durch. Die anderen Knospen der Stauchungszone und auch die Knospen an den unteren Halminternodien treiben in der Regel nicht aus. Dagegen können im mittleren Bereich der Halme Seitentriebe auftreten, die aber nie alt werden.

An allen Knoten, die sich frei im Wasser befinden, entstehen bis zu 15 flutende Wurzeln.

Wächst die Art auf der Wiese, so beträgt die Zahl der pro Trieb neu gebildeten Ausläufer im Durchschnitt 3 bis 4. Durch den Schnitt werden die im basalen Bereich der Sprosse sitzenden, sonst ruhenden Knospen zum Austrieb angeregt, so daß die Triebkomplexe dichter sind.

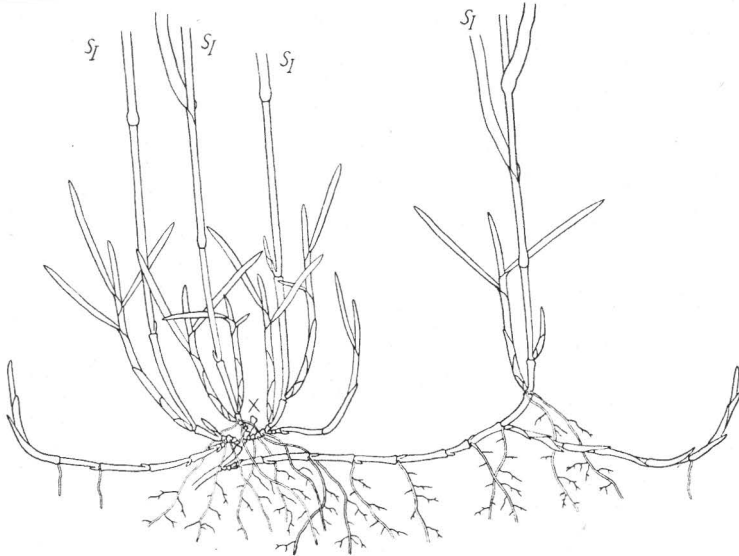


Abb. 25. Triebkomplex von *Agrostis tenuis* im Herbststadium

Schließlich sei noch auf *Agrostis tenuis* eingegangen. Ein Triebkomplex im Herbststadium ist in Abb. 25 wiedergegeben. Wenn die Sprosse die Bodenoberfläche durchbrechen, wachsen sie entweder gleich mit gestreckten Internodien weiter, oder sie bilden eine Stauchungszone aus, was wieder von der Jahreszeit abhängt. Bei dem linken Triebkomplex hat der mit X bezeichnete Sproß eine solche Stauchungszone ausgebildet. Die in diesem Bereich sitzenden Knospen haben noch im gleichen Herbst mit dem Austrieb begonnen und sind zu kleinen Trieben mit gestauchten Internodien geworden. Im folgenden Frühjahr haben sie sich gestreckt und zu Blüten- oder Laubtrieben entwickelt. Da sich im nächsten Herbst diese Art der Verzweigung wiederholt, entstehen kleine horstige Triebkomplexe, die aber nur wenige Jahre alt werden.

Von Interesse ist die Bildung neuer Ausläufer im Bereich der Durchbruchsstelle und deren unmittelbare Nähe. Beim linken Triebkomplex ist, wenn wir wieder vom Trieb X ausgehen, der untere Seitensproß I. Ordnung zu einem langen neuen Ausläufer geworden. Er ist noch im Bereich des Aus-

läuferabschnittes des Triebes X entstanden. Die nachfolgenden Seitensprosse I. Ordnung sind zu aufrechten Trieben geworden und besitzen keine Ausläuferabschnitte. Der untere und der nächst höhere dieser aufrechten Triebe haben aber als untere Seitensprosse II. Ordnung nochmals Ausläufertriebe hervorgebracht. Davon ist wieder der untere länger als der höher entspringende. Beim oberen aufrechten Seitentrieb I. Ordnung sind als Seitensprosse II. Ordnung nur neue orthotrope Triebe entstanden. Es zeigt sich also, daß die Ausläufer um so länger werden, je näher sie dem Ausläuferabschnitt des Muttersprosses entstehen.



Abb. 26 *Bromus hordeaceus*. A: Seitentrieb I. Ordnung einer kräftigen Pflanze mit seinen Seitensprossen höherer Ordnung. B: Unverzweigte schwache Pflanze (Zwergform)

Bei den aufrechten Trieben dieser Art sind neben dem Vorblatt in der Regel noch 3 weitere Niederblätter vorhanden. Im Bereich der unteren gestreckten Halminternodien treten Seitensprosse auf.

6. Die annuellen Arten

Die Sprosse der annuellen Arten zeigen in ihrem morphologischen Bau gegenüber denen der perennierenden Arten keine Unterschiede. Alle untersuchten Arten lassen sich in die Wuchstypen des lockeren Horstes und des dichten Horstes einordnen.

Für die Entwicklung der Pflanzen gibt es zwei Möglichkeiten. Neben dem Keimtrieb kann sich eine unterschiedliche Anzahl Seitensprosse verschiedener Ordnung bilden, die anfangs alle mit gestauchten Internodien wachsen (Bestockung). Zur Blütezeit bringen alle Sprosse, die eine gewisse Erstarkung erreicht haben, fast gleichzeitig gestreckte Internodien hervor und schließen mit einem Blütenstand ab. Neben den Blütentrieben sind meist auch einige schwache Sprosse mit gestauchten Internodien zu beobachten. Diese sterben zusammen mit den Blütentrieben ab. Dieses Verhalten ist vor allem bei den annuellen Arten der Unterfamilie *Festucoideae* anzutreffen.

Bei anderen Arten geht der Keimsproß rasch zur Bildung eines Blütenstandes über und schließt seine Entwicklung ab. Die Seitensprosse entwickeln sich nach und nach und blühen erst später. Bei den Seitensprossen wird meist mit steigender Ordnung die Zone der basalen gestauchten Internodien reduziert und damit die Zahl der dort entstehenden Knospen allmählich geringer, wodurch eine Erschöpfung der Verzweigungsfähigkeit eintritt. Dieses Verhalten ist vor allem bei den annuellen Arten der Unterfamilie *Panicoideae* zu beobachten.

Für alle annuellen Arten ist die Möglichkeit der Zwergformenbildung charakteristisch. Bei ungünstigen Wuchsbedingungen entstehen nur kleine, oft nur wenige Zentimeter große Pflanzen, die unverzweigt bleiben, aber ihre Entwicklung auch mit einem Blütenstand abschließen.

So finden wir bei *Bromus hordeaceus* häufig kräftige Pflanzen, die bis zu 25 Blütenhalme besitzen, wobei jeder Blütenstand 20 bis 40 Ährchen tragen kann. In Abb. 26A ist nur ein Seitentrieb I. Ordnung mit seinen Seitensprossen höherer Ordnung einer solchen Pflanze wiedergegeben.

In Abb. 26B ist eine Zwergform abgebildet, die nicht verzweigt ist und deren Blütenstand nur aus 3 Ährchen besteht.

IV. Kurzcharakteristik der untersuchten Arten

1. Perennierende Arten

- Agropyron caninum* (L.) P. B. lockerer Horst
- Agropyron repens* (Jusl.) P. B. Ausläufergras m. Halmverzweigungen
- Agrostis canina* L. Kriechtriebgras m. Seitensproßbüscheln
- Agrostis stolonifera* L. Kriechtriebgras
- Agrostis tenuis* Sibth. Ausläufergras m. Halmverzweigungen
- Alopecurus aequalis* Sobolewsky Kriechtriebgras, kurzlebiger Horst
- Alopecurus geniculatus* L. Kriechtriebgras, kurzlebige Horste
- Alopecurus pratensis* L. Kriechtriebgras
- Anthoxanthum odoratum* L. dichter Horst
- Arrhenatherum elatius* (L.) Presl lockerer Horst
- Brachypodium pinnatum* (L.) P. B. Ausläufergras m. Halmverzweigungen
- Brachypodium silvaticum* (Huds.) P. B. lockerer Horst
- Briza media* L. Ausläufergras, nur kurze Ausläufer
- Bromus erectus* Huds. dichter Horst

- Bromus inermis* Leysser Ausläufergras m. Halmverzweigungen
Calamagrostis arundinacea (L.) Roth lockerer Horst
Calamagrostis epigeios (L.) Roth Ausläufergras m. Halmverzweigungen
Corynephorus canescens (L.) P. B. dichter Horst
Cynosurus cristatus L. dichter Horst
Dactylis glomerata L. dichter Horst
Dactylis polygama Horvatowsky lockerer Horst
Deschampsia caespitosa (L.) P. B. dichter Horst
Deschampsia flexuosa (L.) Trin. dichter Horst, Kriechtriebgras
Festuca arundinacea Schreb. dichter Horst m. kurzen Ausläufern
Festuca pratensis Huds. dichter Horst
Glycerca maxima (Hartm.) Holmb. Ausläufergras m. Halmverzweigungen
Holcus lanatus L. lockerer Horst m. Kriechtrieben
Holcus mollis L. Ausläufergras m. Halmverzweigungen
Hordelymus europaeus (L.) Jessen lockerer Horst
Helictotrichon pratense (L.) Pilger dichter Horst
Helictotrichon pubescens (Huds.) Pilger dichter Horst m. kurzen Ausläufern
Koeleria gracilis Pers. dichter Horst
Lolium multiflorum Lamk. lockerer Horst
Lolium perenne L. lockerer Horst
Melica ciliata L. dichter Horst
Melica picta K. Koch lockerer Horst
Melica transsylvanica Schur dichter Horst
Milium effusum L. Ausläufergras m. Halmverzweigungen
Molinia coerulea (L.) Moench dichter Horst, Speicherinternodien
Nardus stricta L. dichter Horst, Förderung der Vorblattknospe
Phragmites communis Trin. Ausläufergras m. Halmverzweigungen
Poa annua L. Kriechtriebgras
Poa badensis Haenke dichter Horst
Poa bulbosa L. dichter Horst, Zwiebelbildung
Poa chaixii Vill. aufgelockerter Horst
Poa compressa L. Ausläufergras m. Halmverzweigungen
Poa nemoralis L. lockerer Horst
Poa palustris L. lockerer Horst
Poa pratensis L. Ausläufergras ohne Halmverzweigungen
Poa trivialis L. Kriechtriebgras
Sieglingia decumbens (L.) Bernh. dichter Horst
Stipa capillata L. dichter Horst
Typhoides arundinacea (L.) Moench Ausläufergras m. Halmverzweigungen
Trisetum flavescens (L.) P. B. lockerer Horst

2. Annuelle Arten

- Aira praecox* L. dichter Horst
Alopecurus myosuroides Huds. lockerer Horst
Anthoxanthum puelii Lecoq et Lamotte lockerer Horst
Bromus hordeaceus L. lockerer Horst
Digitaria ischaemum (Schreb.) Mühlenb. lockerer Horst
Echinochloa crus-galli (L.) P. B. lockerer Horst
Poa annua L. lockerer Horst
Setaria verticillata (L.) P. B. lockerer Horst

Schrifttum

- Ascherson, P., und P. Graebner: Synopsis der mitteleuropäischen Flora **21** (1898 bis 1902).
- Bommer, D.: Trennung von Schoßvorgang und Blütenanlage bei Glatthafer. *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et Pr. Naturwiss. **47** (1960) 71.
- Grisebach, A.: Die Vegetation der Erde, Leipzig 1872.
- Hackel, E.: Monographia Festucarum Europaeorum, Kassel u. Berlin 1882.
- Hallier, E.: Flora von Deutschland, Gera 1881.
- Hürlimann, H.: Die Lebensgeschichte des Schilfes an den Ufern der Schweizer Seen. Beitr. Geob. Landesaufnahme d. Schweiz **30** (1951).
- Klapp, E.: Taschenbuch der Gräser, Berlin 1952.
- Kullmann, A.: Zur Bewurzelung von *Stipa capillata* und *Molinia coerulea*. Dissertation Halle (1953) (ined.).
- Mühlberg, H.: Wuchsformenstudien in der Familie *Poaceae*. Die Wuchsformen der mitteleuropäischen Poa-Arten. Feddes Rep. **71** (1965) 188—217.
- Müller-Stoll, W. R.: Über die Leghalme des Schilfrohes *Phragmites communis* Trin. Beih. Bot. Zentralbl. **55A** (1936) 61—74.
- Müller-Stoll, W. R.: Über die Entstehung von kriechenden Schilfsprossen auf Dünen-sand. Biol. Zentralbl. **71** (1952) 618—626.
- Pallis, M.: The structure and history of Flax: the floating fen of the Delta of the Danube. J. Linn. Soc. Bot. **43** (1915/17).
- Palmer, J. H.: Studies in the behaviour of the Rhizom of *Agropyron repens* (L.) Beauv. New Phytologist **57** (1958) 145—159.
- Pankow, H., und H. v. Guttenberg: Studien über die Anlage der Achselknospen und Blattprimordien bei Gramineen. Planta **52** (1958/59) 629—643.
- Serebrjakowa, T. I.: Die Sproßbildung und Horstentwicklung bei *Festuca pratensis* Huds. während des ersten Lebensjahres (russ.). Bull. MIOP (Abt. Biol) **67** (1962) 81—95.
- Suvorova, T. N.: Die Sproßtypen der Gräser (russ.). Bot. Z. **46** (1961) 208—211.
- Troll, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen **1**, 1. Berlin 1937.
- Volkart, A.: In Kirchner, O. E. Loew und C. Schröter: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. **1**, 2 Stuttgart 1909.
- Weber, H.: Vergleichend morphologische Studien über die sproßbürtige Bewurzelung. Nova Acta Leopoldina N. F. **4** (1936) 229—298.
- Weber, H.: Gramineenstudien III. Neue Beobachtungen über die Kriechsprosse von *Phragmites communis* Trinius. Biol. Zentralbl. **69** (1956) 323—334.

Dr. Helmut Mühlberg,
 Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie,
 402 Halle, Neuwerk 21