

Beitrag zur Wuchsform und Biologie der Gefäßpflanzen des hercynischen Raumes: 8. *Armoracia rusticana* G. GAERTN., B. MEY. & SCHERB. (Meerrettich; Brassicaceae)

Anna-Magdalena BARNISKE, Heike HEKLAU und Eckehart J. JÄGER

22 Abbildungen und 2 Tabellen

Abstract

BARNISKE, A.-M., HEKLAU, H., JÄGER, E. J.: Growth form and biology of Hercynian vascular plants. 8. *Armoracia rusticana* G. GAERTN., B. MEY. & SCHERB. (horseradish, Brassicaceae). - *Hercynia* N. F. 49 (2016): 1 – 25.

Horseradish was studied with special emphasis on its enigmatic origin, affinity, variation, dispersal (by detached roots only), ecology (soil, plant communities), worldwide distribution and climatic envelope; morphology (seedling, structure and sequence of leaves, heterophylly indicating its origin on sites flooded in spring: long petiolate rosette leaves with very large blade, small pinnatisect leaves at the base of the flowering stem, further up lanceolate leaves, the uppermost sessile), brochidodromous nervature, hydathodes, seasonal development of shoots, leaf rhythm, inflorescence, sterile fruits, flower galls, root system, regenerative root sprouting after damage), life history (germination, clonality, flower initiation, flower visitors, demand of cold, shoot innovation), anatomy (aequifacial, amphistomatic, subsucculent structure of rosette leaves; anisocytic stomata apparatus, structure of petiole as reason of its bending strength, root system and structure). The dispersal is only by root cuttings (or by roots teared off), not by root suckers in intact plants. The petiolate rosette leaves are developed on one ramet only in the year(s) before flowering. The reason of sterility is not a consequence of hybridization or of self-incompatibility alone, but of a whole complex of irregularities in the progamic and postzygotic phase.

Key words: anatomy, dispersal, distribution, ecology, heterophylly, morphology, seasonal development.

1 Einleitung

Der Meerrettich ist nicht nur eine wichtige Gewürz- und Heilpflanze, über deren Namen, Anbau, Verarbeitung, Lagerung und Verwendung, Schädlinge und Krankheiten sehr viel geschrieben worden ist (KRÜGER 1921, NEBEL 1987, SAMPLINER & MILLER 2009). Er gibt auch den Biologinnen und Biologen einige Rätsel auf, die bis heute nicht gelöst sind. Seine Heimat und Entstehung sind immer noch unbekannt. Die Heterophyllie, die sich in zerschlitzten Frühjahrsblättern am Grund des Blütentriebes, darüber ungeteilten, sitzenden Stängelblättern, außerdem aber sehr großen, lang gestielten Rosettenblättern äußert, ist schon im vorigen Jahrhundert als ein Hinweis auf die Herkunft von zeitweilig überfluteten Standorten gedeutet worden. Solche Standorte werden aber nur von den beiden anderen Arten der Gattung *Armoracia* besiedelt. Schließlich ist sehr früh schon aufgefallen, dass die Pflanze trotz ihrer attraktiven Blütenstände (mit Duft und Nektar-Angebot) keinen Samen ausbildet. Hieronymus BOCK schreibt in seinem „Neu Kreuterbuch“ schon 1546 (Seite CCLXXX = 544 im Netz):

„ist auch der art / das jre blüet on samen oder on frucht abfallen / gleich wie die blumen an der pestilentz-wurtzel. Im ende des hornungs thut sich der Meerrhettich auf / und stößt kleine krause zerspaltene bletlin / die seind in der ersten anzusehen als die kleine bletten am Farnkraut / werden mit der zeit lang unnd breit / alsdann verschwinden die Kerben an gemelten blettern ...“ (Blütenknospen)...“und werden zu kleinen weißen blümlin / welche so sie widerumb abfallen / wachsen seer kleine schötlin daraus / nit größer dann des kleinen seckelkrauts / darin ich nie kein samen funden.“

Die Herkunft der Art und die Ursache ihrer Sterilität können hier nicht aufgeklärt werden. Die Hypothesen dazu und auch die vorliegenden Kenntnisse der systematischen Stellung der Art und ihrer Variabilität werden zusammengefasst. Eigene Untersuchungen ergänzen die Kenntnis der Standortverhältnisse, des Ausbreitungsmodus, des Arels, der Spross-Morphologie, der Heterophyllie, der Bewurzelung, der jahreszeitlichen Entwicklung, der Blütenbesucher, der Regeneration und der Blatt-Anatomie.

2 Systematische Stellung und Gliederung der Gattung *Armoracia*

Die Gattung *Armoracia* G. GAERTN., B. MEY. & SCHERB. (nomen conservandum) wird innerhalb der Brassicaceae zur Tribus Cardamineae DUMORT. gestellt (WARWICK et al. 2010, KOCH in <brassibase.cos.uni-heidelberg.de> 2016). Diese Tribus umfasst 12 Gattungen mit insgesamt etwa 340 Arten. Die meisten Gattungen sind auf der Nordhemisphäre verbreitet, vor allem auf den Westseiten der beiden Nordkontinente, viele in mediterranen Klimaten. *Armoracia* (drei Arten) ist ursprünglich auf das gemäßigte und kalte Eurasien beschränkt, *Barbarea* W. T. AITON (22 Arten) kommt außer auf der Nordhemisphäre mit zwei Arten auch in Australien vor, *Aplanodes* MARAIS (zwei Arten) nur in Südafrika, *Rorippa* SCOP. (86 Arten) und *Cardamine* L. (incl. *Dentaria* L., 200 Arten) sind nahezu weltweit verbreitet. Als sechste der in Mitteleuropa vorkommenden Gattungen gehört noch *Nasturtium* W. T. AITON (fünf Arten) zur Tribus. Mit *Armoracia* besonders nahe verwandt ist *Rorippa* SCOP. (WARWICK et al. 2010, FUKUSHIMA et al. 2014, KOCH in <brassibase.cos.uni-heidelberg.de> 2016).

Viele Arten der Tribus stimmen mit der Gattung *Armoracia* in der Bindung an feuchte, wechsellasse oder nasse Standorte überein (*Rorippa*, *Nasturtium* u. a.). Viele sind auch wie der Meerrettich zu extremer Regeneration (z. B. Brutblättchen bei *Cardamine*) und Wurzelsprossbildung (*Rorippa*, *Nasturtium*) in der Lage, auch Heterophyllie kommt oft vor (*Rorippa austriaca*, *R. aquatica*). Wie *Armoracia rusticana* ist auch *Cardamine bulbifera* in unserem Gebiet zur fast ausschließlich vegetativen Reproduktion übergegangen.

Zu *Armoracia* gehören außer *A. rusticana* noch zwei Arten, *Armoracia macrocarpa* (WALDST. & KIT. ex WILLD. Sp. pl. ed. 4 1800) KIT. ex BAUMG. und *Armoracia sisymbrioides* (DC.) CAJANDER¹. Gemeinsam ist allen Arten die Lebensform Geophyt (nicht Hemikryptophyt, da Überwinterungsknospe etwa 2 cm tief im Boden), die dicke (1 bis > 3 cm) Pfahlwurzel, die fehlende Behaarung, die Heterophyllie, der doppeltraubige Blütenstand mit 100 bis über 300 Blüten, die duftenden Blüten mit etwa 8–12 mm langen, spatel- bis löffelförmigen weißen Kronblättern, die unbegrenzte Lebensdauer und die wohl tetraploide Chromosomenzahl $2n = 32$.

Armoracia sisymbrioides ist von *A. rusticana* durch wenige lanzettliche, allmählich in den Stiel verschmälerte Grundblätter und zahlreiche hell bläulichgrüne, stängelumfassende Stängelblätter unterschieden. Die 10–30 × 3–8 mm großen Früchte sind walzenförmig mit 15 bis 25 Samen. Der Stängel ist wie bei *A. rusticana* 50–150 cm hoch, die Pfahlwurzel nur etwa 1 cm dick. Verbreitet ist diese Art in den Stromtälern vom temperaten bis zum borealen West- und Zentralsibirien und Jakutien bis an die untere Lena, isoliert in Burjätien und Nord-Sachalin (Abb. 1). Die Standorte sind im Frühjahr überflutete Auwiesen an Ufern von Flüssen und Seen (MALYŠEV & PEŠKOVA 1994).

Armoracia macrocarpa ähnelt dem Kultur-Meerrettich stärker. Sie wird als Ausgangsart von *A. rusticana* angesehen (MILLER et al. 2010). Nach Flora Europaea (1963) soll sich *A. macrocarpa* neben Frucht-Merkmalen durch die gewöhnlich ungeteilten unteren Blätter von *A. rusticana* unterscheiden. Dieser Unterschied trifft aber nicht zu, die unteren 5–7(?) Blätter von *A. macrocarpa* sind genauso

1 Als *Armoracia lacustris* (GRAY) AL-SHEBAZ & BATES wurde von AL-SHEBAZ & BATES (1987) auch die in den östlichen USA und SO-Kanada, besonders in den Prärie-Gebieten verbreitete *Rorippa aquatica* (EATON) PALMER & STEYERMARK (Syn.: *Neobeckia aquatica* (EATON) GREENE, *Cochlearia aquatica* EATON) zu *Armoracia* gestellt. Molekularartaxonomische Daten belegen aber eindeutig die Zugehörigkeit zu *Rorippa* (NAKAYAMA et al. 2014).

fiederschnittig wie die von *A. rusticana* (Herbarbeleg in HAL). Nach der gründlichen Beschreibung in Flora Slovenská (2002) sind die Schötchen $9-11(-13) \times (4-5)-6$ mm groß, sie enthalten 10–25 reife Samen, diese sind $2,0 \times 1,2-1,8$ mm groß (*A. rusticana*: Schötchen $4-6(-7) \times (2-2,5-3,5$ mm groß mit 0(–4) Samen, diese $1,0 \times 0,4-0,6$ mm groß). Außerdem sind bei *A. macrocarpa* die Grundblattspreiten öfter spitz und gehen allmählich in den Blattstiel über, die Stängelblätter sind weniger zahlreich (ohne den Blütenstand etwa 5 statt 25–50 bei *A. rusticana*), der Blütentrieb ist niedriger und am Grund schwächer ($50-90 \times 0,5-1$ cm) als bei *A. rusticana* ($0,50-150 \times 2,0$ bis etwa 5,0 cm), aber doppelt so hoch wie die Grundblätter (bei *A. rusticana* etwa ebenso hoch wie die Grundblätter oder wenig höher, SCHEEL 1976). Gegen *Albugo candida*, eine wichtige Krankheit von *Armoracia rusticana*, ist *A. macrocarpa* vollkommen resistent (SCHEEL 1974).

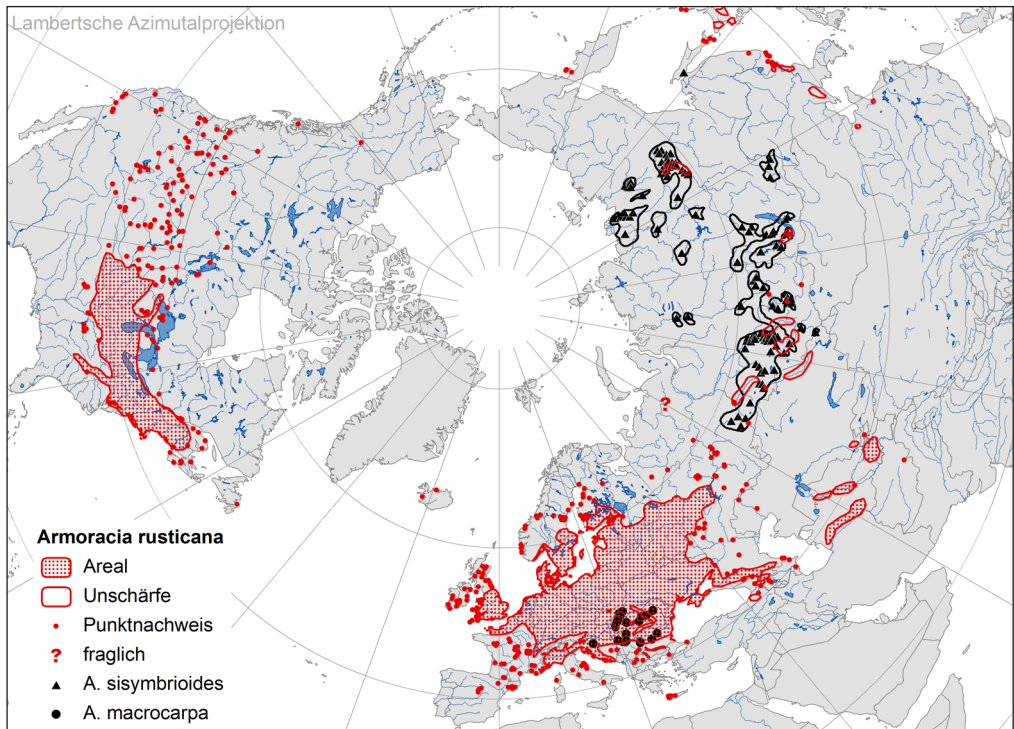


Abb. 1 Gesamtverbreitung von *Armoracia sisymbrioides* (DC.) CAJAND., *A. macrocarpa* (WALDST. & KIT. ex WILLD.) KIT. ex BAUMG. und *A. rusticana* G. GAERTN., B. MEY. & SCHERB. auf der Nordhemisphäre. *A. rusticana* überall nur synanthrop, ohne genaue Fundortsangabe auch in China (Hebei, Heilongjiang, Jilin, Jiangsu und Liaoning), nach BAJKOV (2005) auch in Westsibirien, im Altai-Jenissej-, Tunguska-Lena- und Baikalsee-Gebiet, auf der Süd-Hemisphäre in Neuseeland und Tasmanien. (Entwurf: A.-M. Barniske, E. J. Jäger, E. Welk).

Fig. 1 General distribution of *A. sisymbrioides*, *A. macrocarpa* and *A. rusticana* in the northern hemisphere; without exact locality also in China (Hebei, Heilongjiang, Jilin, Jiangsu and Liaoning), after BAJKOV (2005) Western Siberia, regions of Altai-Yenissey, Tunguska-Lena and Lake Baykal. In the southern hemisphere in New Zealand and Tasmania.

Die Standorte von *A. macrocarpa* sind nach Soó (1968) basiklin, mäßig thermophil, hygrophil bis hydrotrophil und kaum nitrophil, die besiedelten Pflanzengesellschaften gehören zum Phragmitum (Scirpo-Phragmitetum austro-orientale, Phalaridetum arundinaceae), aber auch zu den Bidentetea und zu feuchten

Weiden (*Agrostio-Alopecuretum pratensis*). Im Unterschied zu *A. rusticana* verträgt *A. macrocarpa* auch Salz. Ihr Areal erstreckt sich von der Donau-Niederung in Ungarn (im Theiß-Gebiet nicht selten) bis in die Ebene der Südost-Slowakei, nach Transsilvanien, zum Tal der unteren Donau in Rumänien und Bulgarien (wenige Vorkommen, vgl. STEVANOVIĆ et al. 2011), bis nach Kroatien und Serbien, überall kaum über 200 m N.N. (Abb.1). Die Vorkommen in Serbien sind fast alle erloschen (so bei Belgrad, Požarevac, Fruška Gora, Deliblatsker Sand, evtl. noch existent in der Wojwodina), die in Kroatien, Rumänien, Bulgarien und in der Slowakei sind gefährdet. Deshalb wurde die Art in die IUCN Red List gefährdeter Arten aufgenommen (STEVANOVIĆ et al. 2011), und in der Slowakei steht sie unter gesetzlichem Schutz (HOLUB 1999). Eine anthropogene Areal-Ausweitung ist nicht bekannt. Eine Bastardierung mit *A. rusticana* ist bisher wohl nicht geglückt.

3 Variabilität von *Armoracia rusticana*

Obwohl vom Meerrettich keine Unterarten oder Varietäten unterschieden werden, ist die Art nicht einheitlich. In Mitteleuropa werden nach der Stärke des Wuchses, der Härte des Wurzel-Gewebes und der Schärfe des Geschmacks mehrere lokale Selektionen unterschieden (VOGEL 1996):

Bayerischer Meerrettich (Baiersdorfer M.): weich, mild; Hamburger M.: weich, scharf; Spreewälder M.: sehr scharf; Badischer (Laufener) M.: weich, mild; Steirischer und Jugoslawischer M. (Edelkofener, Nederling, Novi Sad, Bulgarischer): starkwüchsig, scharf, besonders hart, mit viel Trockensubstanz.

Konstante Merkmale für die Unterscheidung von 10 mitteleuropäischen Klonen sind die Form der Rosettenblatt-Spreiten (spitz/stumpf, Basis herzförmig/in den Stiel verschmälert), ihre Struktur (glatt/runzelig) und das Verhältnis ihrer Länge zu der des Blattstiels (SCHEEL 1977).

Für Finnland, Schweden, Norwegen und Dänemark wurde der Glucosinolat-Gehalt verschiedener Herkünfte untersucht (WEDELBÄCK-BLADH 2014). Die genetisch fixierten Unterschiede waren besonders bei den finnischen Herkünften bemerkenswert groß, sie korrelierten jedoch nicht mit morphologischen Merkmalen. Die Verschiedenheit der Herkünfte wird auf die unterschiedliche Herkunft bei der frühen Einschleppung (über Klöster) zurückgeführt. Die lokalen Selektionen wurden durch die ausschließlich vegetative Vermehrung fixiert. Auch bei den in Süditalien kultivierten Herkünften gibt es große Unterschiede im Glucosinolat-Gehalt (AGNETA et al. 2014). In Amerika wird außer dem „Normaltyp“ (Common), „Big Top Western“ und „Swiss“ (RHODES et al. 1965, 1969) ein Böhmischer Typ unterschieden, der nur einen geringen Glucosinolat-Gehalt hat. Bei diesem Typ fand WEBER (1949) pollenfertile Pflanzen und nach Selbstbestäubung auch eine (seltene) Ausbildung fruchtbarer Samen.

Die in HEGI (1986) erwähnten *f. integra* (HERM.) MARKGRAF (alle Blätter ungeteilt) und *f. pinnatifida* OPIZ (alle Blätter fiederspaltig) sind Ausdruck natürlicher (altersbedingter und jahreszeitlicher) Variabilität und haben keinen taxonomischen Wert.

4 Standortsbedingungen und Pflanzengesellschaften von *Armoracia rusticana*

Zur Charakterisierung der Standortsamplitude und der Gesellschaftsbindung wurden 30 eigene Vegetationsaufnahmen aus der Umgebung von Halle und Brandenburg sowie 15 aus Mecklenburg-Vorpommern ausgewertet. Die Zuordnung zu Pflanzengesellschaften erfolgte nach SCHUBERT et al. (2001). Nach den Zeigerwerten (ELLENBERG et al. 1991) der Arten in diesen Aufnahmen wurde die ökologische Amplitude und der Mittelwert angegeben (Tabellen bei BARNISKE 2002). Die Gesellschaften mit *Armoracia rusticana* waren meistens ruderal oder ruderal beeinflusst, Standorte waren vor allem Gräben, Wegränder und Frischwiesen, auch Schuttplätze und dörfliche Ruderalstellen, nach BRANDES & SANDER (1995) auch Flusssufer (Elbe):

- Verb. Arrhenatherion elatioris
 Asso. Dauco-Arrhenatheretum elatioris,
 Tanaceto vulgaris Arrhenatheretum elatioris;
- Verb. Cynosurion cristati
 Asso. Lolietum perennis;
- Verb. Dauco-Melilotion
 Asso. Tanaceto-Artemisietum vulgaris,
 Dauco-Picridetum;
- Verb. Convolvulo-Agropyrion repentis
 Asso. *Calamagrostis epigejos*-Gesellschaft,
 Poetum pratensis- compressae,
 Agropyretum repentis,
 Convolvulo arvensis-Brometum inermis;
- Verb. Sisymbrium officinalis
 Asso. Hordeetum murini;
- Verb. Arction lappae
 Asso. Arctio-Rumicetum obtusifolii (Kennart);
- Verb. Malvion neglecta
 Asso. Urtico-Anthemidetum cotulae,
Chenopodium rubrum-Facies (Schlammteich-Ufer),
Helianthus tuberosus-Facies (Damm-Krone).

Für Westdeutschland nennt OBERDORFER (1979) *A. rusticana* als Verbands-Charakterart des Arction, außerdem Vorkommen im Aegopodion, also in meist beschatteten Wald- und Gebüschrändern. Solche Vorkommen konnten für unser Gebiet nicht bestätigt werden, sie sind für die lichtliebende Pflanze sicher nicht typisch. Auch Vorkommen im Convolvulion sepium konnten wir nicht beobachten. Nach Wisskirchen und Adolphi (mdl. Mitteilungen) wurden solche Standorte aber im Rhein-Gebiet gefunden.

Die Zeigerwert-Mittel dieser Gesellschaften liegen

- für die Lichtzahl bei 6,9–7,6,
- für die Temperaturzahl bei 5,5–6,3,
- für die Feuchtezahl bei 4,3–5,6,
- für die Reaktionszahl bei 6,5–7,3,
- für die Stickstoffzahl bei 5,9–8,4 und
- für die Salzzahl bei 0,1–0,3.

Das heißt, dass alle Standorte gut belichtet, etwas wärmebegünstigt, deutlich basiklin, stickstoffreich, frisch bis feucht und nicht versalzt sind. Die Böden sind gewöhnlich tiefgründig und feinerdreich, meist lehmig, seltener sandig. Verwilderter Meerrettich fehlt in Trockenrasen, Halbtrockenrasen, Magerrasen, in Wäldern, Forsten und Gebüsch, in Mooren und ständig nassen Uferzonen wie auch an Salzstellen. Auch im Bergland über 500(–750) m N.N. tritt die Art stark zurück, wie die Florenatanten der Bundesländer zeigen (Erzgebirge, Thüringer Wald, Harz, Schwarzwald, Bayerischer Wald, Alpen und Vorland usw.), ausnahmsweise wird eine Verwilderung in den Nordkarpaten (Kežmarska chata) aus 1620 m N.N. genannt. Nur zerstreut siedelt die Art in den Lockersandgebieten Brandenburgs und Bayerns, in Niedersachsen und Schleswig-Holstein außerhalb dicht besiedelter Gebiete.

Während *A. rusticana* also feuchte bis frische Standorte bevorzugt, sind die beiden verwandten Arten eher an zeitweilig nassen, überfluteten Ufern zu finden.

Die häufigsten Begleiter des Meerrettichs waren in Mecklenburg *Urtica dioica* (Stetigkeit > 90 %), *Rumex obtusifolius*, *Arctium tomentosum*, *Heracleum sphondylium*, *Ballota nigra*, *Anthriscus sylvestris* und *Artemisia vulgaris* (mit Stetigkeit > 50 %); *Aegopodium podagraria*, *Potentilla anserina*, *Carduus crispus*, *Cirsium arvense* (mit Stetigkeit > 33 %).

In Brandenburg und Sachsen-Anhalt gehörten zu den Arten mit den höchsten Stetigkeitswerten (> 50 %): *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Poa trivialis*, *Poa pratensis*, *Cirsium arvense*, *Artemisia vulgaris*, *Lolium perenne*, *Festuca rubra*, *Urtica dioica* und *Taraxacum* sect. *Taraxacum*; in > 30 % der Flächen traten auf *Brachythecium rutabolum*, *Lactuca serriola*, *Convolvulus arvensis*, *Arrhenatherum elatius*, *Daucus carota* und *Achillea millefolium*; > 20 % Stetigkeit hatten *Rubus caesius*, *Solidago canadensis*, *Diplotaxis tenuifolia*, *Ranunculus repens*, *Sisymbrium loeselii*, *Capsella bursa-pastoris*, *Polygonum aviculare*, *Cerastium holosteoides* und *Tanacetum vulgare*.

5 Areal und Ausbreitungsweise von *Armoracia rusticana*

Für *Armoracia rusticana* wurden früher oft ursprüngliche, natürliche Vorkommen im Süden des europäischen Russlands, auf der Krim, in der Ukraine oder in der Moldau-Republik vermutet, aber die neuen Floren geben auch für diese Gebiete nur kultivierte und verwilderte Vorkommen an. Es handelt sich vielleicht um einen anthropogen entstandenen Anökophyten (Pflanze ohne Heimat). Das europäische Areal (Abb. 1) ist in den Grundzügen schon archäophytisch ausgefüllt worden, d. h., es ist vor über 500 Jahren durch Verwilderung aus der in Mitteleuropa über 1000-jährigen, in Skandinavien über 700-jährigen Kultur entstanden (WEDELBÄCK BLADH 2014). Nach Nordamerika ist der Meerrettich mit den ersten Siedlern gelangt. In Quebec wurde er spätestens 1850 auch verwildert beobachtet, seine Verbreitung stimmt dort recht gut mit den im 19. Jh. besiedelten Gebieten überein (ROUSSEAU 1968). Wie schon BOCK (1546) feststellte, besiedelt die einmal eingeschleppte Pflanze ihren Wuchsort sehr konstant und ist kaum wieder auszurotten. Mit ihrer Konkurrenz-Strategie ist sie als Agriophyt in Mitteleuropa fest eingebürgert (LOHMEYER & SUKOPP 1992). Das europäische Areal zeigt trotz der nur durch Wurzelstücke erfolgten Ausbreitung (s. unten) ein ausgefülltes Bild und eine erstaunliche Ähnlichkeit mit dem anderer subozeanisch-subkontinentaler Arten der submeridionalen bis subborealen Zone Europas, also z. B. *Acer platanoides*, *Asarum europaeum*, *Campanula persicifolia*, *C. rapunculoides*, *Geranium palustre* und anderer Arten des *Asarum europaeum*-Arealtyps (Karten bei MEUSEL & JÄGER 1992), aber auch Nordamerikas (dort wegen der Sommerniederschläge besonders im Osten). Im Zurücktreten in den hochozeanischen Gebieten von Irland und NW-Frankreich, sowie im Fehlen in NW-Spanien und Portugal äußert sich bei diesen Arten eine Kältebedürftigkeit für die Auflösung der Winterruhe (für *Armoracia*: Englische Wikipedia 2016). Alle zeichnen sich durch einen festen Belaubungs-Rhythmus aus, auch wenn einige überwintert grün sind (z. B. *Asarum*, *Campanula persicifolia*). Wegen hoher Ansprüche an sommerliche Feuchtigkeit fehlen die Arten im sommertrockenen südlichen Mittelmeergebiet. Im Norden reichen ihre Vorkommen wenig über die Laubwaldgrenze hinaus und entsprechen der Bindung an eine mindestens vier Monate dauernde frostfreie Zeit im Jahr. In Sibirien verwildert der Meerrettich nach BAJKOV (2005) auch in Westsibirien, im Altai-Jenissej-Gebiet, im Tunguska-Lena-Gebiet und im Baikalsee-Gebiet. Bei MALYŠEV & PEŠKOVA (1994) finden sich für diese Gebiete keine Angaben von Verwilderungen. Auch aus China (Provinzen Heilongjiang, Jilin, Liaoning, Hebei, Jiangsu, also im ganzen humiden Nordosten) liegen keine genaueren Fundortsangaben vor. – Das Kulturareal reicht wenig über die verwilderten Vorkommen hinaus (z. B. Süditalien: AGNETA et al. 2014, Israel, S-Afrika).

Die **Ausbreitung** der Pflanze erfolgt durch Wurzelstücke, die beim Ausgraben zu groß gewordener Pflanzen im Garten oder beim Straßen- und Wegebau, beim Reinigen von Gräben oder Bächen und bei Uferschutz-Maßnahmen unbeabsichtigt verschleppt werden (Anthropochorie, agochore Hemerochorie, BONN & POSCHLOD 1998; „Linien-Migration“, Abb. 2). Möglich ist auch der Wasser-Transport von Wurzeln, die an Flüssen durch Strömung und Eisgang freigelegt und abgerissen wurden (Hydrochorie). Ohne den Transport von Wurzelstücken kann sich der Meerrettich nicht über größere Strecken ausbreiten, anders als viele Wurzelsprosspflanzen, bei denen neue Pflanzen spontan an langen, horizontal streichenden Ausläuferwurzeln entstehen (z. B. *Prunus spinosa* oder *Populus tremula*). Ein Bestand von etwa 100 Meerrettich-Pflanzen, der vor über 50 Jahren durch Transport von Erde aus Kleingärten bei der Anlage des Hochwasserschutz-Dammes an der Südost-Grenze von Halle-Neustadt begründet wurde, hat sich seitdem an dem einheitlich feuchten, kilometerlangen Damm nicht weiter ausbreiten können (s. auch Kap. 7).



Abb. 2 Ausbreitung des Meerrettichs an einem Koppelzaun infolge des Transportes von Wurzelstücken bei der Grabenreinigung 1995, auch nach 20 Jahren keine weitere Ausbreitung („Linienmigration“, Bennstedt 20.10.2016, Blätter bis 1,15 m hoch; Foto: E. J. Jäger).

Fig. 2 „Line migration“ by root fragments along a wire fence due to the clearing of a ditch; even after 20 years no expansion of the stand. Bennstedt near Halle (Saale). Leaves up to 1,15 m high.

6 Morphologie und Entwicklungszyklus

Keimling: Nach Aussaat von etwa 300 frisch gesammelten, unfruchtbar scheinenden Früchten entwickelten sich Ende Juni nach vier bis fünf Tagen in Topfkultur auf gedämpfter Einheitserde drei Keimpflanzen (Abb. 3), sie starben aber bald darauf wieder ab. Das Hypocotyl war kurz, die Keimblätter waren etwa 6 mm lang gestielt, ihre in den Stiel verschmälerte Spreite 12×5 mm groß, verkehrteiförmig und oben breit abgerundet oder etwas ausgerandet. Die Spreite des ersten Primärblattes war rundlich, am Grund gestutzt, beiderseits mit drei Kerbzähnen, das zweite Primärblatt hatte eine elliptische Spreite und beiderseits sechs Kerbzähne, die Nervatur war brochidodrom (s. unten). Abbildungen von ähnlichen Keimlingen finden sich auch bei WEBER (1949). Eine bei MULLER 1978 abgebildete Keimpflanze stammt sicher nicht vom Meerrettich, weil sie behaart ist, auch entspricht der Blattrand nicht unserer Art.

Rosettenblätter²: Über das Jugendstadium (vegetative, juvenile Stadium) und seine Dauer im Freiland ist nichts bekannt. Wahrscheinlich wird es mehr als ein Jahr dauern, denn für die Blütenanlage ist eine Erstarkung mit wenigstens vier großen Rosettenblättern notwendig, die wahrscheinlich im Jahr der Keimung nicht mehr ausgebildet werden.

Eine mindestens einjährige Erstarkung für den Beginn der generativen Phase geht auch aus der Entwicklung schwacher Wurzel(Kallus)sprosse hervor, die mit < 4 Rosettenblättern keinen Blütenstängel anlegen. Im vegetativen Stadium und an schwachen, nicht blühreifen Bodensprossen (Wurzel-, Kallus- und Innovationstrieben) werden nur die lang gestielten Rosettenblätter entwickelt.

2 Obwohl die wenigen großen basalen Laubblätter des Meerrettichs nahezu senkrecht stehen und dem Bild einer Rosette ebenso wenig wie die Rosetten von Horstgrasblättern entsprechen, wird der Begriff (auch Halbrosettenpflanze) beibehalten, um die an der gestauchten Sprossbasis stehenden Blätter von den Stängelblättern zu unterscheiden.



Abb. 3 Keimpflanzen von *A. rusticana* (Topfkultur, Juni 2001; Foto: E. J. Jäger).

Fig. 3 Seedlings of *A. rusticana* (pot culture, June 2001).

Der am Grund auf etwa $4-5 \times 3-4$ cm kegelmantel-förmig erweiterte, weiter oben fast ganz unifazial gebaute, (7–)9–11(–12) mm dicke, im Querschnitt rundlich-elliptische und längs geriefte Blattstiel ist durch seine Konstruktion („Verbund-Bauweise“) sehr fest und biege-elastisch (ringförmiger Mantel aus 4–5 Kollenchym-Schichten, um die 13–17 peripheren Leitbündel-Gruppen jeweils 2–5 Stränge langer Sklerenchymfasern, s. Abb. 5 und 22). Die Basis des Blattstiels ist scheidenförmig erweitert, sie umschließt die nächsten, spirodistisch (also fast zweizeilig) angeordneten jüngeren Blattanlagen. Bei den unter 25 cm langen ersten Blättern ist der Stiel etwas länger als die Spreite, bei großen, bis 1,25 m langen Rosettenblättern ist das Verhältnis umgekehrt (z. B. Stiel 42 cm, Spreite 68 cm).

Die Blattspreiten der Rosettenblätter gehören (zusammen mit der von *Rumex hydrolapathum*, *Petasites hybridus* und *Arctium*) zu den größten in der mitteleuropäischen Flora. Die größten im Bestand Abb. 2 maßen 68×24 cm und wogen 65 g. Die Spreite ist länglich-elliptisch, oben gewöhnlich stumpf, am Grund gestutzt, ein Saum läuft aber einige cm am Stiel herab. Wenn die Mittelrippe bereits ausgewachsen ist, wachsen die Spreitenhälften noch weiter in die Breite und Länge. Dadurch werden sie stark wellig (undulat). Eine Messung nahe dem Blattrand ergab eine fast um die Hälfte größere Länge als die der Mittelrippe. Die senkrecht stehenden Spreiten können so durch den Wind weniger geschädigt werden. Die (2–)3–7(–9) Rosettenblätter eines Sprosses sind bis zum Juli vollzählig und vollkommen ausgewachsen. Neue kommen bis zum Jahresende nur dann dazu, wenn die Rosette abgemäht wird (Kap. 7). Anfang November vergilben die Rosettenblätter auch ohne Frosteinwirkung, nach kurzer Zeit vertrocknen sie und zerbröseln bald. Die nach Mahd ausgetriebenen Ersatz-Rosetten bleiben bis Mitte Dezember grün, auch nach mehreren Nächten mit -8° C.

Nervatur: Vom Mittelnerv entspringen beiderseits (15–)25–30(–34) fischgrätenartig parallel angeordnete Seitennerven 1. Ordnung. (Dazwischen treten oft schwache Zwischennerven auf.) Nach etwa $2/3$ bis $3/4$ der Spreitenhälften-Breite verzweigen sie sich dichotom in zwei Äste, die mit denen des vorigen und des nächsten Seitennervs 1. Ordnung eine Schlinge bilden (brochidodrome = schlingläufige Nervatur, Abb. 6, 7). Aus dem Gipfel der so entstandenen Schlinge entspringen Seitennerven 2. Ordnung, die ihrer-

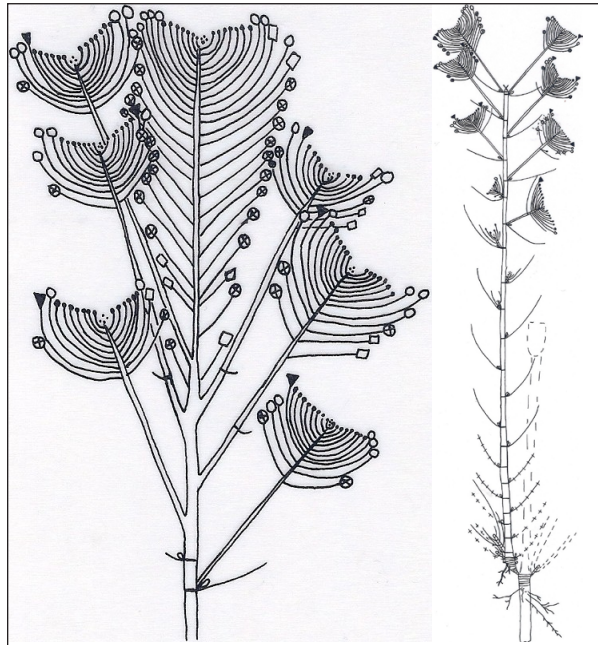


Abb. 4 Schema der Wuchsform von *A. rusticana*. Links: Oberer Teil des Blütenstandes. Signaturen: offene Quadrate: abgefallene Blüten(knospen); durchkreuzte Kreise: verblühte Blüten und junge, sterile Früchte; offene Kreise: offene Blüten; Dreiecke: Blüten-Gallen von *Dasineura armoraciae*; schwarze Punkte: Blütenknospen. – Rechts: Wuchsformschema ohne den links dargestellten oberen Teil des Blütenstandes. Gestrichelt: vorjähriger Trieb und abgestorbene Blätter; durchstrichen: fiederschnittige Blätter. Beachte die Konkauleszenz und Rekauleszenz der Seitentrauben und ihrer Tragblätter und die absteigend serialen Beiknospen (Zeichnung: A.-M. Barniske).

Fig. 4 Growth form pattern of *A. rusticana*. Left: Upper part of the inflorescence; open quadrats: flowers or buds fallen off; crossed circles: faded flowers and sterile fruits; open circles: open flowers; triangles: flower galls of *Dasineura armoraciae*; points: flower buds. – Right: Growth form pattern without the uppermost part of the inflorescence; dashed: shoot of the last year and decayed leaves; crossed lines: pinnatifide leaves. Note the concaulescence, recaulescence and accessory buds in the inflorescence.



Abb. 5 Sklerenchymfaser-Gruppen des Blattstiels (vgl. Abb. 22), die bei der Mahd im September stehenblieben (Foto: E. J. Jäger, 30.10.2016).

Fig. 5 Groups of sclerenchyma fibers that were not cut when plants were mowed in September.

seits mit den Nachbarnerven 2. Ordnung Schlingen bilden. Auch Schlingen 3. (und 4.) Ordnung werden noch ausgebildet. Die Seitennerven 4. oder 5. Ordnung münden in einen Kerbzahn und bilden dort eine Wasserspalte (Hydathode), die flüssiges Wasser absondern kann (Abb. 7). Da die Nerven oberseits eingesenkt sind und unterseits hervortreten, ist die Spreite stark runzelig.



Abb. 6 (links) Junge Rosettenblätter, Ober- und Unterseite. 26.04.2016. (Foto: E. J. Jäger).

Fig. 6 (left) Young rosette leaves, upper and lower side.

Abb. 7 (rechts) Rand eines Rosettenblattes (Oberseite). Die Seitennerven 1., 2. und 3. Ordnung bilden Schlingen (brochidodrome Nervatur), die der 4. Ordnung enden in den Kerbzähnen in Hydathoden (Foto: E. J. Jäger).

Fig. 7 (right) Crenate margin of a rosette leaf (upper side). The veins of the first, second and third order form loops (brochidodromous nervature), those of the 4th order end in hydathodes.

Sobald die Pflanze etwa vier bis fünf große Rosettenblätter ausgebildet hat, ist sie kräftig genug, um einen **Blütentrieb** anzulegen. Das ist an der am Grund sitzenden Sprossknospe schon im August daran zu erkennen, dass nun nicht mehr wenige distich angeordnete Blattprimordien ausgebildet werden, sondern zahlreiche in zerstreuter (dispenser, schraubiger) Stellung. Im September ist in der Sprossknospe deutlich zu sehen, dass die Spreiten der ersten 8–12(–20) Blätter fiederschnittig, also bis zur Mittelrippe geteilt sind (Abb. 8). (Bei der nahe verwandten *Rorippa aquatica* fanden NAKAYAMA & KIMURA (2015), dass die Temperatur der Rosettenblättern das Signal für die Anlage von fiederschnittigen Blättern ist.) Die Segmente sind bei den voll entwickelten ersten Blättern fast fadenförmig und 4–8 cm lang, bei den nächsten länglich und nur 2 cm lang (Abb. 9, 10). Nach dem 12. bis 20. Blatt erfolgt ziemlich plötzlich der Übergang zu ungeteilten, lanzettlichen Blättern. Die Spreite der unteren von ihnen ist in einen bis 4 cm langen Stiel verschmälert, ihr Rand ist kerbzählig, die oberen sind ungestielt und als Tragblätter der unteren Seitentrauben des Blütenstandes schließlich ganzrandig.



Abb. 8 Knospe des Blüten sprosses mit der Anlage fiederschnittiger Blätter. 25.09.2016 (Foto: E. J. Jäger).

Fig. 8 Bud of the flowering shoot with primordia of pinnatisect leaves.



Abb. 9 Junger Blütentrieb mit 14 fiederschnittigen und > 20 ungeteilten lanzettlichen Blättern, die obersten sitzend und ganzrandig. Links: Die beiden (ersten) Rosettenblätter eines Innovationstriebes neben dem Blütentrieb. 25.04.2016 (Foto: E. J. Jäger).

Fig. 9 Young generative stem with 14 pinnatisect and > 20 undivided lanceolate leaves, the lower ones petiolate and crenate-dentate, the uppermost sessile and entire. Left: Two first leaves of a sympodial innovation rosette close to the generative stem. 2016 April 25.

Der **Blütenstand**, der Mitte April noch kugelig zusammengezogen ist (Abb. 11), streckt sich im Mai schnell und wird zu einer breiten Doppeltraube (TROLL 1964). Einige der unteren Zweige können sich zur 2. Ordnung (Tribotryum), selten bis zur 3. Ordnung (Pleiobotryum) verzweigen. An den (6–)10–19 cm langen Trauben stehen je etwa (15–)20(–30) Blüten auf dünnen, beim Fruchten 10–17(–20) mm langen Stielen (Abb. 12). Viele der basalen Blütenknospen fallen ab, ohne sich zu öffnen, und auch die 3 × 1 mm großen unfruchtbaren Schötchen fallen mit den (4–)6–7 unfruchtbaren Samenanlagen bald ab. Bei Angaben von kugelig angeschwollenen Früchten kann es sich um Verwechslungen mit Gallen von *Dasineura armoraciae* VIMMER handeln, in denen die verdickten Blütenhüllblätter eine grüne, kugelige Hülle von



Abb. 10 Blattfolge an der Basis eines jungen Blütentriebes (Blatt 2, 6, 9, 10, 11, 12, 13, 14). 25.04.2016. (Foto: E. J. Jäger).

Fig. 10 Sequence of leaves at the base of a young generative stem (leaf 2, 6, 9, 10, 11, 12, 13, 14). 2016 April 25.

4–7 mm Durchmesser um die zwei bis fünf etwa 2 mm großen gelblichen Larven der Gallmücke bilden)³. Wenn aber in seltenen Fällen Früchte ausgebildet werden, so erfolgt die Befruchtung der Blüten 18–30 Stunden nach der Bestäubung und die Früchte reifen in drei bis vier Wochen (STOKES 1959).

In der Feldkultur kommt der Meerrettich nicht zur Blüte, da die erstarkten Wurzelstücke vor der Blütezeit geerntet werden.

Die **Blütenbesucher** wurden an einem sonnigen Tag (17. Mai 2000) über 10 Stunden in Halle, Peißnitz-Insel, an einer großen Pflanze registriert (einige zusätzliche Fänge an drei benachbarten Pflanzen). In dem unspezifischen Spektrum überwiegen Käfer, kleine Fliegen, Kleinschmetterlinge und Ameisen. Die Zahl der Besuche ist hinter dem Namen angegeben:

Käfer: Scheinbockkäfer (*Oedemera lurida*) 1, Gemeiner Stachelkäfer (*Mordella brachyura*) 1, Rüsselkäfer (*Protapion apricans*) 1, *Ceutorhynchus floralis* 3, *Zacladus affinis* 1, Kohl-Erdfloh (*Phyllotreta*

³ Eine zufällig im Internet unter <pflanzengallen.de/gallenerzeuger.php?letter=D> bei der Suche nach der Gallmücke *Dasineura armoraciae* gefundene Abbildung eines Meerrettich-Fruchtstandes zeigt aber viele vergrößerte (etwa 4 x 6 mm), nicht abfallende Früchte, wie sie bei den von uns untersuchten Pflanzen nicht beobachtet wurden. Ob an dem Ort der Aufnahme (Ullersdorf/Sachsen) auch fruchtbare Samen gebildet werden, wäre zu prüfen. Vielleicht ist das der auch von WEBER (1949) für Kreuzungen verwendete Böhmisches Meerrettich, und vielleicht steht dieser der Ausgangsart *A. macrocarpa* noch nahe.



Abb. 11 Blütenstands-Knospe. Die terminale Traube ist durch einen Kranz größerer Blütenknospen abgesetzt. Außer den Tragblättern der Seitentrauben sind die Stängelblätter entfernt. 25.04.2016. (Foto: E. J. Jäger).

Fig. 11 Inflorescence bud. Stem leaves removed (with exception of those supporting the side racemes). The terminal raceme set off by a circle of greater flower buds.



Abb. 12 Blühende Seitentraube mit geöffneten Blüten, mit ungeöffnet abfallenden Blütenknospen und mit einzelnen sterilen Schötchen. Aufblühfolge akropetal. 20.05.2016. (Foto: E. J. Jäger).

Fig. 12 Lateral raceme of the inflorescence with open flowers, with flower buds falling off, and with some infertile siliculae.



Abb. 13 Blüten sprossknospe mit Infloreszenz-Anlage, umgeben von sieben Innovationsknospen. 45 Stängelblatt-Anlagen entfernt. Die undifferenzierten Blütenanlagen als kleine Buckelchen erkennbar. 30.10.2016. (Foto: E. J. Jäger).

Fig. 13 Bud of inflorescence surrounded by seven innovation buds. 45 stem leaves removed. The flower primordia recognizable as small knobs.

undulata) 1, Kurzdeckenflügler (*Staphylinidae*) 1, Glanzkäfer (*Nitidulidae*) 2, Florfliege (*Chrysopidae*) 1, Florfliegenlarve 1, Fransenflügler (*Thysanoptera*) und Blattläuse (*Aphidina*) nicht gezählt, Graue Fleischfliegen (*Sarcophaga carnaria*) 2, kleine Fliegen (*Diptera*) 25, Schwebfliegen (*Syrphidae*) 6, Fliege (*Coremacera tristis*) 1, Kleinschmetterlinge (*Lepidoptera*) 63, Weißlinge (*Pieridae*) 2, Ameisen (*Formicidae*) 30, Erzwespen (*Chalcididae*) 3, Schlupfwespen (*Ichneumonidae*) 2, Bienen (*Andrena*) 4.

Die **Innovation** erfolgt nach der Büte sympodial aus einer (oder zwei, selten mehr, Abb. 13, 14) unteren von etwa sechs Seitenknospen der Basis des Blütentriebes, wieder mit gestielten Rosettenblättern. Durch die sympodiale Erneuerung stehen die Triebe in dicht nestförmigen Gruppen (Abb. bei KLIMEŠOVA & KLIMEŠ 2016). Die zunächst wieder distiche Stellung der Blätter geht bald in disperse Stellung über, wenn die Sprossbasis rasch erstarkt. Zur Blütezeit des Erneuerungstriebs ist die Narbe des vorjährigen Blütentriebes noch gut zu erkennen, oft auch die des vorvorjährigen Jahrestriebs. An den Narben der Rosettenblatt-Scheiden erkennt man noch punktförmige Spuren der Leitbündel-Stränge (Abb. 14), so dass sie nicht mit Kontraktionsrillen verwechselt werden können. Obwohl Sprosse mit mehr als drei Zuwachsjahren nicht beobachtet wurden (auch nicht in den Abbildungen von KLIMEŠOVÁ & KLIMEŠ 2016), kann kein Zweifel an der potentiellen Unsterblichkeit der Pflanze bestehen, da sie sich über Jahrhunderte vegetativ vermehren konnte.

7 Bewurzelung, Wurzelsprossbildung (Klonalität), Wiederaustrieb nach Mahd

Das **Wurzelsystem** des Meerrettichs ist kräftig, reicht tief und ist weit ausgedehnt. Nach KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1992, Foto) reicht es bis 240cm Tiefe, nach SMALL (1997) war die größte gemessene Tiefe sogar 500cm. Abb. 17 zeigt ein Profil bis in 75 cm Tiefe, das auf sandigem Boden in Brandenburg freigelegt wurde. Der horizontale Radius der Bewurzelung betrug 90cm. Die verdickte Hauptwurzel (die



Abb. 14 Sprossbasis mit 2 kräftigen Innovationstrieben, dazwischen die Narbe des Blüentriebes vom Mai desselben Jahres. Rosettenblattnarben ringförmig mit punktförmigen Narben der Leitbündel-Gruppen. 30.10.2016. (Foto: E. J. Jäger).

Fig. 14 Rosette axis with 2 thick innovation rosettes, between them the scar of the decayed flowering stem from May of the same year. Circular scars of the rosette leaves with dark points at the place of the groups of vascular bundles.



Abb. 15 (links) Sprossbasis Ende Oktober mit zwei nach Mahd im September regenerierten Rosetten, ein Blatt der kleinen Rosette unzerteilt, alle übrigen fiederteilig (aus Anlagen der basalen Blüenspross-Blätter für das nächste Jahr). (Foto: E. J. Jäger, 30.10.2016)

Abb. 16 (rechts) Ausschnitt aus Abb. 15. Seitennerven 1. Ordnung bilden Schlingen, Seitennerven 2. Ordnung verlaufen in die Spitzen der Blattzipfel. (Foto: E. J. Jäger).

Fig. 15 (left) Rosette axis with 2 rosettes regenerated after mowing. Pinnatisect leaves developed from primordia of lower leaves of the generative stem for the next year. 2016 Oct. 30.

Fig. 16 (right) Detail of Fig. 15. The side veins of 1st order form loops, those of second order run into the tip of the leaf segments.

nicht der gar nicht vorhandenen Primärwurzel entspricht) ist eine 2–3 cm dicke Pfahlwurzel, deren Zellen im Winterhalbjahr von kugeligen Stärkekörnern erfüllt sind. Aus dickeren basisnahen Seitenwurzeln werden die etwa 20–30 × 0,8 cm messenden „Kopffehser“ geschnitten. Sie werden im Frühjahr (seltener schon im Herbst) schräg in den Boden gelegt und ergeben im Anbau die dicken Wurzeln, die als „Stangen“ in den Handel kommen. Das Dickenwachstum dieser (relativen) Hauptwurzel erfolgt durch mehrfache Bildung von Kambien (Abb. bei CARLQUIST 2016). Die Verzweigung der Wurzeln reicht bis zur 5. Ordnung. Seitenwurzeln an nicht verdickten Wurzeln entstehen im Perizykel über den meist 3(–4) Xylemstrahlen, sie stehen daher in drei Orthostichen (SCHEEL 1966). Im Wurzelholz sind die Gefäße von Scheiden aus dickwandigen Zellen umgeben, die an das Speicherparenchym angrenzen (CARLQUIST 2016). Das Xylem der Seitenwurzel schließt sich an die äußeren Teile des Xylemstranges an, das Phloem nimmt Verbindung mit den rechts und links liegenden Phloemteilen der Mutterwurzel auf. Bei den sekundär verdickten Wurzeln entstehen die Seitenwurzeln im Kambium, unabhängig von der Lage der Markstrahlen. Solche Seitenwurzeln treten oft zusammen mit Wurzelknospen auf (Abb. bei RAUH 1941). Ihre Anordnung ist regellos.

Außer Wurzelknospen bildet *A. rusticana* an abgeschnittenen Wurzeln auch Kallusknospen. Am Rand des Kallus der abgeschnittenen Hauptwurzel bilden sich zwei bis drei Kallusknospen. An den basalen Sprossstücken der Pflanze, also an Wurzel- und Kallusknospen, aber auch an den regulären sympodialen Erneuerungssprossen, entstehen exogen sprossbürtige Wurzeln. An ihrer Bildung sind außer der Epidermis noch zwei Zellschichten der Rinde beteiligt (charakteristisch für die Brassicaceae). Schließlich können sich auch Wurzeln an akzessorischen Sprossknospen in den Blattachseln am gestreckten Spross bilden. Sie entstehen dann median und rechts und links vom Beispross aus Kallusgewebe.

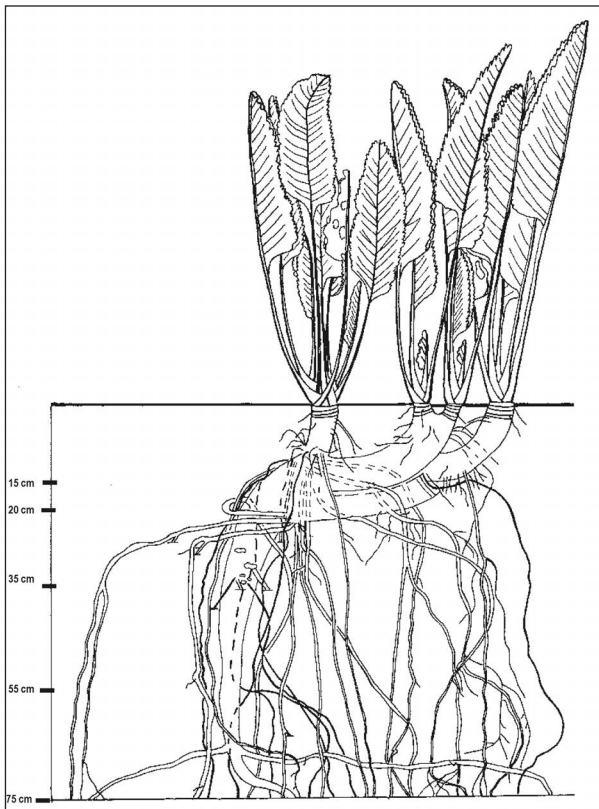


Abb. 17 Wurzelprofil auf sandigem, im Untergrund steinigem Lehm in Brandenburg. Tiefe: 75 cm, Breite 90 cm. Zeichnung: A.-M. Barniske.

Fig. 17 Root system, soil loamy sand, in the underground stony loam. Depth: 75 cm, breadth: 90 cm.

Die Fähigkeit zur **Wurzelsprossbildung** ist auch bei kleinen Wurzelstücken des Meerrettichs beeindruckend. In eigenen Untersuchungen (Topfkultur) an je fünf Wurzelstücken von 2 mm Dicke entstand bei einer Länge von 15 – 20 mm 7 × je 1 Wurzelspross, 3 × waren es deren 2, bei einer Länge von 5 und 10 mm nur noch 2 × und 3 × je 1 Wurzelspross. Bei Wurzelstücken von 1,5 mm Dicke und 2,5 mm Länge blieb die Wurzelsprossbildung aus. Der Austrieb erfolgte in einer Bodentiefe bis 10 cm, in einem Fall sogar bis 15 cm. Bei horizontaler Lage von 15 × 9 mm großen Wurzelstücken verteilte sich der Austrieb auf die ganze Länge der Wurzel, bei senkrecht umgekehrter Lage sowohl auf das proximale als auch auf das distale Ende des Wurzelstückes. Die Polarität hat also nur geringe Auswirkungen.

Außer Kallusknospen werden endogen Wurzelsprosse gebildet, an dünneren Wurzeln aus dem Kambium an den Austrittsstellen der Seitenwurzeln, an stark verdickten regellos aus dem Phellogen (SCHEEL 1975, RAUH 1937).

Kallusknospen können auch an der Spreitenbasis abgeschnittener Rosettenblätter gebildet werden. SCHEEL (1972) erzielte, allerdings nur unter Gewächshaus-Bedingungen, bei der Hälfte der Blatt-Stecklinge die Bildung junger Pflanzen.

Eine wohl nicht oft realisierte Möglichkeit zur vegetativen Reproduktion und kleinräumigen Ausbreitung ist die Loslösung von bewurzelten akzessorischen Achselsprossen im Bereich der Infloreszenz, die sich mit dem Blütentrieb nach dem Fruchten umlegt. So können theoretisch Ausbreitungs-Distanzen von einigen Dezimetern/Jahr erreicht werden.

Sowohl die Untersuchung des Wurzelsystems als auch Ausschnitt-Kartierungen konnten eine Ausbreitung durch Wurzelsprosse an unterirdischen Ausläuferwurzeln, die HEGI (1986) für möglich hält, nicht bestätigen. Auch nach DORE (1955, 1956) erfolgt der Austrieb der Wurzelknospen an Seitenwurzeln erst nach deren Abtrennung von der Mutterpflanze. An Pflanzen mit unbeschädigtem Wurzel- und Erdspross-System kommt es zur Hemmung des Austriebs durch die oberirdischen Teile.

Wiederaustrieb nach Mahd. Die Mahd-Verträglichkeit des Meerrettichs ist wegen der großen Assimilat-Reserven in den Speicherwurzeln nicht verwunderlich. Selbst nach regelmäßig zweimal jährlicher Mahd Anfang Juni und September behaupteten sich die Pflanzen eines großen Bestandes in Halle über mehr als 50 Jahre. Beim ersten Wiederaustrieb werden schnell (2–)3–4(–8) gestielte Grundblätter gebildet. Sie sind zwar kleiner als die verlorenen und stehen nicht aufrecht, aber sie überragen schnell die umstehenden Gräser und Kräuter der gemähten Wiese. Im nächsten Monat kommen noch ein bis drei weitere Blätter dazu. Für den Austrieb nach der zweiten Mahd im Frühherbst stehen an blühreifen Pflanzen nur die fiederschnittigen basalen Blattanlagen des nächstjährigen Blüten sprosses zur Verfügung. Aus diesen werden nun aber durch stärkere Förderung 2–3(–4) abenteuerlich fiederteilige, stark undulate Blätter mit bis > 4 cm langen Zipfeln, in denen die Seitennerven 2. Ordnung bis in die Spitze reichen. Die Seitennerven 1. Ordnung deuten noch mit Schlingen die brochidodrome Nervatur der unzerteilten Rosettenblätter an (Abb. 15, 16). Das Auftreten geteilter Blätter im Herbst wurde in der Literatur wiederholt erwähnt, es ist aber an unbeschädigten Pflanzen nicht zu beobachten.

8 Anatomie der Rosettenblätter

Die Rosettenblätter des Meerrettichs stehen nahezu senkrecht, so ist es erklärlich, dass sie fast äquifacial sind, wenn auch die Nerven oberseits eingesenkt sind und unterseits hervortreten. Auch die obere und untere Epidermis unterscheiden sich nur wenig voneinander. Die Form und Größe der Zellen beider Epidermen ist unregelmäßig länglich, oft gekrümmt, aber kaum verzahnt. Mit 65–235 × 17–100 µm sind die Zellen der oberen Epidermis über 50 % größer als die der unteren Epidermis, Beide Epidermen haben Spaltöffnungen, d. h. das Blatt ist amphistomatisch (Abb. 18, 19). Die Stomatadichte ist auf der Unterseite nur geringfügig höher als auf der Blattoberseite (Oberseite: ca. 117, Unterseite ca. 140 Stomata pro mm²). Die Stomatadichte und die Stomatagröße (vgl. Tab. 1) ordnen sich in die Angaben für Kräuter sonniger Standorte ein (vgl. LARCHER 2001, Tab. 2.2., S. 96). Die Schließzellen sind in der Regel von drei

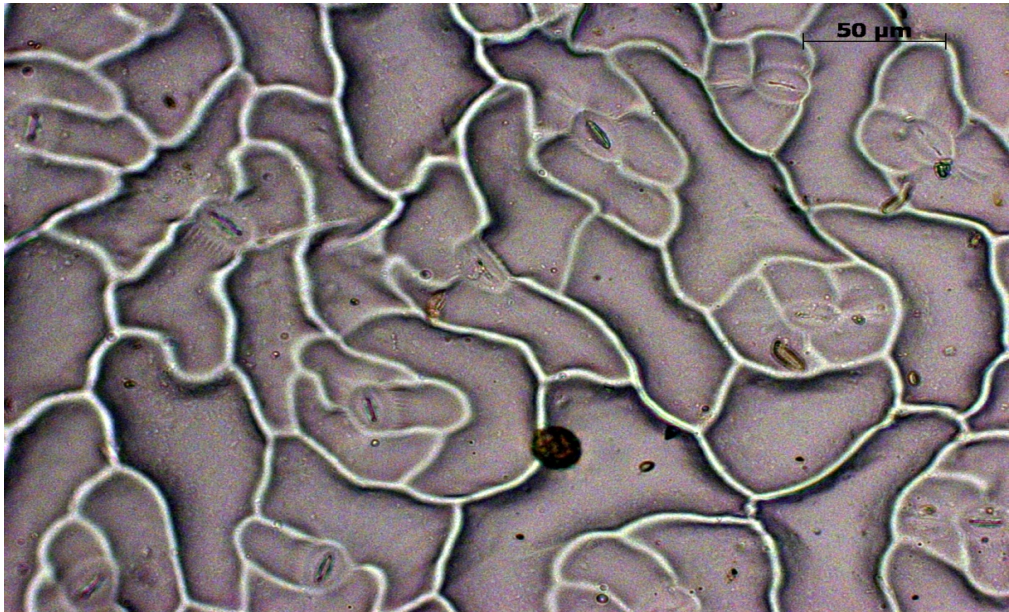


Abb. 18 Anisocytische Stomata der Blattoberseite von *Armoracia rusticana*. (Foto: H. Heklau).

Fig. 18 Anisocytic stomata of the upper surface of the leaf (adaxial side) of *Armoracia rusticana*.

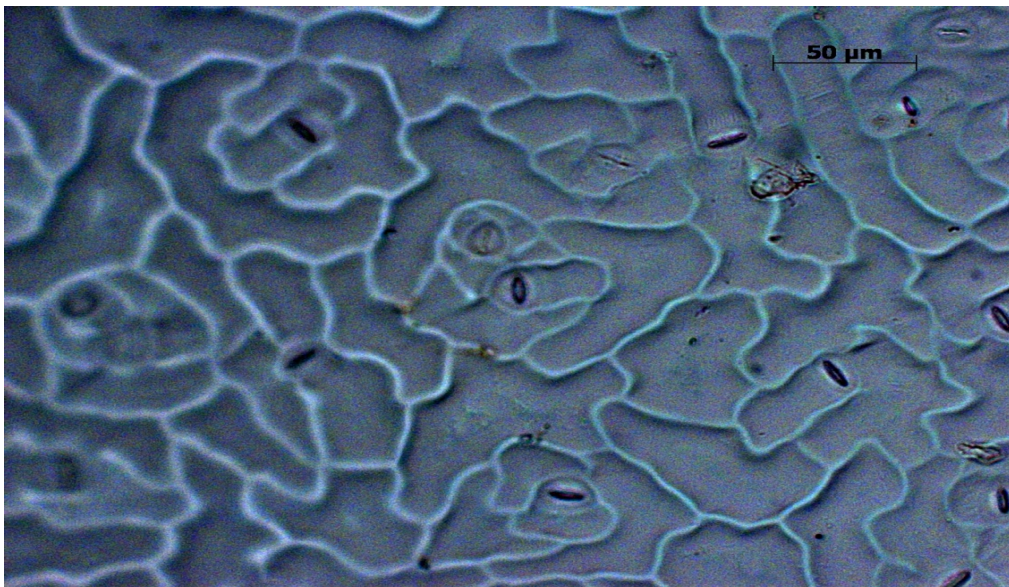


Abb. 19 Anisocytische Stomata der Blattunterseite von *Armoracia rusticana*. (Foto: H. Heklau).

Fig. 19 Anisocytic stomata of the lower surface of the leaf (abaxial side) of *Armoracia rusticana*.

ungleich großen Nebenzellen umgeben, die sich durch die geringere Größe von den übrigen Epidermiszellen unterscheiden. Dieser Stomata-Typ ist der für die Brassicaceae typische anisocytische „cruciferous“ (METCALFE & CHALK, 1950, INAMDAR et al. 1986).

Tab. 1 Größe der Stomata von *Armoracia rusticana*.

Table 1 Stomata size of *Armoracia rusticana*.

| Blattoberseite (n=10) | | Blattunterseite (n=10) | |
|-----------------------|------------------|------------------------|-----------------|
| Stoma-Länge | Stoma-Breite | Stoma-Länge | Stoma-Breite |
| 23,1 µm +/- 2,7 | 13,6 µm +/- 0,61 | 23,02 µm +/- 1,4 | 15,3 µm +/- 1,9 |

Blattquerschnitt. Im Querschnitt ist das Meerrettich-Blatt mit Mesophyll ausgefüllt, das keine Gliederung in Palisadenparenchym und Schwammparenchym zeigt. Bei den Brassicaceae zeigt sich undifferenziertes Mesophyll u.a. auch bei *Crambe maritima* (vgl. METCALFE & CHALK 1950). Die Blattdicke von *Armoracia rusticana* beträgt ca. 160 bis > 200 µm (Abb. 20). Es handelt sich dabei um ein relativ dickes Blatt mit einer Mächtigkeit, die z.B. subtropische Gehölze aufweisen, die an Trockenperioden angepasst sind, u. a. die Blätter von Kampfer (vgl. Tab. 2). Bei *Armoracia rusticana* kann diese subsukkulente Blattstruktur als Erinnerung an Salz-Standorte angesehen werden, wie sie unter den Brassicaceae von den Küstenpflanzen *Brassica oleracea* subsp. *oleracea* und *Crambe maritima* besiedelt werden, die ebenfalls sukkulente Blätter haben. *Armoracia rusticana* meidet zwar Salz, aber die beiden Wildarten *A. macrocarpa* und *A. sisymbrioides* siedeln oft auf kontinentalen versalzten Wiesen.

Tab. 2 Blattdicke von subtropischen Gehölzen (Nr. 1 – 3) sowie von einem Gehölz (Nr. 5) und einer annuellen Pflanze (4.) der gemäßigten Breiten.

Tab. 2 Leaf thickness of subtropical trees (No. 1 – 3), of one tree (No. 5) and one annual plant (No. 4) of temperate zone.

| Species | Blattdicke in µm |
|---|------------------|
| 1. <i>Koelreuteria bipinnata</i> | 160,7 +/- 46,5 |
| 2. <i>Cinnamomum camphora</i> (Kampfer) | 157,8 +/- 26,5 |
| 3. <i>Nerium oleander</i> | 389,7 +/- 18,1 |
| 4. <i>Atriplex tatarica</i> | 97,7 +/- 2,7 |
| 5. <i>Fagus sylvatica</i> | 93,1 +/- 6,6 |

Im Blattquerschnitt (Abb. 20, 21) ist eine einschichtige, 13,1 +/- 1,4 µm mächtige obere Epidermis mit dicker Kutikula zu erkennen. Darauf folgt das Mesophyll (8–10 Lagen von rundlichen bis ovalen Zellen). Zwischen ihnen sind unterschiedlich große Interzellular-Räume vorhanden (Abb. 21), als Atemhöhlen insbesondere unter den Stomata. Die untere Epidermis ist ebenfalls einschichtig mit dicker Kutikula, jedoch etwas weniger dick als die obere Epidermis (ca. 10,72 µm +/- 2,3).

Die Leitbündel der Blatt-Mittelrippe sind kollateral mit zur Blattoberseite weisendem Xylem und zur Blattunterseite weisendem Phloem. Die Erhebungen der Mittelrippe sind durch Kollenchyme verstärkt (Abb. 20). Die auffällig großen, runden, dickwandigen Zellen der oberen Epidermis und die darunterlie-

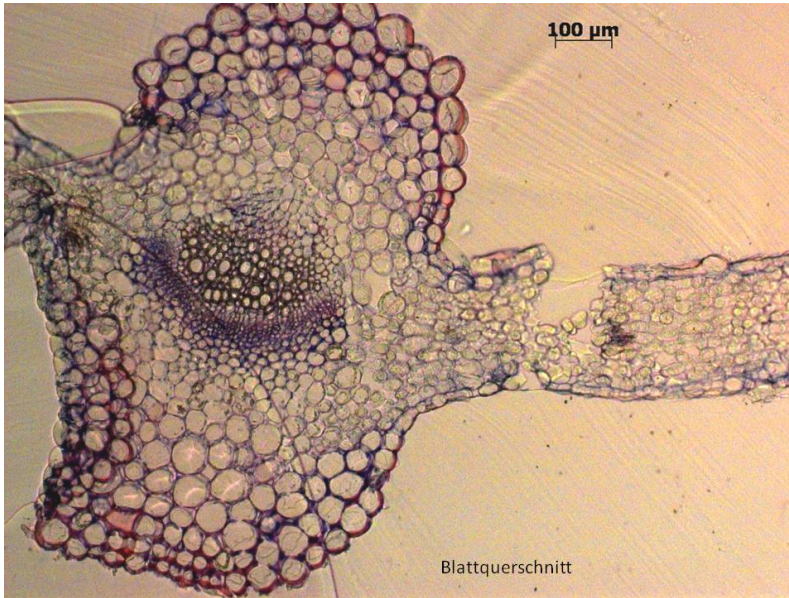


Abb. 20 Blattquerschnitt von *Armoracia rusticana* (vergrößert) mit einem großen Leitbündel in der Mittelrippe. (Foto: H. Heklau).

Abb. 20 Leaf cross-section of *Armoracia rusticana* (enlarged) with a vascular bundle of the leaf midrib.

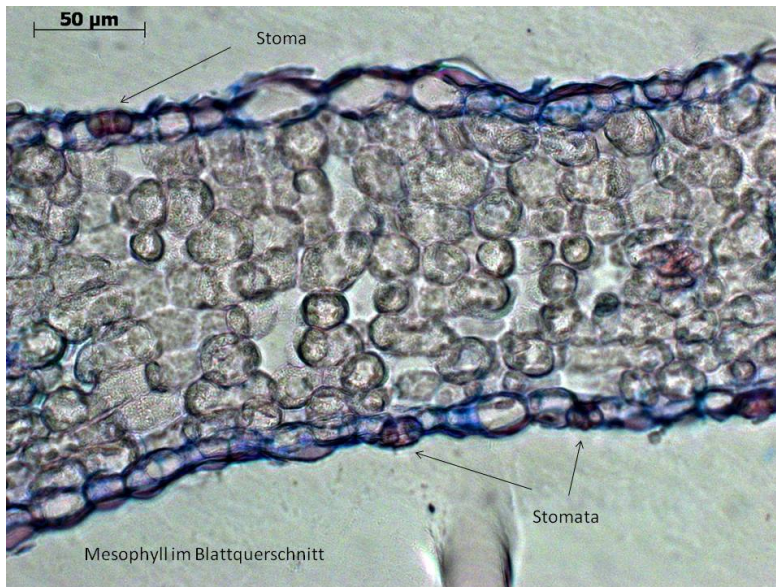


Abb. 21 Blattquerschnitt von *Armoracia rusticana* mit Intezellularräumen. (Foto: H. Heklau).

Fig. 21 Leaf cross-section of *Armoracia rusticana* with intercellular spaces and undifferentiated chlorophyllous parenchyma (mesophyll).

genden drei bis fünf Kollenchymschichten enthalten keine Chloroplasten. Helle zentrale Spalten in den Zellen sind möglicherweise durch Trockenrisse eines gelartigen Zellinhaltes zu erklären.

Der (7–)9–11(–12) mm dicke **Blattstiel**, der bis auf einen V-förmigen Rest der Oberseite unifacial gebaut ist, trägt außen etwa vier Kollenchymlagen. Daran schließt sich großzelliges, dickwandiges Parenchym und ein Ring von etwa 15–17 Leitbündel-Gruppen an (Abb. 22). Die zwei bis fünf kollateralen Leitbündel in jeder Gruppe werden außen von ebensovielen Strängen von langen Sklerenchym-Fasern umgeben. Für diese wurde sogar eine wirtschaftliche Nutzung vorgeschlagen (Faserpflanze, Abb. 5).



Abb. 22 Querschnitt des Blattstiels von *Armoracia rusticana* mit Gruppen von Leitbündeln und randlichem Kollenchym. (Foto links: H. Heklau; Foto rechts: E. J. Jäger).

Fig. 22 Cross-section of the petiole of *Armoracia rusticana* with groups of vascular bundles and marginal collenchym.

9 Sterilität

Die weitgehende Sterilität von *Armoracia rusticana* hat zu vielen Untersuchungen veranlasst, nicht nur wegen der rätselhaften Ursachen, sondern auch wegen der wirtschaftlichen Bedeutung. Die Ausbildung keimfähiger Samen wäre für die Pflanzenzüchtung wichtig, aber auch für den Pflanzenschutz, nämlich für die Gewinnung von virusfreiem Pflanzenmaterial. Die angebauten Herkünfte sind alle von dem Turnip Mosaic Virus (TMV) befallen. Zusammen mit anderen Krankheiten (z. B. *Albugo candida*, Falscher Mehltau, „Weißrost“) und Schädlingen kann dieses einen 40%igen, mitunter fast völligen Ertragsausfall verursachen (UCHANSKI 2002). Als Ausweg wird die in vitro-Zellkultur aus Blattgewebe erprobt.

Schon Bock (1546) schreibt „darin ich nie kein Samen funden“, und DAVIS (1893) betonte für die USA „a careful examination of a large amount of material failed to show such mature seeds“. In der Umgebung verwilderter, aber auch kultivierter Pflanzen wurde von niemandem jemals ein Keimling beobachtet.

Die von DAVIS vermutete Ursache, dass ein wichtiger Bestäuber nicht mit nach Amerika eingeschleppt worden sei, scheidet aus, weil die Pflanze auch in Europa (fast) ganz steril ist, so dass sie nur vegetativ vermehrt wird. Außerdem ist das Spektrum der Blütenbesucher (Kap. 6) und auch der Blütentyp ganz unspezifisch (duftende Schalenblume, leicht zugängliche Nektarien am Grund der Staubblätter, ökologischer Typ: Käferblume, KNUTH 1898), die Bestäubung ist also nicht an bestimmte Insekten gebunden. Unsere Bestellungen von Samen im Samentausch der Botanischen Gärten ergab von allen Gärten, die die Art im Samenkatalog auflisteten, höchstens die Zusendung eines Wurzelstückes. Diese Situation hat sich auch nicht geändert, nachdem WEBER (1949) beim böhmischen Meerrettich zwei Klone fand, die nicht pollensteril waren und nach Selbstbestäubung oder nach Kreuzungen mit pollensterilen Klonen fruchtbaren Samen entwickelten, allerdings auch nur in geringer Menge und nur bei weniger als 3% der Pflanzen. Andere mögliche Ursachen der Sterilität sind das Vorliegen einer Unverträglichkeit hybridogen kombinierter Genome oder das Vorliegen einer Selbst-Inkompatibilität der ausschließlich vegetativ vermehrten, also zum selben Genet gehörenden Pflanzen. Eine hybridogene Entstehung ist aber nach MILLER et al. (2010) nach den Befunden der Genom-Analyse unwahrscheinlich. Diese Autoren untersuchen vielmehr die Annahme, dass eine jahrhundertlange vegetative Vermehrung bei Kulturpflanzen schließlich zum Verlust der generativen Vermehrung führen kann. Es gibt aber auch bei Arten der natürlichen Flora am Rande und jenseits der klimatischen Toleranzgrenzen für die generative Vermehrung den Übergang zu ausschließlich klonaler Reproduktion (Pseudoviviparie bei *Poa bulbosa* und *P. alpina*, Brutknöllchen bei *Cardamine bulbifera*, *Saxifraga*-Arten, *Allium paradoxum*, *Persicaria vivipara* u. a.).

Eingehende Untersuchungen über die Entwicklung des Pollens und des Pollenschlauch-Wachstums zeigen, dass fertiler Pollen selten ist, dass die meisten Pollenkörner auf der Narbe gar nicht quellen können, und dass von den wenigen gekeimten Pollenkörnern wieder nur wenige Pollenschläuche die Samenanlage erreichen. Andererseits schlägt die Entwicklung der meisten Samenanlagen vor der Befruchtung fehl. WEBER (1949) bildet eine Diakinese mit sehr unregelmäßigen Chromosomen-Paarungen ab. In jeder Infloreszenz waren es nur wenige Frucht-Anlagen, die nicht nach etwas über einer Woche abfielen, und auch diese wenigen waren meistens deformiert und verschrumpft. Pro Frucht wurden höchstens 1(-2) Samen mit Kotyledonen, Hypokotyl und Radikula ausgebildet. Von etwa ein Dutzend Pflanzen (d. h. etwa 3000 Blüten) gewannen WINIARCZYK & BEDNARA (2007) 150 Samen, die nach einer Ruheperiode im Frühjahr in Petrischalen bei 20 °C zum Keimen angesetzt wurden. Von diesen Samen keimten aber nur 5, die übrigen vertrockneten und verschrumpften.

In unserem Ansatz keimten aus etwa 300 Früchten, die alle unfruchtbar erschienen, drei Samen. Ein Keimling war missgestaltet (keine Kotyledonen, zwei winzige einförmige Blättchen, Abb. 3), alle starben nach ein bis drei Wochen ab.

Aus der Kreuzung der Sorte „Bohemian“ (zwei Klone mit etwa 25% bzw. 50% funktionell erscheinenden Pollenkörnern) und „Common“ (vollkommen pollensteril, aber in 5% der Samenanlagen mit normal erscheinenden Gametophyten) konnte WEBER (1949) im Gewächshaus kräftige, mehrblättrige Jungpflanzen heranziehen, allerdings auch nur aus 11 Samen. Die Entwicklung auch dieser Keimlinge war z. T. irregulär.

10 Zusammenfassung

BARNISKE, A.-M., HEKLAU, H., JÄGER, E. J.: Beitrag zur Wuchsform und Biologie der Gefäßpflanzen des hercynischen Raumes: 8. *Armoracia rusticana* G. GAERTN., B. MEY. & SCHERB. (Meerrettich; Brassicaceae). - *Hercynia* N. F. 49 (2016): 1 – 25.

Themen der Arbeit sind der rätselhafte Ursprung des Meerrettichs, die Standortsbedingungen und der Gesellschaftsanschluss in Mitteleuropa, die Gesamtverbreitung, ihre klimatische Nische und der Ausbreitungsmodus, die gesetzmäßige Abfolge der verschiedenen Blattformen in der jahreszeitlichen Entwicklung und in der Lebensgeschichte (lang gestielte, äquifaziale, spirodistisch angeordnete Rosettenblätter im vegetativen Stadium, fiederschnittige, dispers angeordnete Blätter am unteren Abschnitt des Blütentriebes,

ungeteilte, kurz gestielte oder sitzende, bifaziale [noch zu bestätigen], disperse im oberen Abschnitt). Die Heterophyllie weist auf eine Herkunft des Meerrettichs von Uferstandorten hin, die zu seiner Blütezeit Anfang Mai überflutet sind. Solche Standorte besiedeln zwar die beiden verwandten Wild-Arten *Armoracia macrocarpa* und *A. sisymbrioides*, aber *A. rusticana* nur ausnahmsweise. Langjährige Beobachtungen zeigen, dass *A. rusticana* sich nur durch anthropochoren oder hydrochoren Transport abgerissener oder abgeschnittener Wurzeln ausbreiten kann, und dass an intakten Pflanzen Wurzelsprosse nicht austreiben. Die Ursache der hochgradigen Samen-Sterilität ist weder in hybridogener Entstehung noch in ausbleibender Bestäubung, noch in einer Selbstinkompatibilität nach langzeitlicher vegetativer Reproduktion allein zu sehen, aber der Pollen ist hochgradig steril, die Entwicklung der Samenanlage schlägt oft fehl und die Chromosomenpaarungen in der Diakinese sind gestört. Anatomische Untersuchungen der nahezu äquifazialen Rosettenblätter illustrieren die Kombination eines Kollenchym-Mantels mit ringförmiger Armierung durch Sklerenchymfaser-Gruppen als Ursache der hohen Biege-Elastizität des Blattstiels, das Fehlen eines Palisaden-Parenchyms in dem interzellularenreichen, rundzelligen Mesophyll und die fast gleichmäßige Verteilung der anisozytischen Stomata auf die obere und untere Epidermis der Blattspreite.

11 Danksagung

Herr Dr. Erik Welk (Halle) half uns mit dem Digitalisieren der Verbreitungskarte und mit Ergänzungen dazu. Frau Dr. Karla Schneider (Halle) unterstützte die Erstautorin bei der Bestimmung der Blütenbesucher. Herr Dr. Christian Berg (Graz) stellte aus der Vegetations-Datei von Mecklenburg-Vorpommern Vegetationsaufnahmen mit *Armoracia rusticana* zur Verfügung. Herr Dr. Klaus Adolphi (Köln) und Herr Dr. Rolf Wißkirchen (Bonn) gaben Hinweise auf Flussufer-Standorte von *Armoracia* am Rhein. Ihnen allen danken wir herzlich für die Hilfe, ebenso zwei anonymen Gutacher(inne)n für Korrekturen und Hinweise.

12 Literatur

- AGNETA, R., MÖLLERS, C., DE MARIA, S., und RIVELLI, A. R. (2014): Evaluation of root yield traits and glucosinolate concentration of different *Armoracia rusticana* accessions in Basilicata region (Southern Italy). - *Sci. Horticulturae* 170: 249 – 255.
- AL-SHEBAZ, I. A., BATES, V. (1987): *Armoracia lacustris* (Brassicaceae), the correct name for the North American lake cress. - *J. Arnold Arboretum* 68: 357 – 359.
- BAJKOV, K. S. (2005): Konspekt flory Sibiri. - Nauka, Novosibirsk.
- BARNISKE, A. (2002): Beiträge zur Populationsbiologie, Morphologie und Soziologie von *Armoracia rusticana* G. GAERTN., B. MEY. & SCHERB. (Brassicaceae). – Dipl.-Arb., Univ. Halle-Wittenberg.
- BATEMAN, A. J. (1955): Self-incompatibility systems in Angiosperms. - *Heredity* 9: 53 – 68.
- BONN, S., POSCHLOD, P. (1998): Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas. - Quelle und Meyer, Wiesbaden.
- BOCK, H. (1546): *New Kreüterbuch*. - Rihel, Straßburg.
- BRANDES, D., SANDER, CH. (1995): Neophytenflora der Elbufer. - *Tüxenia* 15: 447 – 472.
- BRZEZINSKI, M. J. (1909): Les graines du raifort et résultats de leur semis. - *Bull. Acad. Sci. Cracaw*. 2: 392 – 408.
- DAVIS, CH. A. (1893): Notes on *Nasturtium Armoracia*. - *Bull. Torrey Bot. Club* 20: 290 – 293.
- DORE, J. (1955): Studies in the regeneration of horseradish. 1. Re-examination of the morphology and anatomy of regeneration. - *Ann. Bot.* 19: 127 – 137.
- DORE, J., WILLIAMS, W. T. (1956): Studies in the regeneration of horseradish. 2. Correlation phenomena. - *Ann. Bot.* 20: 231 – 224.
- ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W., PAULISSEN, D. (2002): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3. Aufl. - *Scripta Geobot.* 18: 1 – 248.
- Flora Slovenská Vol. V/4 (2002). - Veda, Bratislava.
- Flora Europaea, Vol. 2. (1993). - Cambridge Univ. Press.
- FRANZKE, A., POLLMANN, K., BLEEKER, W., KOHRT, R., HURKA, H. (1998): Molecular systematics of *Cardamine* and allied genera (Brassicaceae) using ITS and noncoding chloroplast DNA. - *Folia Geobot.* 33: 225 – 240.
- HANELT, P. (Ed. 2001): *Mansfeld's encyclopedia of agricultural crops*. Band 3: Malpighiaceae-Oleaceae. - Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

- HEGI, G. (1986): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band 4, Teil 1. - Parey, Berlin, Hamburg.
- HOLUB, J. (1999): *Armoracia macrocarpa*. - In: ČEROVSKÝ, J. et al. (1999): Červená kniha ohrožených a vzácných druhov rastlin a živočíchov SR a ČR. 5. - Vyssie rastliny. - Priroda, Bratislava.
- INAMDAR, J.A., MOHAN, J.S.S., SUBRAMANIAN, R.B. (1986): Stomata classification - a review. - Feddes Repert. 97: 147 – 160.
- JALAS, J., SUOMINEN, J. (Eds. 1994): Atlas florae Europaeae 10: 144 – 145. Helsinki.
- KLIMEŠOVÁ, J., KLIMEŠ, L., (2016): Clo-Pla 3 - A database of clonal growth of plants from Central Europe. < clopla.butbn.cas.cz >
- KOCH, M. (2016): < brassibase.cos.uni-heidelberg.de >
- KRÜGER, H. (1921): Der Meerrettich und seine Geschichte. - Diss., Univ. Rostock.
- KNUTH, P. (1898): Handbuch der Blütenbiologie. Band 2, Teil 1: Ranunculaceae bis Compositae. - W. Engelmann, Leipzig.
- KUTSCHERA, L., LICHTENEGGER, E. (1992): Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. Bd. 2: Pteridophyta und Dicotyledoneae, Teil 1. - Gustav Fischer Verlag: Stuttgart, Jena, New York.
- LARCHER, W. (2001): Ökophysiologie der Pflanzen. 5. Aufl. - Ulmer, Stuttgart.
- LOHMEYER, W., SUKOPP, H. (1992): Agriophyten in der Vegetation Mitteleuropas. - Schr.R. Veg.kd. 25: 5 – 183.
- MALYŠEV, L. I., PEŠKOVA, G. A. (1994): Flora Sibiri. Bd. 7: Berberidaceae–Grossulariaceae. – Nauka, Novosibirsk
- METCALFE, C.R., CHALK, L. (1950): Anatomy of Dicotyledons. - Clarendon Press, Oxford.
- MEUSEL H., JÄGER, E. J. (1992): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. 3. Band, Text u. Karten. - Gustav Fischer: Jena, Stuttgart, New York.
- MILLER, A., SAMPLINER, D., AL-SHEBAZ, I., ROMERO-HERNANDEZ, C., MC. ALLISTER CH. (2010): Phylogenetic approaches to understanding sterility in crop species: Origin of horseradish (*Armoracia rusticana*, Brassicaceae). - Oral Paper Abstract ID 523, Botany conference, Systematics sect., 2010.
- MULLER, F. A. (1978): Seedlings of the North-West European lowland. - Dr. W. Junk Publ., The Hague, Boston, Wageningen.
- NAKAYAMA, H., FUKUSHIMA, K., FUKUDA, T., YOKOYAMA, J., KIMURA, S. (2014): Molecular phylogeny determined using chloroplast DNA inferred a new phylogenetic relationship of *Rorippa aquatica* (EATON) E. J. PALMER & STEYERMARK (Brassicaceae), Lake Cress. - Am. J. Plant Sci. 5: 48 – 54.
- NAKAYAMA, H., KIMURA, S. (2015): Leaves may function as temperature sensors in the heterophylly of *Rorippa aquatica*. - Plant Signaling Behavior 10, e1091909 online.
- NEBEL, H. (1987) Untersuchungen über Einflüsse von Herkunft, Anbau und Lagerung auf die Qualität von Meerrettich (*Armoracia rusticana* PH. GAERTN, B. MEY. & SCHERB.). - Diss. Techn. Univ. München, Freising-Weihenstephan.
- OVERDORFER, E. (1994): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 7. Aufl. - Ulmer, Stuttgart.
- RAUH, W. (1937): Die Bildung von Hypokotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. - Nova Acta Leopoldina 4: 396 – 553.
- RHODES, A. M., COURTER, J. W., SHURTLEFF, M. C. (1965): Identification of horseradish types. - Transact. Illinois Acad. Sci. 58: 115 – 122.
- RHODES, A. M., CARMER, S. G., COURTER, J. W. (1969): Measurement and classification of genetic variability in horseradish. - J. Am. Soc. Horticultural Sci. 94: 98 – 102.
- ROUSSEAU, C. (1968): Histoire, habitat et distribution de 220 plantes introduites au Québec. - Naturaliste Canad. 95: 49 – 169.
- SAMPLINER, D., MILLER, A. (2009): Ethnobotany of horseradish (*Armoracia rusticana*, Brassicaceae) and its wild relatives (*Armoracia* spp.): Reproductive biology and local uses in their native ranges. - Economic Bot. 63: 303 – 313.
- SHEEL, H. (1966): Untersuchungen über einen weißbunten Klon von *Armoracia lapathifolia* GILIB. - Der Züchter. Genetics and Breeding Res. 36: 135 – 139.
- SHEEL, H. (1972): Über das Scheckungsverhalten eines weißbunten Klons von *Armoracia lapathifolia* GILIB. im jahreszeitlichen Verlauf. - Wiss. Zeitschr. Pädagog. Hochschule Potsdam 16: 27 – 43.
- SHEEL, H. (1975): Untersuchungen an Primär- und Sekundärwurzeln von *Armoracia lapathifolia* GILIB. unter besonderer Berücksichtigung des sekundären Dickenwachstums. - Wiss. Zeitschr. Pädagog. Hochschule Potsdam 19: 45 – 58.
- SHEEL, H. (1976): Untersuchungen an verschiedenen Klonen von *Armoracia lapathifolia* GILIB., an *Armoracia macrocarpa* BAUMG. und *Armoracia sisymbrioides* (DC.) CAJAND. unter besonderer Berücksichtigung genetischer, züchterischer und angewandter Aspekte. – Pädagog. Hochschule Potsdam, 293 S.
- SHEEL, H. (1977): Zur Erfassung der Klonvariabilität bei *Armoracia lapathifolia* GILIB. an Hand einiger morphologischer Merkmale. - Wiss. Zeitschr. Pädagog. Hochschule Potsdam 21: 99 – 114.
- SCHUBERT, R., HILBIG, W., KLOTZ, S. (1995): Bestimmungsbuch der Pflanzengesellschaften Mittel- und Nordostdeutschlands. - Gustav Fischer Verlag, Jena.

- SMALL, E. (1997): Culinary herbs. - NRC Research Press, Ottawa.
- SOÓ, R. (1980): A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve VI. - Akadémiai kiadó, Budapest.
- STEVANOVIĆ, V., VÖRÖSVÁRY, G., ELIÁŠ, P., STRAJENA, S. (2011): *Armoracia macrocarpa*. - In: The IUCN Red List of Threatened Species. - IUCN UK Office, Cambridge.
- STOKES, G. W. (1955): Seed development and failure in horseradish. - J. Heredity 46: 15 – 21.
- TROLL, W. (1964): Die Infloreszenzen. Band 1. - Gustav Fischer Verlag, Jena.
- UCHANSKI, M. E. (2002): Yield and quality of pathogen-free horseradish (*Armoracia rusticana*) planting stock. - Diss. Univ. Illinois, Urbana-Champaign.
- WARWICK, S.I., MUMMENHOFF, K., SAUDER, C. A., KOCH, M. A., AL-SHEBAZ, I. A. (2010): Closing the gaps: Phylogenetic relationships in the Brassicaceae based on DNA sequence data of nuclear ribosomal ITS region. - Plant Syst. Evol. 285: 209 – 232.
- WEBER, W. W. (1949): Seed production in horseradish. - J. Heredity 40: 223 – 227.
- WEDELBÄCK BLADH, K. (2014): Biodiversity in nordic horseradish. - Diss., Swedish Univ. Agricultural Sciences Alnarp.
- WINIARCZYK, K., BEDNARA, J. (2007): The progamic phase and seed formation in *Armoracia rusticana*. - Plant Breeding 127: 203 – 207.

Manuskript angenommen: 1. Dezember 2016

Anschrift der Autor/inn/en:

Dr. Anna-Magdalena Barniske

Universität Kassel, Fachbereich 10, Fachgebiet Ökologie, Heinrich-Plett-Str. 40, D-34132 Kassel

E-Mail: barniske@uni-kassel.de

Dr. Heike Heklau

Martin-Luther-Universität Halle, Institut für Biologie, Abt. Geobotanik u. Botanischer Garten, Neuwerk 21, D-06108 Halle

E-Mail: heike.heklau@botanik.uni-halle.de

Prof. i. R. Dr. Dr. h. c. Eckehart J. Jäger

Martin-Luther-Universität Halle, Institut für Biologie, Abt. Geobotanik u. Botanischer Garten, Neuwerk 21, D-06108 Halle

E-Mail: jaegerbot@gmail.com