

Evolutionenbiologische Aspekte von Reproduktion und Variabilität breitblättriger *Potamogeton*-Arten in Nordwest-Deutschland

Gerhard Wiegleb und Holger Brux

Abstract: Several aspects of the evolution of clonal plants are discussed on the basis of field observations in broad-leaved species of the genus *Potamogeton* L. in northwestern Germany. Definitions of demographic units for population ecological studies of clonal plants are given. The „structural individual“ is the central unit of interest. Data on the respective life spans of vertical shoots, structural individuals and genets of four species studied in more details support the assumption on an at least partly independent evolution of these entities. Growth and reproduction of a structural individual are analyzed in detail, regarding both the immediate consequences and the resulting potentials of various growth options. The difficulties of measuring and quantifying fecundity selection are stressed, and the importance of viability selection is questioned. Phenotypic plasticity of structural individuals resulting in polymorphism on the population level is discussed with special reference to synchronous within-site polymorphism in *Potamogeton natans*. This kind of polymorphism is crucial to the survival of an entity on a larger scale, but its relation to phenotypic plasticity is not conclusive. Finally, some macroevolutionary consequences of the obvious lack of clearly definable selective forces on the population level are discussed.

1 Einleitung

Die synthetische Theorie der Evolution (Neodarwinismus) gerät gelegentlich ins Kreuzfeuer der Kritik, wobei den Kritikern der Theorie von deren Verteidigern häufig unwissenschaftliches Vorgehen bis hin zum Kreationismus unterstellt wird. Dabei sind sich inzwischen die meisten ernsthaften Evolutionsbiologen darüber einig, daß die Theorie in verschiedener Hinsicht erweiterungsbedürftig ist (vgl. OTTE & ENDLER 1989, FUTUYMA 1989, CONRAD 1990). Die klassische Theorie (Mutation, Selektion, Isolation) macht keine hinreichende Unterscheidung zwischen Mechanismus, Prozeß und Effekt, was aber wegen des hierarchischen Charakters des Evolutionsgeschehens notwendig ist; sie ist bestimmten Konzepten verpflichtet (z. B. dem biologischen Artkonzept), deren allgemeine Gültigkeit heute ebenfalls angezweifelt wird; sie schenkt dem jeweiligen genetischen und ökologischen Kontext und deren Wechselwirkungen zu wenig Beachtung; um nur einige Punkte zu nennen. Ein weiterer Mangel liegt im empirischen Bereich, z. B. kann niemand die Frage, in welchem Ausmaß die natürliche Selektion zu Veränderungen im Genpool von Wildpflanzen führt (PRIMACK & KANG 1989), mit hinreichender Genauigkeit beantworten.

Daß die natürliche Selektion neben anderen mikroevolutiven Prozessen (Genfluß, Gendrift) eine wichtige Rolle in der Evolution der Organismen spielt, erscheint vordergründig unmittelbar einleuchtend, denn die Voraussetzungen für ihr Auftreten sind fast immer gegeben:

1. Es gibt phänotypische Variation innerhalb einer Population.
2. Ein Teil dieser phänotypischen Variation ist unabhängig von Umwelteinflüssen und kann der Nachkommenschaft vermittelt werden, und
3. Die Variation zwischen den Individuen beeinflußt deren Fitness, d. h. Überleben und Reproduktion.

Allerdings ist der tatsächliche Nachweis (die Meßbarkeit) selektiver Kräfte, der sich

nicht allein auf einer Plausibilitätsannahme gründet, bei modulären Organismen wie höheren Pflanzen aus verschiedenen Gründen, die in der evolutionsbiologischen Literatur oft nur kurz gestreift werden (vgl. z. B. FUTUYMA 1989), mit großen Problemen behaftet:

1. Die Strukturindividuen (genaue Definition s. u.) bestehen aus semiautonomen interaktiven und reproduktiven Strukturen, den Modulen. Die Fitness eines solchen Strukturindividuums kann sowohl durch Geburt und Tod von Modulen als auch durch Reproduktion des ganzen Strukturindividuums beschrieben werden (TUOMI & VUORISALO 1989). Sofern man anerkennt, daß Selektion und Evolution Prozesse sind, die auch oberhalb der Ebene des Gens ablaufen, wird die Frage aufgeworfen, ob nun Modul und Strukturindividuum nur Zählseinheiten der Populationsbiologie sind oder auch Einheiten der Evolution. Die Frage der Unabhängigkeit oder der möglichen hierarchischen Interaktion verschiedener Evolutionsprozesse ist bisher nicht einmal ansatzweise erforscht (vgl. auch TUOMI et al. 1988).

2. Die Reproduktion erfolgt vorwiegend auf vegetative Art, auch wenn das Potential für sexuelle Reproduktion vorhanden ist. Die Fitness wird also in starkem Maße durch die optimale Verteilung des reproduktiven Aufwandes auf sexuelle bzw. vegetative Reproduktion bestimmt (LOEHLE 1987), wobei unter dem Begriff „vegetative Reproduktion“ eine Vielzahl sehr unterschiedlicher Mechanismen zusammengefaßt wird. Deswegen ist es oft schwierig, einen geschlossenen Lebenszyklus darzustellen, da die Pflanze in jeder Situation über eine Vielzahl von Optionen verfügt, die oft scheinbar wahllos wahrgenommen werden. Die diesbezüglichen Annahmen in evolutionären Modellen sind oft viel zu simplistisch, von den idealisierenden Darstellungen von Lebenszyklen in Lehrbüchern soll hier gar nicht gesprochen werden.

3. Die phänotypische Plastizität der Strukturindividuen und damit verbunden der Polymorphismus innerhalb der Populationen sind häufig so groß, daß selbst starke Veränderungen der Umweltbedingungen allein auf der Basis von Plastizität abgefangen werden können (vgl. auch WEST-EBERHARD 1989), ohne daß es zu einer selektiven Änderung der Genfrequenzen kommen muß. Auftretende genetische Veränderungen, selbst wenn sie den Phänotyp beeinflussen, wären ohne unmittelbare Bedeutung für das Überleben. Eine bestimmte Variante könnte sich in der Population nur durchsetzen, wenn die Stammform durch ein Zufallsereignis ausgerottet würde. Eine weitere Frage, die sich hier anschließt, ist, ob sich die genetische Fixierung von phänotypischer Plastizität ohne natürliche Selektion erklären ließe (z. B. durch Gendrift). Krautige Monokotyledonen, gekennzeichnet durch das Fehlen eines Kambiums und die damit zusammenhängende überwiegend sympodiale Sproßorganisation (HOLTUM 1955), eignen sich hervorragend, die Besonderheiten der Evolution modulärer Organismen herauszustellen. Einige Probleme der Analyse ökologischer und evolutionärer Prozesse sollen hier am Beispiel der Gattung *Potamogeton* diskutiert werden. Dies knüpft an die Arbeiten von SCHENK (1886), der als erster auf der Basis morphologischer Untersuchungen evolutionsbiologische Betrachtungen an *Potamogeton* anstellte.

Die hier dargestellten Ideen wurden in den letzten 10 Jahren im Zusammenhang mit ökologischen Felduntersuchungen in nordwestdeutschen Fließgewässern entwickelt. Die Ausführungen sind sowohl als Resümee wie auch als Ausblick auf zukünftige Arbeiten zu verstehen. Die Methodik der Untersuchungen und die Daten im einzelnen sind in WIEGLEB & TODESKINO (1983, 1985), BRUX et al. (1987, 1989), WIEGLEB & KADONO (1989a,b) sowie WIEGLEB & BRUX (1991) dargestellt.

2 Sind demographische Einheiten notwendigerweise Einheiten der Evolution?

Da populationsökologische Begriffe in der Literatur bisher nicht einheitlich gebraucht werden, sind in Tab. 1 sieben demographische Einheiten aufgelistet und definiert, die für das Studium der Gattung *Potamogeton* in Nordwestdeutschland unterschieden wurden (verändert nach WIEGLEB & BRUX 1991). Die Einheiten sind hierarchisch geordnet. Die Einheiten der höheren Ebenen setzen sich aus Einheiten unterer Ebe-

Tabelle 1: Integrationsebenen für populationsökologische und demographische Studien an sympodialen Monokotylen

Ebene	Definition
Population	Menge von Einheiten (Genets, Sproßkomplexe) einer bestimmten taxonomischen Einheit in einem bestimmten Gebiet (Flußgebiet, See, naturräumliche Region)
Genet	Menge von Einheiten (oft nur vermuteter) genetischer Identität (Produkt einer Zygote)
Klon	Menge von Sproßkomplexen, die mit Sicherheit einem Genet zugeordnet werden können (trotz fehlender morphologischer Integration)
Sproßkomplex	Menge von (horizontalen und vertikalen, sexuellen und vegetativen) Modulen: Operationale Einheit = Struktur-Individuum oder Genet-Fragment
Vertikalsproß („Ramet“)	Menge von Modulen, bestehend zumindest aus 1 vertikalen Sproßmodul mit dem Potential der Produktion eines blühenden Moduls (Operationale Einheit = „Pflanze“)
Modul	Menge von integrierten Zellen, die von einem Meristem produziert worden sind
Metamer	Menge von integrierten Zellen, bestehend aus Internodium, Knoten, zugehörigem Blatt und achselständiger Knospe (= kleinste reproduktionsfähige Einheit)

nen zusammen. Die Population ist räumlich definiert, während die übrigen Einheiten durch ihren genetischen oder physiologischen Zusammenhang charakterisiert sind. Je nach Fragestellung der Untersuchung können bestimmte Ebenen entfallen, während andere Ebenen unter bestimmten Umständen identisch sein können. Die Population selbst ist die am wenigsten faßbare Einheit, das Strukturindividuum (das auch als Sproßkomplex oder Genet-Fragment bezeichnet werden kann) und der Vertikalsproß („Ramet“ im Sinne von SILVERTOWN 1987) sind die wichtigsten Ebenen für die praktische feldökologische Arbeit. Das Modul hat eine wichtige Funktion als Integrator histologischer, morphologischer und demographischer Betrachtungsweisen. Ähnliches gilt für das Metamer.

Innerhalb einer begrenzten Studie ist es nicht möglich zu entscheiden, welches die Ebene ist, auf der sich die Evolution vollzieht. Oft wird allein dem Genet in dieser Hinsicht Aufmerksamkeit geschenkt und dieses als Schnittstelle zwischen Evolutionsforschung, Ökologie und Systematik betrachtet (HARPER 1982). Diese Sichtweise ist wohl zu einseitig. BERNSTEIN et al. (1983) verwiesen auf die zeitabhängige Weiterentwicklung der Evolutionseinheiten und bezeichnen dies als „Darwin'sche Dynamik“. Aufgrund theoretischer Überlegungen kamen TUOMI & VUORISALO (1989) zu ähnlichen Schlußfolgerungen in Bezug auf modulare Organismen. Ein gewisse Stütze dieser These ergibt sich aus Beobachtungen, die die Lebensdauer verschiedener Einheiten von drei *Potamogeton*-Arten in Nordwestdeutschland betreffen (s. Tab. 2). Ergänzend wurde eine japanische Art (*P. distinctus*) in die Tabelle aufgenommen.

Einzelne Vertikalsprosse können sehr kurzlebig sein, von 60 bis zu 120 Tagen, wie bei *P. alpinus*, oder zweijährig mit Wiederaustrieb an der Sproßbasis, wie bei *P. natans*, oder sogar mehrjährig mit apikalen Erneuerungssprossen, wie bei *P. polygonifolius*. Ganze Strukturindividuen können eine wesentlich längere Lebensdauer haben. Sie sind bei *P. alpinus* überwiegend einjährig (240 Tage), im Herbst erfolgt die saisonale Fragmentierung mit Hilfe von Turionen (spezialisierten Winterknospen). In warmen Wintern können vereinzelte Stolonen überwintern, was zu mindestens zweijährigen

Tabelle 2: Maximale Lebensdauer unterschiedlicher demographischer Einheiten bei breitblättrigen *Potamogeton*-Arten bei Abwesenheit von Störungen

	Vertikalsproß	Strukturindividuum	Genet
<i>P. polygonifolius</i>	kurzlebig oder mehrjährig, Erneuerungssproß apikal, vagil	wenig differenziert, mehrjährig, asaisonal Fragmentierung	langlebig
<i>P. natans</i>	mindestens 2jährig, Erneuerungssproß basal, stationär	differenziert, mehrjährig durch Rhizombildung, Knospenbank, saisonale Fragmentierung	langlebig, potentiell unsterblich
<i>P. alpinus</i>	kurzlebig (bis 120 Tage)	differenziert, meist einjährig, starke saisonale und asaisonale Fragmentierung	langlebig, potentiell unsterblich
<i>P. distinctus</i>	kurzlebig (bis 120 Tage)	differenziert, einjährig, saisonale Fragmentation	kurzlebig (Samenvermehrung, Stillgewässer) oder langlebig (Turionenvermehrung, Fließgewässer)

Sproßkomplexen führt. Sehr langlebig sind die Sproßkomplexe bei *P. natans*, da sie ein dauerhaftes Rhizom bilden. Die tatsächliche Lebensdauer solcher Sproßkomplexe, die tief im Sediment wachsende Teile besitzen, ist noch unklar, beträgt aber sicher mehr als 2 Jahre. Eine Fragmentierung im Herbst mit Hilfe von unspezifischen Winterknospen findet noch zusätzlich statt. Solche langlebigen Pflanzen mit tief liegendem Rhizomsystem sind besonders unempfindlich gegen mechanische Störungen. Pflanzen ohne Rhizomsystem (wie *P. polygonifolius*) können dagegen durch eine flächendeckende Gewässerräumung eliminiert werden.

Das Genet ist in den Fällen kurzlebig, wo regelmäßig eine Erneuerung der Population durch Samenkeimung erfolgt. Dies ist selten bei breitblättrigen *Potamogeton*-Arten und wird nur in Gewässern, die regelmäßig trocken fallen, beobachtet. Auffällig ist das Verhalten von *P. distinctus*, das je nach Standortbedingungen seinen Fortpflanzungsmodus opportunistisch verändern kann. Im Prinzip ist das Genet bei monokotylen Wasserpflanzen langlebig bis potentiell unsterblich. Dies wird durch die Kombination von Fragmentierung und Regeneration erreicht. Nur ein katastrophentypisches Ereignis, das einen ganzen See oder Flußlauf beeinträchtigt, kann ein solches Genet vernichten. Vom Vertikalsproß zum Genet beobachtet man also ein steigendes Potential zur Unsterblichkeit. Dies beruht auf einer Multiplikation von „reproduktiven Mindesteinheiten“, d. h. von solchen Einheiten, die in der Lage sind, die Gesamtheit der Pflanze vollständig zu reitieren. Die reproduktive Mindesteinheit bei *Potamogeton* ist ein kurzes Sproßstück mit einer intakten Knospe, etwa vergleichbar dem Metamer. Man kann wohl sagen, daß Genet, Sproßkomplex und Vertikalsproß bei den genannten Arten ein eigenes Leben führen, da ihre Lebensdauer nicht miteinander gekoppelt ist. *Potamogeton alpinus* besitzt ein langlebiges Genet, obwohl es aus relativ kurzlebigen Einheiten aufgebaut ist, während die relativ langlebigen Elemente von *P. polygonifolius* die Langlebigkeit des Genets nicht in gleicher Weise garantieren. Wir gehen deshalb davon aus, daß diese Einheiten gleichermaßen demographische Einheiten wie Einheiten der Evolution sein können. Wie gezeigt, unterscheiden sie sich stark in bezug auf ihre Lebensdauer, ihr ökologisches Verhalten und auch in der Art

ihrer phänotypischen Variation (s. u.). Ob die evolutiven Neuerungen auf den verschiedenen Ebenen mit verschiedenen Selektionskräften in Verbindung gebracht werden können, sei hier dahingestellt.

3 Kann der reproduktive Aufwand optimal verteilt werden?

Neben der generellen Lebensfähigkeit spielt die Fekundität eine große Rolle für die langfristige Aufrechterhaltung von Populationen. LOEHLE (1987) postulierte deshalb getrennte Lebensfähigkeits- und Fekunditätsselektion. Betrachtet man Wachstum und Vermehrung von *Potamogeton* wie auch anderer sympodial organisierter Monokotyledonen in ihrer Gesamtheit, so können folgende Basisprozesse unterschieden werden, die der Fekunditätsselektion ausgesetzt sein könnten (vgl. Abb. 1):

1. Wachstum (Größenzunahme eines Strukturindividuums mittels Produktion oder Modifikation von Modulen).

1.1. Horizontales Wachstum (durch Wachstum eines Apikalmeristems, das interaktive Strukturen (im Sinne von HULL 1980), Strukturen für potentielles Vertikalwachstum und Strukturen der sexuellen und vegetativen Fortpflanzung produziert).

1.2. Vertikales Wachstum (durch Wachstum von „lateralen“ Meristemen, die interaktive Strukturen für potentielles vertikales Wachstum und Strukturen für vegetative Fortpflanzung produzieren).

2. Reproduktion (Produktion neuer Strukturindividuen).

2.1. Vegetative Reproduktion (durch Fragmentation).

2.2. Sexuelle Reproduktion (durch Samenausbreitung).

Ein Versuch, den Sachverhalt genauer zu definieren, ist in Tab. 3 dargestellt. Ohne daß hier absolute Vollständigkeit unterstellt werden soll, wird jedoch sichtbar, daß im Laufe der Ontogenese der Pflanze eine Vielzahl von Strukturen gebildet werden kann, was teils unmittelbare Konsequenzen hat, zusätzlich aber Potentiale für zukünftige Entwicklungen schafft. Hervorgehoben werden sollen hier vor allem die jeweiligen Potentiale zur Regeneration bzw. Reiteration, die im strengen Sinne weder unter Lebensfähigkeit noch Fekundität fallen und einen weiteren wichtigen Aspekt pflanzlicher Fitness charakterisieren.

Hieran schließt sich eine evolutionsbiologisch wichtige Frage an: Gibt es überhaupt irgendeine denkbare Möglichkeit für die Pflanze (als Strukturindividuum), ihre Ressourcen optimal zu verteilen, selbst in einem homogenen und ungestörten Habitat? Weiterhin ist zu fragen, ob eine solche optimale Verteilung überhaupt nötig ist zum Überleben. Letztlich dient jede Option der Reproduktion oder potentiellen Reproduktion. Die klassische Theorie der „Reproduktionskosten“ versagt hier, es gibt nur noch „trade-offs“.

In dem obigen Schema wird der Eindruck erweckt, als sei die sexuelle Vermehrung quasi ein Nebenprodukt des vertikalen Wachstums. Eine solche Geringschätzung ist nicht beabsichtigt, allerdings soll auch die Überbetonung sexueller Vermehrung, sowohl in der Taxonomie („biologischer Artbegriff“), klassischen Morphologie („Blütenökologie“) als auch Ökologie (vgl. z. B. die Definition von Wasserpflanzen bei DEN HARTOG & VAN DER VELDE 1988), zurückgewiesen werden. Vegetative und sexuelle Reproduktion müssen als gleichwertig betrachtet werden. Es wurden niemals Vitalitätsverluste bei sich vegetativ fortpflanzenden *Potamogeton*-Arten beobachtet, was ja mit Beobachtungen an anderen klonalen Monokotylen (*Stratiotes*, *Elodea*) übereinstimmt. Im Falle seltener, mit Sicherheit nicht sexuell reproduzierender Hybriden (z. B. *P. x undulatus* in der Gerdau und Ilmenau bei Uelzen) kann nach Herbarstudien ein Alter des Genets von mehr als 100 Jahren als gesichert gelten (W. HERR, H. BRUX und G. WIEGLEB, unpubl. Daten).

Genetische Rekombination kann u. U. sogar schädlich sein, da auf diese Weise unangepaßte Genotypen entstehen können (WIEGLEB & TODESKINO 1985). Dies gilt vor allem für Habitate, die starken Störungen ausgesetzt sind und in denen der tatsächliche Reproduktionserfolg weitgehend dem Zufall überlassen ist. Eine ökophysiologische Überlegung führt weiterhin dazu, daß sexuelle Fortpflanzung für Wasserpflanzen grundsätzlich schwierig sein muß, da die Keimung und das frühe Wachstum sehr

Tabelle 3: Strukturen, Konsequenzen und Potentiale von Wachstum und Reproduktion bei *Potamogeton*.

Resultierende Struktur	unmittelbare Konsequenz	Potentiale
Vertikales Wachstum (durch aktives Apikalmeristem, das Vertikalsprosse produziert)		
neue Metamere	Sproßelongation	Potential zum Transport von Wasser, Nährstoffen Metaboliten Potential zur „canopy“ Bildung Potential zur Bildung von lateralen Meristemen Potential zur Fragmentierung
verlängerte Metamere	Sproßelongation Erschwerung von Transportvorgängen	-
Wurzeln	erhöhte Nährstoffaneignung verbesserte Verankerung	-
Nebenblätter	Schutz der Meristeme	-
Schuppenblätter	-	-
phyllodiale Blätter	erhöhte Nährstoffaneignung erhöhte Photosynthese	-
Submersblätter	erhöhte Nährstoffaneignung erhöhte Photosynthese	Potential zu Nährstoffverlust durch leaching
Schwimblätter	erhöhte Photosynthese	Potential zur Selbstbeschattung
aktive laterale untere Horizontalsproß-Meristeme	Untergrundverzweigung, untere Horizontalsprosse horizontales Wachstum (s. u.)	Potential zu zusätzlichem Vertikal-Wachstum
ruhende laterale untere Horizontalsproß-Meristeme	-	Potential zur Regeneration nach Fragmentierung Potential zu horizontalem Wachstum Potential zu saisonaler Reiteration
aktive laterale obere Horizontalsproß-Meristeme	Übergrund-Verzweigung, obere Horizontalsprosse Selbstbeschattung	Potential zu zusätzlichem Vertikal-Wachstum
ruhende laterale obere Horizontalsproß-Meristeme	-	Potential zu traumatischer Reiteration Potential zur Regeneration nach Fragmentierung
aktive axilläre Meristeme	Übergrund-Verzweigung, axilläre Sprosse zusätzliches Vertikalwachstum Selbstbeschattung	Potential zur sexuellen Reproduktion Potential zur Knospenbildung
ruhende axilläre Meristeme	-	Potential zu traumatischer Reiteration Potential zur Regeneration nach Fragmentierung
zusätzliche Apikalmeristeme	Bildung von Erneuerungssprossen	Potential zu kontinuierlichen Wachstum
ruhende Apikalmeristeme	zeitweilige Beendigung des Wachstums	Potential zum Wachstum nach „canopy“ Öffnung
Knospen	zeitweilige Beendigung des Wachstums	Potential zur Überwinterung
Knospen	zeitweilige Beendigung des Wachstums	Potential zur Überwinterung
modifizierte Knospen	Beendigung des Wachstums	Potential zur Ausbreitung Potential zur Überwinterung Potential zur Überdauerung von Trockenphasen
Ähren	Beendigung des Wachstums erhöhte Photosynthese	Potential zur Bestäubung über Wasser Potential zur sexuellen Reproduktion

Resultierende Struktur	unmittelbare Konsequenz	Potentiale
Blüten Samen	Bildung von Antheren und Karpellen -	Potential zur Samenbildung Potential zur Keimung eines neuen Genets Potential zur Fernausbreitung

Horizontales Wachstum (mit einem aktiven Lateralmeristem, das Horizontalsprosse produziert)

Neue Metamere	erhöhte Persistenz Nahausbreitung Habitatselektion (in safe sites, produktive Patches)	Potential zum Transport von Nährstoffen und Metaboliten
verlängerte Metamere	Nahausbreitung Habitatselektion (in safe sites, produktive Patches)	-
modifizierte Metamere (Knollen)	Speicherung von Metaboliten	Potential zur Überwinterung Potential zur Ausbreitung
Wurzeln	erhöhte Nährstoffaneignung verbesserte Verankerung	-
Schuppenblätter	-	-
aktive Apikalmeristeme	vertikales Wachstum (s. o.)	Potential zu Selbstbeschattung
ruhende Apikalmeristeme	-	Potential zu vertikalem Wachstum Potential zur Regeneration nach Fragmentierung
zus. aktive Lateralmeristeme	proliferierende Verzweigung	Potential zu Selbstbeschattung
zus. ruhende Lateralmeristeme	-	Potential zu proliferierender Verzweigung Potential zu traumatischer Reiteration Potential zu Regeneration nach Fragmentierung
Knospen	Beendigung des Wachstums	-
modifizierte Knospen (Turionen)	zeitweilige Beendigung des Wachstums erhöhte Speicherung	Potential zu Regeneration nach Fragmentierung Potential zur Ausbreitung Potential zum Überdauern von Trockenheit Potential zur Überwinterung

Vegetative Fragmentierung

Partielle Dekomposition von unterirdischen Horizontalsprossen	Verlust der physiologischen Integration neues Strukturindividuum Größenabnahme	
verstreute obere Horizontalsprosse	Größenabnahme	Potential zum Wachstum von neuen Strukturindividuen
verstreute Vertikalsprosse	Größenabnahme	Potential zum Wachstum von neuen Strukturindividuen
verstreute Turionen	-	Potential zum Wachstum von neuen Strukturindividuen
verstreute Turion/Knollen-Komplexe	-	Potential zum Wachstum von neuen Strukturindividuen

Sexuelle Fragmentierung

verstreute Samen	-	Potential zum Wachstum von neuen Genets
------------------	---	---

Vollständiger Prozess

Persistenz Überdauerung Multiplikation des Genets Habitatselektion Nahausbreitung Fernausbreitung Rekombination	Potentiale der Regeneration
---	-----------------------------

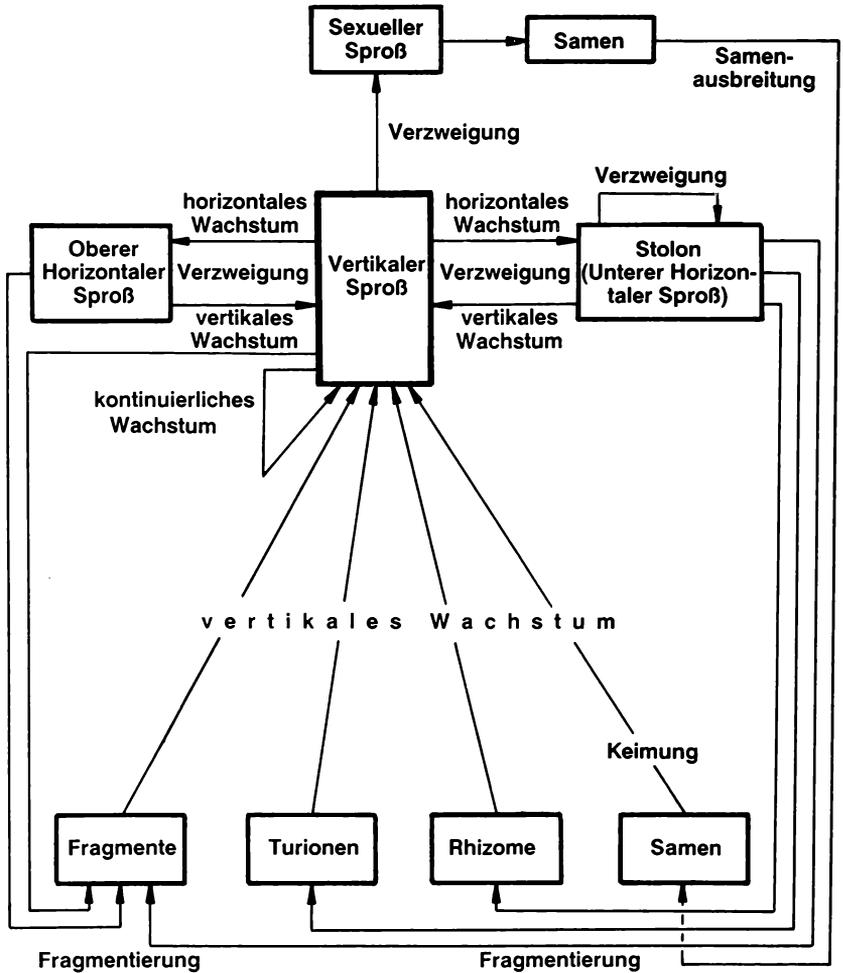


Abb. 1: Grundprozesse des Wachstums und der Reproduktion bei *Potamogeton* (verändert nach WIEGLEB & BRUX 1991).

sauerstoffzehrend sind, weshalb Anoxia und postanoxische Verletzungen auftreten können. In der Tat ist die Keimung bei *Potamogeton*, wenn sie einmal gelingt, durch hohe dichteunabhängige Mortalität der Keimlinge gekennzeichnet.

Neben Aspekten der Fekundität soll hier noch kurz die Lebensfähigkeit betrachtet werden. Diese drückt sich aus in Wachstum und Metabolismus, d. h. im Ineinandergreifen von demographischen und physiologischen Prozessen während eines gesamten Lebenszyklus. Wasserpflanzen haben dabei das grundsätzliche Problem, auf der einen Seite dem Mangel an Licht, Sauerstoff und anorganischem Kohlenstoff zu entkommen (im tiefen Wasser), ohne sich der Gefahr plötzlicher Austrocknung auszusetzen (im flachen Wasser). Zur Lebensfähigkeit zählen deshalb auch:

1. Das Überdauern (Persistenz unter ungünstigen Bedingungen). Es gibt bei *Potamogeton* eine große Anzahl von Einheiten des Überdauerns (Samen, Knollen, Turionen, unspezialisiert Knospen), deren Lebensdauer jeweils begrenzt ist.
2. Ausbreitung (Persistenz auf größerer räumlicher Skala, Habitatselektion, Entkommen aus ungünstigen Situationen). Ausbreitung wird sowohl durch horizontales Wachstum als auch durch beide Formen der Reproduktion geleistet. Weder Überdauerung noch Ausbreitung können ohne die Fähigkeit zur Regeneration zur Geltung kommen.

BRUX et al. (1987) haben gezeigt, daß sich *Potamogeton alpinus* weniger durch die Konstanz seiner Strukturen und Prozesse beschreiben läßt, als vielmehr durch die Fähigkeit, flexibel auf veränderliche Umweltbedingungen zu reagieren. WIEGLEB & BRUX (1991) erweiterten diesen Ansatz zu einer allgemeinen Beschreibung der Plastizität von Wuchsform und Reproduktion von breitblättrigen *Potamogeton*-Arten. Für eine vollständige Quantifizierung aller in Tab. 3 aufgeführten Prozesse reichen die vorliegenden Daten nicht aus, trotzdem können einige weitergehende Klarstellungen gegeben werden.

Wir folgen SCHLICHTING (1986) in der Definition von „phänotypischer Plastizität“ als einem Kennzeichen einer individuellen demographischen Einheit, die das Ausmaß beschreibt, mit dem eine solche Einheit in der Lage ist, ihre Merkmale als Reaktion auf veränderte Umweltbedingungen ebenfalls zu verändern. Bisher haben sich Untersuchungen zur phänotypischen Plastizität hauptsächlich mit der Verteilung der Variabilität auf genotypische, phänotypische und interaktive „Ursachen“ beschäftigt (SCHLICHTING 1986, STEARNS 1989). Obwohl „Populationen“ untersucht wurden, stand doch immer der hypothetische Genotyp im Mittelpunkt des Interesses und die ultimativen (evolutionären) Ursachen und Konsequenzen der Plastizität wurden diskutiert. Dagegen ist wenig über die Bedeutung der Plastizität für das Überleben bestimmter Einheiten oder Populationen in ökologischer Zeit bekannt.

Phänotypische Plastizität kann zwischen den Extremen von deterministischer (z. B. heteroblastische Blatentwicklung) und opportunistischer Entwicklung mit schnellen flexiblen Reaktionen auf Umweltveränderungen schwanken. Für eine ökologische Fragestellung ist das Kontinuum zwischen deterministischer und opportunistischer Entwicklung im Sinne von TOMLINSON (1982) viel bedeutender als die Unterscheidung zwischen Einflüssen des Genotyps und des Phänotyps, wobei Plastizität und Flexibilität aber in jedem Fall auch genetisch fixiert sind. Auf der Ebene der Population ist Plastizität (= sich unterschiedlich verhalten) ein Hauptgrund für Polymorphismus (= verschieden sein). Polymorphismus wird im Grunde durch die unterschiedliche Verteilung der Meristeme (s. o.) während der Ontogenese eines Strukturindividuums bestimmt (SILVERTOWN & GORDON 1989) und ist damit eine direkte Folge der modulären Organisation von Pflanzen und ihres unbegrenzten Wachstums.

Für das Studium von *Potamogeton* hat es sich als sinnvoll erwiesen, folgende Unterscheidungen zu treffen:

1. Polymorphismus zwischen verschiedenen Standorten: In verschiedenen Habitaten finden sich unterschiedliche Phänotypen der gleichen taxonomischen Einheit. Hierbei können sowohl genetische Unterschiede wie auch phänotypische Plastizität eine Rolle spielen. Neben verschiedenen Arten geographischer Variation können hierunter auch das Ökotypenkonzept sowie das Konzept der „phänotypischen Flexibilität“ (HEATHCOTE et al. 1987) subsumiert werden. Diese Art von Polymorphismus ist bei nordwestdeutschen *Potamogeton*-Arten sehr ausgeprägt (BRUX et al. 1987, 1989).

2. Polymorphismus innerhalb eines Standortes: Verschiedene Phänotypen einer taxonomischen Einheit werden im gleichen Habitat beobachtet. Diese Art von Polymorphismus kann weiter unterteilt werden in:

a. Diachroner Polymorphismus (Polymorphismus in der Zeit).

b. Synchroner Polymorphismus (Polymorphismus im Raum).

Diachroner Polymorphismus wird sowohl durch jahreszeitliche Veränderungen von demographischen Einheiten in Größe und Form als auch von somatischen Polymorphismus und dem Auftreten von Entwicklungsstufen im Laufe eines Lebenszyklus (incl. Generationswechsel) beeinflusst. Diese Art von Polymorphismus ist bei *Potamogeton*-Arten gut belegt und war schon zu Beginn dieses Jahrhunderts ein Objekt wissenschaftlicher Studien (WIEGLEB & BRUX 1991). Über die Vorteile eines solchen Lebenszyklus in Regionen mit gemäßigttem Klima bzw. allen Regionen mit Kälte- oder Trockenzeiten bestehen keine Zweifel.

An der Entstehung des synchronen Polymorphismus sind neben der phänotypischen Plastizität auch Mechanismen beteiligt, die zu einer unterschiedlichen Entwicklung

der vorhandenen Einheiten führen, wie genetische Variabilität und kleinräumige Patchiness des Habitats. Die Gattung *Potamogeton* bietet eine Reihe von besonders auffälligen Beispielen von synchronem Polymorphismus (vgl. auch BRUX et al. 1989, WIEGLEB & KADONO 1989a). Bei *P. natans* wurden an vielen Untersuchungspunkten im gesamten Jahresverlauf Vertikalsprosse unterschiedlicher Größe und Architektur gefunden. Es gab jeweils kurze, unverzweigte Sprosse, die nur Phyllodien ausbilden. Daneben fanden sich längere Sprosse (deren Länge mit der Wassertiefe zusammenhängt) mit meso- bis akrotoner Verzweigung. Diese Sprosse waren ebenfalls das ganze Jahr über präsent und gelangten zwischen Mai und Oktober zur Blüte. Einen dritten Typ stellen Sprosse mit sehr komplexen Verzweigungsmustern dar, die aus unterschiedlichen Modulen aufgebaut sind. Sprosse dieses Typus traten vor allem im Sommer und Herbst auf. Damit weist *P. natans* einen vergleichsweise geringen Grad an Saisonalität auf.

Bei der japanischen Art *P. wrightii* dagegen (WIEGLEB & KADONO 1989b) zeigte sich als wichtigster Aspekt des synchronen Polymorphismus eine kontinuierliche Variation der Länge der Vertikalsprosse. *P. wrightii* „bevorzugt“ in unterschiedlichen Phasen seines Lebenszyklus horizontales bzw. vertikales Wachstum. Begünstigt wird dies durch wiederholte katastrophenartige Ereignisse, die Form und Wuchsrichtung der Sprosskomplexe beeinflussen. Somit ist Polymorphismus in diesem Fall gleichzeitig das Ergebnis bestimmter Störungen und die „Ursache“ der höheren Wahrscheinlichkeit, diese zu überleben.

Die Entdeckung des synchronen Polymorphismus in scheinbar homogenen Habitaten verdient mehr Aufmerksamkeit. Das Ausmaß dieser Art von Polymorphismus wurde oft verkannt, da die Individualentwicklung in Populationen nur wenig untersucht wurde (WEINER 1988). Solche Ergebnisse können z. B. mit der Methode der Dokumentation phäno-morphologischer Sequenzen von Individuen erzielt werden (TOMLINSON 1982, ORSHAN 1989, WIEGLEB & BRUX 1991). Das Vorhandensein von Sprossen unterschiedlicher Größenklassen ist entscheidend für das Überleben nicht vorhersagbarer katastrophentypischer Ereignisse (wie mechanische Zerstörungen, vgl. WIEGLEB & KADONO 1989a, BRUX et al. 1987).

Diese Bedingungen führen aber nicht notwendig zu Selektion in Richtung auf phänotypische Plastizität, da Polymorphismus auf anderem Wege erreicht werden kann. So wird bei *P. alpinus* der Polymorphismus durch eine geringfügige Heterogenität der Umweltbedingungen gefördert, die zu einer asynchronen Entwicklung von Sprossen und Sproßkomplexen führen (WIEGLEB & BRUX 1991). Es ist nicht einmal gesagt, daß differentielle Mortalität von demographischen Einheiten überhaupt etwas mit Selektion zu tun hat, sondern eher unter die Kategorie „Genetische Drift“ fällt. Da die „effektive Populationsgröße“ (FUTUYMA 1990) bei klonalen Organismen praktisch 1 ist, lassen sich Selektionskoeffizienten nicht berechnen.

Bisher läßt sich aus unseren Arbeiten der Zusammenhang zwischen Größe und Wuchsform auf der einen Seite sowie Reproduktions- und Mortalitätsraten auf der anderen Seite zwar vermuten, aber nicht quantitativ belegen. Hierfür wären eingehende experimentelle Untersuchungen notwendig, die jedoch durch die Tatsache erschwert werden, daß die meisten in Kultur gehaltenen *Potamogeton*-Arten nur pessimale Reaktionen zeigen und die Reaktionsnorm in ihrer gesamten Breite nicht erfaßt werden kann. Bei der Beurteilung der Form submerser Wasserpflanzen besteht eine weitere Schwierigkeit darin, daß diese im Gegensatz zu terrestrischen Pflanzen auf eine Stützung durch das Medium Wasser angewiesen sind und die Meristemverteilung (ausgedrückt als Internodienlänge, Verzweigungswinkel etc.) nicht unmittelbar die Form bestimmt. Unterschiedliche Fließgeschwindigkeiten und Wasserstände können die Position der Pflanze im Raum kurzfristig verändern. Dies führt dazu, daß die Versorgung mit Mineralstoffen und Licht in gewissem Grade unvorhersagbar wird.

VAN WIJK (1988) deutete an, daß das an terrestrischen Pflanzen entwickelte Konzept der „Strategien“ (GRIME 1979) nicht ohne weiteres auf *Potamogeton* übertragbar ist. Dies überrascht nicht, berücksichtigt man die speziellen Möglichkeiten dieser Gattung. Wie gezeigt, ermöglichen modulärer Aufbau, vorherrschende vegetative Reproduktion und plastische Wuchsform das Überleben unter ungünstigen Bedingungen vielfältiger Art. Es können jeweils eine Reihe von Optionen in bestimmten ökologi-

schen Situationen genutzt werden (WIEGLEB & BRUX 1991). Es hat nicht den Anschein, als sei es möglich, von bestimmten Habitattypen auf bestimmte Selektionsrichtungen zu schließen.

5 Welche Bedeutung haben die mikroevolutiven Prozesse für die Artbildung?

Dem Fehlen erkennbarer selektiver Kräfte auf Populationsniveau entspricht die erratische Verteilung „adaptiver“ und „nicht-adaptiver“ Merkmal der Gattung *Potamogeton* insgesamt (vgl. LES 1983, SORSA 1988, WIEGLEB 1990). Der Versuch einer kladistischen Analyse (unter Berücksichtigung morphologischer, anatomischer, palynologischer und chromosomaler Merkmale; G. WIEGLEB, nicht publ.) liefert kein klares Bild von eventuellen phylogenetischen Trends. Neue Formen entstehen vermutlich nur durch Großereignisse wie Autopolyploidisierung oder vor allem Neotenie (vgl. dazu auch VAN STEENIS 1981).

Auffällig ist, daß die breitblättrigen Arten von *Potamogeton* morphologisch nur wenig differenziert sind (vgl. WIEGLEB 1988), d. h. der enormen Variabilität innerhalb der Art steht eine große Ähnlichkeit zwischen den Arten gegenüber. Das heißt, daß Artbildung und morphologische Differenzierung nicht gekoppelt sind. Ähnliche Verhältnisse wurden von LARSON (1989) bei Salamandern der Gattung *Plethodon* beobachtet. Dies muß nicht bedeuten, daß die genetischen Differenzierung innerhalb der Gattung *Potamogeton* deshalb gering ist. Die genaue Rate der Artbildung ist allerdings unbekannt, da Fossilfunde von *Potamogeton* selten sind (SCULTHORPE 1967). Was die Fruchtmerkmale angeht, sprechen sie für eine lange evolutionäre Stasis bei *Potamogeton*.

Der verbreitete Polymorphismus ist also nicht der Ausgangspunkt von exzessiver Artbildung. Die Frage, ob eher externe (ökologische) oder interne (genetische, morphogenetische) Mechanismen dazu beitragen, daß weitverbreitete Taxa ihre morphologische Kohärenz weitgehend erhalten (TEMPLETON 1989), ist im Falle von *Potamogeton* ein offenes Feld für Spekulationen. Begünstigt wird die Kohärenz durch die vermutlich sehr lange Lebensdauer der Genets (s. o.) und die genetische Isolation. Obwohl *Potamogeton*-Arten keine präzygotischen Isolationsmechanismen besitzen und sympatrische Arten regelmäßig hybridisieren, führt dies nicht zu Genaustausch. Die Hybriden sind steril, nachgewiesene Fälle von Rückkreuzung sind nicht bekannt. Selbst die Veränderungen der ökologischen Bedingungen in den letzten 100 Jahren haben nicht zur Destabilisierung der Artgrenzen beigetragen, ganz anders als etwa bei den Arten der Gattung *Ranunculus* Untergattung *Batrachium*. Dort hat die Bereitstellung neuer gemeinsamer Nischen für bisher getrennt vorkommende Arten in Nordwestdeutschland zu einem völligen Zusammenbruch der Artgrenzen geführt. Anders als *Potamogeton* gibt es bei *Batrachium* jedoch keine postzygotischen Isolationsmechanismen.

Zusammenfassend muß festgestellt werden, daß die 10jährigen Untersuchungen zwar eine Reihe einfacher Fragen beantwortet haben (z. B. bezüglich der Häufigkeit, Habitatsansprüche und morphologischen Variabilität einzelner Taxa) und dabei auch eine Vielzahl wissenschaftlicher Legenden beseitigt haben, die bisher in den Lehrbüchern wiederholt dargestellt wurden (vgl. dazu BRUX et al. 1987, WIEGLEB & BRUX 1991). Andererseits wurden aber mehr Fragen komplexer ökologischer und evolutionsbiologischer Natur aufgeworfen, deren Lösung sicher noch einmal 10 Jahre Feldarbeit, Laborexperiment und mathematische Modellierung benötigen würde.

6 Zusammenfassung

Verschiedene Aspekte der Evolution klonaler Pflanzen werden anhand von Beobachtungen an *Potamogeton*-Arten in Nordwestdeutschland diskutiert. Zunächst werden sechs demographische Einheiten definiert, die zumindest teilweise als unabhängige Einheiten der Evolution angesehen werden können. Das Wachstum von Strukturindividuen und daraus resultierender

Polymorphismus spielen eine große Rolle bei der Erhaltung einzelner Populationen, erschweren aber die Untersuchung selektiver Kräfte. Sowohl Komplexität wie auch Plastizität des Lebenszyklus erschweren die Meßbarkeit selektiver Kräfte. Der Zusammenhang zwischen den mikroevolutiven Prozessen und der Artbildung bleibt deshalb unklar.

Danksagung

Wir danken H. Hurka (Osnabrück), Y. Kadono (Kobe), P. Moog (Groningen), B. Schmid (Basel), sowie A. Lehmann, R. Heim, W. Herr, F. Schulz und D. Todeskino (alle Oldenburg) für die Hilfe bei der Geländearbeit, kritische Diskussionen und die Durchsicht verschiedener Versionen des Textes. Die Arbeiten wurden gefördert von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Az. Wi 647/3).

Literatur

- BERNSTEIN, H., BYERLY, H. C., HOPF, F. A., MICHOD, R. A. & VEMULAPALLI, G. K. (1983): The Darwinian dynamic. - *Quart. Rev. Biol.* **58**: 185-207.
- BRUX, H., HEIM, R. & WIEGLEB, G. (1989): Untersuchungen zum Lebenszyklus von *Potamogeton alpinus* BALBIS und *P. natans* L. *Verh. Ges. Ökol.* **18**: 665-670.
- BRUX, H., TODESKINO, D. & WIEGLEB, G. (1987): Growth and reproduction of *Potamogeton alpinus* BALBIS growing in disturbed habitats. - *Arch. Hydrobiol. Beih.* **27**: 115-127.
- CONRAD, M. (1990): The geometry of evolution. - *BioSystems* **24**: 61-82.
- DEN HARTOG, C. & VAN DER VELDE, G. (1988): Structural aspects of aquatic communities. In: Symoens, J. J. (ed.): *Vegetation of inland waters, Handbook of vegetation science*, vol. **15/1**, p. 113-153, Kluwer, Dordrecht.
- FUTUYMA, D. J. (1989): *Evolutionsbiologie*, Birkhäuser, Basel.
- GRIME, J. P. (1979): *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester.
- HARPER, J. L. (1982): After description. In: NEWMAN, E. I. (ed.): *The plant community as a working mechanism*, p. 11-25. Blackwell, Oxford.
- HEATHCOTE, C. A., DAVIS, M. S. & ETHERINGTON, J. R. (1987): Phenotypic flexibility of *Carex flacca* SCHREB. Tolerance of soil flooding by populations from contrasting habitats. - *New Phytol.* **105**: 381-391.
- HOLTUM, R. E. (1955): Growth-habits of monocotyledons - variations on a theme. - *Phytomorphology* **5**: 399-413.
- HULL, D. L. (1980): Individuality and selection. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **11**: 311-332.
- LARSON, A. (1989): The relationship between speciation and morphological evolution. In: OTTE, D. & ENDLER, J. A. (eds.) *Speciation and its consequences*, p. 579-598. Sinauer/Sunderland/MA.
- LES, D. (1983): Taxonomic implications of aneuploidy and polyploidy in *Potamogeton* (Potamogetonaceae). - *Rhodora* **85**: 301-323.
- LOEHLE, C. (1987): Partitioning of reproductive effort in clonal plants: a benefit-cost model. - *Oikos* **49**: 199-208.
- ORSHAN, G. (ed.) (1989): *Pheno-morphological studies in Mediterranean type ecosystems*. Kluwer, Dordrecht.
- OTTE, D. & ENDLER, J. A. (eds.) (1989): *Speciation and its consequences*. Sinauer, Sunderland/MA.
- PRIMACK, R. B. & KANG, H. (1989): Measuring fitness and natural selection in wild plant populations. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **20**: 367-396.
- SCHENK, H. (1886): *Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse*. Th. Fischer, Kassel.
- SCHLICHTING, C. D. (1986): The evolution of phenotypic plasticity in plants. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **17**: 667-693.
- SCULTHORPE, C. D. (1967): *The biology of aquatic vascular plants*. Arnold, London.
- SILVERTOWN, J. W. (1987): *Introduction to plant population ecology*. 2nd ed. Longman, New York.
- SILVERTOWN, J. & GORDON, D. M. (1989): A framework for plant behaviour. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **20**: 349-366.
- SORSA, P. (1988): Pollen morphology of *Potamogeton* and *Groenlandia* (Potamogetonaceae) and its taxonomic significance. - *Ann. Bot. Fenn.* **25**: 179-199.
- STEARNS, S. C. (1989): The evolutionary significance of phenotypic plasticity. - *BioScience* **39**: 436-445.

- TEMPLETON, A. R. (1989): The meaning of species and speciation: a genetic perspective. In: OTTE, D. & ENDLER, J. A. (eds.) *Speciation and its consequences*, p. 3-27. Sinauer, Sunderland/MA.
- TOMLINSON, P. B. (1982): Chance and design in the construction of plants. In: SATTLER, R. (ed.): *Axioms and principles of plant construction*, p. 162-183. Nijhoff, The Hague.
- TUOMI, J., VOURISALO, T. & LAIHONEN, P. (1988): Components of selection: An expanded theory of natural selection. In: de Jong, G. (ed.): *Population genetics and evolution*, p. 109-118. Springer, Berlin.
- TUOMI, J. & VOURISALO, T. (1989): What are the units of selection in modular organisms? - *Oikos* **54**: 227-233.
- VAN STEENIS, C. G. G. J. (1981): *Rheophytes of the world*. Sijthoff & Nordhoff, Alphen.
- VAN WIJK, R. J. (1988): Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. I. General characteristics, biomass production and life cycles under field conditions. - *Aquat. Bot.* **31**: 211-258.
- WEINER, J. (1988): Variation of the performance of individuals in plant populations. In: DAVY, A. J., HUTCHINGS, M. J. & WATKINSON, A. R. (eds.): *Plant population biology*. p. 59-81. Blackwell, Oxford.
- WEST-EBERHARD, M. J. (1989): Phenotypic plasticity and the origins of diversity. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **20**: 249-278.
- WIEGLEB, G. (1988): Notes on pondweeds - outlines for monographic treatment of the genus *Potamogeton* L. - *Feddes Repert.* **99**: 249-266.
- WIEGLEB, G. (1990): The importance of stem anatomical characters for the systematics of the genus *Potamogeton* L. - *Flora* **184**: 197-208.
- WIEGLEB, G. & BRUX, H. (1991): Comparison of life-history characters of broad-leaved species of the genus *Potamogeton* L. I. General characterization of morphology and reproductive strategies. - *Aquat. Bot.* **39**: 131-146.
- WIEGLEB, G. & KADONO, Y. (1989a): Growth and development of *Potamogeton distinctus* in an irrigation pond in Southwestern Japan. - *Nordic J. Bot.* **9**: 241-249.
- WIEGLEB, G. & KADONO, Y. (1989b): Growth and development of *Potamogeton malaianus* in Southwestern Japan. - *Nordic J. Bot.* **9**: 167-178.
- WIEGLEB, G. & TODESKINO, D. (1983): Habitat conditions of *Potamogeton alpinus* BALBIS stands and relations to the plants biological characters. - *Proc. Int. Symp. Aquat. Macrophytes*, Nijmegen 1983, p. 311-316.
- WIEGLEB, G. & TODESKINO, D. (1985): Der biologische Lebenszyklus von *Potamogeton alpinus* und dessen Bedeutung für das Vorkommen der Art. - *Verh. Ges. Ökol.* **13**: 191-198.

Anschrift der Verfasser:

Prof. Dr. Gerhard Wiegleb, Lehrstuhl für Spezielle Botanik, Ruhr-Universität Bochum, Postfach, 4630 Bochum

Holger Brux, Institut für Angewandte Biologie, Landschaftsökologie und Landschaftsplanung (IBL), Unterm Berg 39, D-2900 Oldenburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Drosera](#)

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [1991](#)

Autor(en)/Author(s): Wiegleb Gerhard, Brux Holger

Artikel/Article: [Evolutionenbiologische Aspekte von Reproduktion und Variabilität breitblättriger Potamogeton-Arten in Nordwest- Deutschland 139-151](#)