

# Morphologische und biologische Untersuchungen an der virginischen Kresse, *Lepidium virginicum* L.

Von

HANSJAKOB SCHAEPPPI (Winterthur)

(Mit 4 Abbildungen im Text)

Arbeiten aus dem Institut für allgemeine Botanik an der Universität Zürich

## Einleitung

In einer gleichzeitig erscheinenden Arbeit (H. SCHAEPPPI und H. SPÖRRI, 1959) wird dargelegt, wie *Lepidium virginicum* L. in jüngster Zeit zu einem verbreiteten und häufigen Unkraut vor allem der Bahnareale von Winterthur und Umgebung geworden ist. Die Heimat der virginischen Kresse ist Nord-, Mittel- und das nördliche Südamerika, doch ist sie in den letzten 100 Jahren zum Kosmopolit geworden. Bei uns stellt sie einen Epökophyten, einen Ansiedler dar, das heisst sie kommt auf künstlichen Standorten vor, ist aber noch nicht in die natürliche Vegetation eingedrungen.

Voraussetzungen für eine derartig starke Ausbreitung einer Pflanze sind einerseits ein Anpassungsvermögen an die Bedingungen des Klimas und des Bodens und andererseits eine reiche Samenproduktion. Letzteres ist für ein- bzw. zweijährige Pflanzen doppelt wichtig, da sie meist nicht über eine vegetative Vermehrung verfügen. Die Früchte von *Lepidium* enthalten in der Regel nur zwei Samen, doch wird dies durch die grosse Zahl der Früchte ausgeglichen. So gibt A. THELLUNG (1906) an, dass bei mässig verzweigten Exemplaren 1000 Blüten keine besonders hohe Zahl darstellen.

Wie kommt es nun aber zu einer so reichen Blüten- und Fruchtbildung? Dies sei durch die Analyse der Verzweigung abzuklären versucht. Dabei werden wir auch schwache Pflanzen mit starken zu vergleichen haben, um festzustellen, wie *Lepidium virginicum* günstige Lebensbedingungen zu einer reichen Samenbildung ausnützen kann.

Mit der Verzweigung hängt ein Zweites eng zusammen, das wir hier untersuchen wollen, nämlich der eigenartige Habitus der Pflanze. Sie hat nämlich die Gestalt eines Baumes (Abb. 1). Der aufrechte Hauptstengel ist nur zuoberst, hier aber sehr reich verzweigt, so dass man den Eindruck eines Stammes und einer Krone gewinnt. Er wird noch dadurch verstärkt, dass die Blätter des Hauptstengels frühzeitig absterben. Wie kommt diese Gestalt zustande? Wir nähern uns damit Problemen, deren grundsätzliche Seite W. TROLL (1950a) im Zusammenhang mit Studien über die Infloreszenzbildung aufgeworfen hat.

Herrn Prof. Dr. H. WANNER danken wir bestens für die freundliche Überlassung der Hilfsmittel des Institutes.

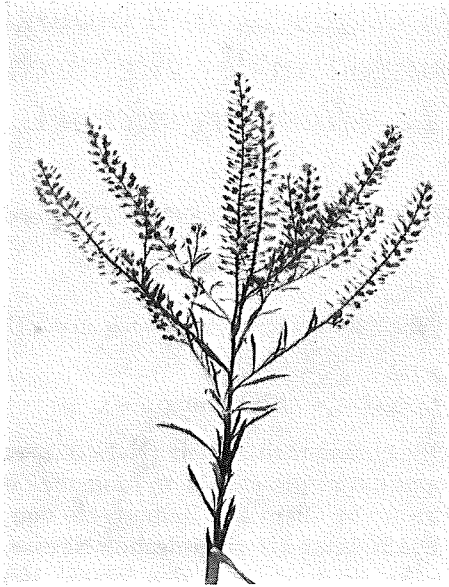


Abb. 1 *Lepidium virginicum*, oberer Teil des Sprosses. Phot. Dr. F. Steindl.

## I. Die Keimpflanze

Ein Bild der Keimpflanze von *Lepidium virginicum* vermittelt die Abb. 2a. Die beiden Kotyledonen haben eine ovale Spreite, die allmählich in den ziemlich langen Stiel übergeht. Mit den folgenden Primärblättern wird die Blattstellung divergent. Diese sind ähnlich gestaltet wie die Keimblätter, aber grösser und ihr Spreitenrand zeigt eine Zackung. Die anschliessenden Laubblätter sind gefiedert. Neben einem grossen Endabschnitt treten Seitenfiedern in steigender Zahl auf. Die grösseren Fiedern haben einen gezackten Rand (Abb. 2b).

Wir sehen also bei der virginischen Kresse einen gleitenden Übergang von den sehr einfachen Kotyledonen bis zu den reich gegliederten Folgeblättern. Diese Erscheinung ist für sehr viele Pflanzen charakteristisch und hängt, wie W. TROLL (1939, S. 1388ff.) zeigen konnte, mit dem Erstarkungswachstum der Sprossachse zusammen. Im Gegensatz zu *Lepidium virginicum* und den meisten Blütenpflanzen hat die Gartenkresse (*Lepidium sativum*) Keimblätter, die durch eine Dreiteilung auffallen. Die sich daraus ergebenden blattmorphologischen Probleme, auf die hier nur hingewiesen werden kann, hat W. TROLL (1950b) diskutiert.

## II. Der Hauptspross

Die Sprossachse von *Lepidium virginicum* ist stets aufrecht. Ihre untersten Internodien sind gestaucht, das heisst die Pflanze bildet eine grundständige

Blattrosette. Darüber folgt ein langer Stengel mit zahlreichen Knoten und Internodien. Letztere wachsen aus, werden aber nicht sehr lang. Die Knoten tragen Stengelblätter. Ein derartiger Wuchs ist als halbrossettig zu bezeichnen. Dies ist freilich im Sommer zur Zeit der Blüte oft nicht mehr sichtbar, da die grundständigen Laubblätter und vielfach auch die unteren Stengelblätter früh absterben, was besonders für schwach entwickelte Exemplare gilt.

Die Stengelblätter sind recht mannigfaltig geformt. Die untersten (Abb. 2c) gleichen sehr stark den Grundblättern. Die mittleren hingegen zeigen eine länglich-ovale und stark gezackte Spreite (Abb. 2e). An manchen Pflanzen findet man dazwischen Übergangsformen, die noch zwei kleine Seitenfiedern tragen (Abb. 2d). Es liegt nahe, hier an eine Reduktion der Seitenfiedern zu denken.

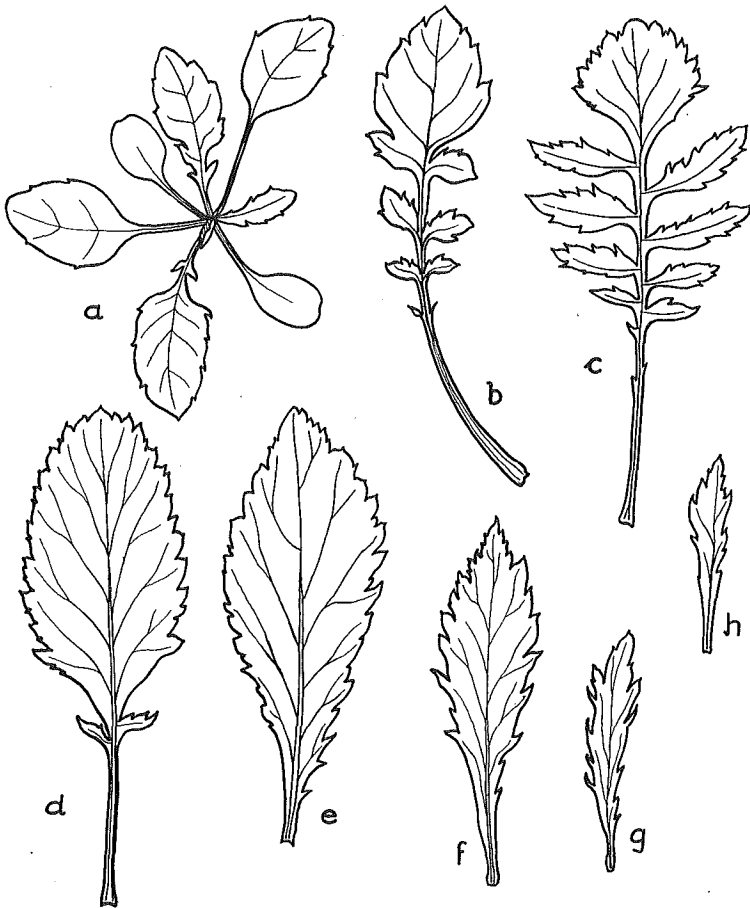


Abb. 2 *Lepidium virginicum*, a Keimpflanze, b grundständiges Laubblatt, c—f stengelständige Laubblätter, g und h Hochblätter. Die in b bzw. c—h dargestellten Blätter stammen von kräftigen Pflanzen, weiteres im Text.

Vergrößerungen: a zweifach, b anderthalbfach, c—h natürliche Grösse.

Die Blattfläche der mittleren Stengelblätter würde demnach dem Endabschnitt eines unteren Blattes entsprechen, doch müssen diese Verhältnisse durch vergleichende Untersuchungen anderer Arten genauer abgeklärt werden. Dabei wäre auch *Lepidium perfoliatum* heranzuziehen, das durch sehr eigenartige Hochblätter ausgezeichnet ist (W. TROLL, 1939, S. 1369/70). – Über den mittleren Stengelblättern beobachtet man einen ganz allmählichen Übergang zu den Hochblättern. Diese sind wesentlich schmaler und kleiner und weisen weniger Zacken auf (Abb. 2f bis 2h).

### III. Verzweigung

Zum Studium der Verzweigung betrachten wir zunächst das Schema in der Abb. 3. Es wurde nach einer schwächeren Pflanze im Juli entworfen. Die Grund- und unteren Stengelblätter sind schon verdorrt. Terminal hat der Primärspross einen langen, traubigen Blütenstand gebildet, der schon junge Früchte trägt. Aus den Achseln der obersten Blätter sind Seitenzweige entstanden. Sie entwickeln zunächst einige Blätter und anschliessend Blütentrau-

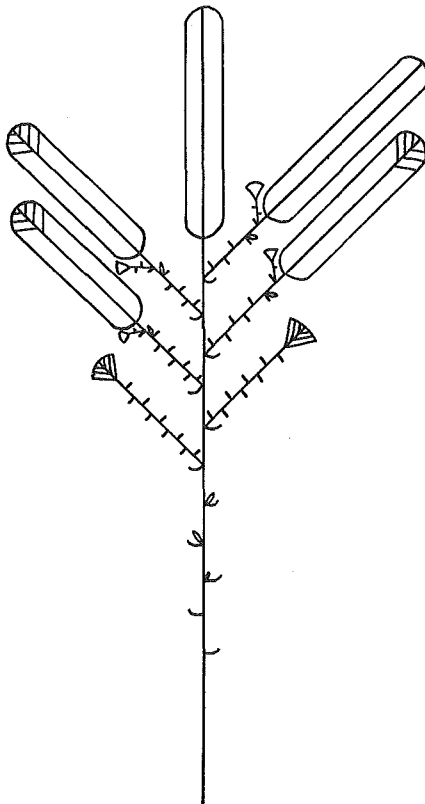


Abb. 3 *Lepidium virginicum*, Schema der Sprossverzweigung, Erklärung im Text.

ben. Die oberste derselben besteht schon aus lauter jungen Früchten, während die unteren noch Blüten und Knospen tragen, also ihre Entwicklung noch nicht abgeschlossen haben. Die noch tiefer stehenden Seitenäste haben erst Blütenstände angelegt, und schliesslich findet man in den abwärts folgenden Blattachseln Knospen, die auszuwachsen im Begriffe sind.

Überschaut man diese Verhältnisse, so wird man auf den ersten Blick an eine Akrotonie der Verzweigung, an eine Förderung der obersten Äste denken. Das ist aber eine Täuschung. Wohl schreitet die Entwicklung der Seitentriebe von oben nach unten fort. Untersucht man aber ihre Stärke, so zeigt sich, dass sie gegen die Basis zu immer kräftiger werden. Als Mass hierfür können wir die Anzahl ihrer Blätter betrachten. Wir haben im Schema zum Ausdruck gebracht, dass die Zahl der Blattorgane um so grösser ist, je tiefer der Seitenast sitzt. Eine Zählung an den von oben nach unten folgenden Seitenachsen 1. Ordnung ergab bei einer kräftigen Pflanze 7, 8, 9, 11, 11, 12, 14 Blätter. Denkt man sich das nach unten fortgesetzt, so müssten die Triebe aus den Achseln der Rosettenblätter am kräftigsten sein. Diese wachsen nun freilich normalerweise gar nicht aus, es sei denn, der Hauptspross werde verletzt.

Normal entwickelte Pflanzen zeigen nur im oberen Teil des Primärsprosses Seitenzweige. Sind die Ernährungsbedingungen jedoch besonders günstig, so schreitet die Entfaltung der Achselknospen allmählich nach unten fort. Lange bevor aber weitere auswachsen, setzt die Verzweigung der Äste 1. Ordnung ein. Und wieder kann man das gleiche wie am Primärspross beobachten: Es sind die obersten Achselknospen an den Trieben 1. Ordnung, die sich zuerst entfalten, und dann geht die Entwicklung basalwärts weiter. Dieses Verhalten ist auch im Schema der Abb. 3 zum Ausdruck gebracht, doch soll es an Hand eines Seitentriebes einer sehr stark entwickelten Pflanze näher verfolgt werden (Abb. 4).

Die endständige Infloreszenz dieses Astes 1. Ordnung ist schon sehr lang, hat aber ihre Entwicklung noch nicht abgeschlossen. Deutlich ist aus der Abb. 4 sichtbar, wie die Seitenachsen 2. Ordnung sich von oben nach unten entfalten haben. Zudem werden sie immer kräftiger. So waren ihre Blattzahlen in einem Fall 4, 5, 7, 8. Nur die untersten Achselknospen am Trieb 1. Ordnung sind noch nicht ausgewachsen. Bereits aber sind an den oberen Ästen Triebe 3. Ordnung entstanden, und zwar wiederum in basipetaler Reihenfolge, was besonders gut auf der rechten Seite der Abb. 4 sichtbar ist. An sehr kräftigen Pflanzen können noch Triebe 4. und höherer Ordnung sich entwickeln. – So bildet *Lepidium virginicum* zahlreiche Äste, die alle mit Blütenständen endigen, wobei die Entwicklung, günstige Verhältnisse vorausgesetzt, während langer Zeit weitergeht.

Die Äste 1. Ordnung überragen die endständige Blütentraube etwas, und die Äste 2. Ordnung erreichen mindestens die Länge ihrer Abstammungsachsen. Damit entsteht eine mehr oder weniger rundliche, sparrige «Krone» auf dem durch die Hauptachse gebildeten «Stamm». Die Pflanze erscheint so im vollentwickelten Zustand wie ein einziger, reich verzweigter Blütenstand (vgl. auch Abb. 1).

Abschliessend sei *Lepidium virginicum* mit anderen hapaxanthen Pflanzen verglichen und so in einen grösseren Zusammenhang hineingestellt. Wir be-



Abb. 4 *Lepidium virginicum*, Seitenast 1. Ordnung einer stark entwickelten Pflanze. Erläuterungen im Text. Etwa halbe natürliche Grösse.

ziehen uns dabei auf Studien von W. TROLL (1950a, vgl. auch W. TROLL und H. WEBER, 1955), der im Zusammenhang mit Untersuchungen über die Infloreszenzbildung auch auf die vegetative Region eingetreten ist. Diese Arbeit enthält eine Fülle neuer Feststellungen und Gedanken, und es wird nun eine Aufgabe zukünftiger Forschung sein, die Blütenstände einerseits und die vegetative Zone andererseits, sowie ihre Beziehungen bei möglichst vielen und verschiedenartigen Pflanzen zu analysieren (vgl. hierzu auch U. HAMANN, 1958).

Wie bereits erwähnt, ist die virginische Kresse eine Halbrosettenpflanze. Ihre basale Rosette der Grundblätter und die lange Sprossachse mit den Stengel- und Hochblättern sind sehr ausgeprägt. *Lepidium virginicum* hat somit einen stark entwickelten Unterbau. Das gilt auch für viele andere Kreuziferen, aus denen noch *Capsella bursa pastoris* zum Vergleich herangezogen sei. Beim Hirtentäschchen besteht der gestreckte Abschnitt der Primärachse nur aus wenigen Internodien, dementsprechend werden auch wenige Stengelblätter gebildet. Hier schliessen *Coronopus procumbens* und *Cardamine cheno-*

*podiiifolia* an, wo alle Blätter der Primärachse in der basalen Rosette stehen, also Ganzrosettenpflanzen vorliegen (W. TROLL, 1937).

Der Unterbau von *Lepidium virginicum* trägt eine lange Blütentraube. Wir haben diese nach W. TROLL (1950a) als Endfloreszenz zu bezeichnen. Das sie tragende Zwischenknotenstück heisst Grundinternodium. Im Gegensatz zu vielen Staudensprossen, aber in Übereinstimmung mit vielen hapaxanthen Pflanzen erfährt es bei der virginischen Kresse keine auffallende Verlängerung. (Über die besonderen Probleme der Kruziferen-Blütenstände vgl. W. TROLL und B. HEIDENHAIN, 1951).

Die Seitenachsen, deren Bildung wir im Vorstehenden geprüft haben, sind mit W. TROLL als Bereicherungstriebe, im speziellen als Stengeltriebe zu bezeichnen. Sie tragen neben einigen Blättern Konfloreszenzen. Oben ist darauf hingewiesen worden, dass unsere Pflanze zur Zeit der Blüte den Eindruck eines einzigen, reichverzweigten Blütenstandes mache. W. TROLL benützt für dieses ganze System von End- und Konfloreszenzen den Terminus Synfloreszenz und nennt mehrere eindruckliche Beispiele, von denen *Salvia Aethiopsis* an unser Untersuchungsobjekt erinnert.

Bei *Lepidium virginicum* wachsen die Bereicherungstriebe nur im obersten Teil des Primärsprosses aus. Zwar schreitet ihre Entfaltung, falls die Pflanze sich längere Zeit weiterentwickeln kann, ganz allmählich nach unten fort. Aber lange bevor mittlere Knospen austreiben, verzweigen sich die Äste weiter, wobei sich die basipetale Entwicklungsfolge wiederholt. Die unteren Knospen am Hauptspross bleiben ruhend, ja die Hemmungszone ist bei unserer Pflanze sehr ausgeprägt. Auf diesen Erscheinungen beruht der merkwürdige baumartige Habitus von *Lepidium virginicum*. Die Ähnlichkeit ist allerdings nur eine äusserliche, denn für die Wuchsform des Baumes sind andere Faktoren, vor allem die übergreifende Akrotonie der Verzweigung massgebend.

Ähnlich wie die virginische Kresse ist *Lepidium ruderales* gestaltet. Im Gegensatz dazu bilden manche andere hapaxanthe Pflanzen längs des ganzen Hauptsprosses Seitenachsen, so etwa *Galinsoga parviflora* (H. SCHAEPLI, 1956). Und wieder andere Arten bilden unter der Hemmungszone Rosetten- oder Kotyledonartriebe. So können die ein- und zweijährigen Gewächse im vegetativen Bereich sehr verschieden gebaut sein.

#### IV. Fruchtbildung

Im Vorstehenden wurde dargelegt, in welcher Art und Weise der Spross von *Lepidium virginicum* sich verzweigt, und wie bei starken Exemplaren eine reich gegliederte Synfloreszenz zustande kommt. Diese Vorgänge setzen sich unter günstigen Bedingungen vom Sommer bis gegen den Spätherbst zu fort, so dass die Pflanze ausserordentlich viele Blüten und Früchte bilden kann.

Wie schon in der Einleitung vermerkt, hat A. THELLUNG (1906) festgestellt, dass an mässig verzweigten Exemplaren 1000 Früchte keine Seltenheit sind. Unsere Beobachtungen an einem gut, aber nicht extrem entwickelten Indivi-

duum zeigten folgendes: Es hatte Ende Juli eine Höhe von etwa 40 cm erreicht. Zu dieser Zeit waren bereits 23 Fruchtstände mit einer Gesamtlänge von 2,125 m gebildet. Die Mehrzahl derselben trug am Ende noch Blüten und Knospen. Dazu kamen 30 Blütenstände, die noch keine Früchte aufwiesen, und zahlreiche Infloreszenzen im Knospenstadium. Ohne Berücksichtigung der noch in Entwicklung begriffenen Knospen und Blüten produzierte die Pflanze bis zu dieser Zeit über 2000 Früchte, von denen sich ein Teil schon geöffnet hatte. – Bedenkt man, dass die Blüten- und Fruchtbildung noch längere Zeit weitergehen kann, so wird klar, dass sich die angegebene Zahl noch beträchtlich erhöht.

Indessen sind die Ernährungsbedingungen oft kümmerlich; man denke nur an Pflanzen, die im Schotter der Bahnkörper wachsen. Hier findet man vielfach schwache Exemplare, ja sogar vereinzelt solche, die lediglich eine Endfloreszenz, nicht aber Verzweigungen zu bilden vermögen. Die Untersuchung einer kleineren, immerhin verzweigten Pflanze ergab ebenfalls Ende Juli: Die sechs Fruchtstände hatten eine Gesamtlänge von 13 cm mit rund 120 Früchten. Sie hatten ihre Entwicklung noch nicht abgeschlossen, ferner waren zwei weitere Blütenstände angelegt. Selbstverständlich kann auch eine solche Pflanze noch weitere Früchte bilden. Doch ist der Unterschied in der Fruchtbarkeit zwischen starken und schwachen Individuen sehr gross.

### Zusammenfassung

1. *Lepidium virginicum* ist eine Halbrosettenpflanze mit stark entwickeltem Unterbau und mannigfach gestalteten Laubblättern. Der Primärspross bildet Zweige, die sich von oben nach unten entfalten und immer kräftiger werden. Die Achselknospen der unteren Laubblätter bleiben in der Regel ruhend, dagegen verzweigen sich die Aste 1. Ordnung mehrfach, wobei die Seitentriebe 2. und höherer Ordnung stets in basipetaler Reihenfolge auswachsen. Auf diesen Erscheinungen beruht der eigenartige Habitus der Pflanze.

2. Infolge der reichen, über längere Zeit sich erstreckenden Verzweigung kann die Synfloreszenz der virginischen Kresse eine ausserordentliche Zahl von Blüten und Früchten liefern, doch sind die Differenzen zwischen kleinen und grossen Pflanzen bedeutend.

### Literaturverzeichnis

- HAMANN, U. (1958): Morphologische und histogenetische Studien an Veronica-Arten I. Zur Morphologie der Blütenstände im Hinblick auf einen allgemeinen Infloreszenzbegriff. Bot. Jb. 78, S. 69.
- SCHAEPPPI, H. (1956): Sprossmorphologische Untersuchungen am Franzosenkraut (*Galinsoga*). Mitt. Naturw. Ges. Winterthur, 28, S. 101.
- SCHAEPPPI, H., und SPÖRRI, H. (1959): «Neue Bahnhofpflanzen», ein Beitrag zur Ruderalflora von Winterthur und Umgebung. Mitt. Naturw. Ges. Winterthur, 29.



- THELLUNG, A. (1906): Die Gattung *Lepidium* (L.) R. Br. Neue Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges., 41, Abh. 1.
- TROLL, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin, I. Band, 1. Teil 1937, 2. Teil 1939.
- (1950): Über den Infloreszenzbegriff und seine Anwendung auf die blühende Region krautiger Pflanzen. Akademie Wiss. und Lit. Mainz, math.-naturw. Klasse, S. 377.
- (1950): Über die Gestaltung der Kotyledonen von *Tilia* und *Lepidium sativum*. Planta, 38, S. 12.
- TROLL, W., und HEIDENHAIN, B. (1951): Beiträge zur Kenntnis racemöser Infloreszenzformen. Akademie Wiss. und Lit. Mainz, math.-naturw. Klasse, S. 142.
- TROLL, W., und WEBER, H. (1955): Morphologie einschl. Anatomie. Fortschritte der Botanik, 17, S. 16.