

Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz	N.F. 17	2	309-321	1999	Freiburg im Breisgau 23. September 1999
----------------------------------------------------	---------	---	---------	------	--------------------------------------------

Plastizität bei Pflanzenarten der Heideweiher

von

KATHARINA URBAN, Bremen *

Zusammenfassung: Anhand von fünf Pflanzenarten der Heideweiher wird die Plastizität oder das Reaktionsvermögen der Arten in Bezug auf Wasserspiegelschwankungen und An- oder Abwesenheit von Torfmoosen exemplarisch dargestellt. Bei *Drosera intermedia* und *Eleocharis multicaulis* korrespondiert die geringe morphologische Plastizität bei Wasserspiegelschwankungen mit der Beschränkung auf amphibische Habitats. Zugleich sind beide morphologisch gut an torfmoosreiche Standorte angepaßt. *Lobelia dortmanna*, *Littorella uniflora* und *Ranunculus ololeucos* weisen hingegen größere Unterschiede zwischen Land- und Wasserblättern auf und können auch in tiefere Gewässerzonen vordringen, während sie bei Anwesenheit von Torfmoosen Kümmerformen ausbilden und schließlich ganz zugrunde gehen. *Lobelia* zeigt in Übereinstimmung mit ihrer speziellen Physiologie und ihrem Lebenszyklus die größte Konstanz hinsichtlich des Wuchsortes, während *Ranunculus ololeucos* die größte Variabilität aufweist. Plastische Reaktionen der Arten können schon kleine Änderungen der standörtliche Gegebenheiten anzeigen.

Summary: Five heath pond species were investigated in relation to their plasticity or possibility to react on water level fluctuations and presence or absence of *Sphagnum* mosses. For *Drosera intermedia* and *Eleocharis multicaulis* the observed low morphological plasticity on water level fluctuations corresponds with a restriction to amphibian habitats. Both species are morphologically well adapted to grow in *Sphagnum*-rich places. *Lobelia dortmanna*, *Littorella uniflora*, and *Ranunculus ololeucos* exhibit greater differences between water- and landforms and can also occur in deeper water. *Sphagnum* mosses, however, had a negative effect on these species. In correspondance with specific physiological adaptations and life history, *Lobelia* showed the highest constancy with respect to the specific population area, while *Ranunculus ololeucos* showed the greatest variability. Plastic reactions of the species can already indicate slight changes of environmental conditions.

* Anschrift der Verfasserin: Dipl.-Biol. KATHARINA URBAN, Universität Bremen, Fachbereich 2, Institut für Evolutionsbiologie und Naturschutz, Postfach 330440, D-28334 Bremen

Einleitung

Bei Dauerflächenuntersuchungen eines Standortes wird deutlich, wie sich die Artenzusammensetzung und die Dominanzverhältnisse der Vegetation im Laufe eines Jahres und von Jahr zu Jahr wandeln. Diese Veränderungen, wenn sie nicht sukzessionale Entwicklungsstadien darstellen, sind Ausdruck der klimatischen oder anders bedingten Schwankungen an diesem Standort. So gilt die Vegetation als Spiegel aller an einem Standort wirksamen Faktoren. Im folgenden soll verdeutlicht werden, daß die Standortansprache noch verfeinert werden kann, wenn über die Artenzusammensetzung und Dominanzverhältnisse hinaus das plastische Verhalten der Arten miteinbezogen wird. Mit Plastizität ist hier das Reaktionspotential der Arten auf äußere Einflußfaktoren gemeint, wobei die Arten auf denselben Faktor in unterschiedlicher Weise und unterschiedlich schnell reagieren.

Das Ziel dieser Arbeit ist es, exemplarisch die Reaktionsfähigkeit mehrerer Arten auf einen bestimmten Einflußfaktor darzustellen und miteinander zu vergleichen, und damit die Bedeutung des plastischen Verhaltens der Arten in ihrem ökologischen Umfeld aufzuzeigen. Dabei müssen auch die stoffwechselphysiologischen Eigenschaften der Arten berücksichtigt werden. Es soll gezeigt werden, wie die Plastizität der morphologischen Gestalt und die Variabilität des Lebenszyklus, der Größe und des Wuchsortes der Population als ein Indikator für die an einem Standort wesentlichen Lebensbedingungen genutzt werden kann.

Die im folgenden betrachteten Arten kommen alle an nährstoffarmen Stillgewässern vor: Weißer Wasserhahnenfuß (*Ranunculus ololeucos*), Strandling (*Littorella uniflora*), Wasserlobelie (*Lobelia dortmanna*), Mittlerer Sonnentau (*Drosera intermedia*) und Vielstengelige Sumpfsimse (*Eleocharis multicaulis*). Die ersten drei Arten gelten als typisch für sehr karbonatarme Gewässer mit sehr geringer Leitfähigkeit (ARTS et al. 1990). Sie können Dystrophierung nur eine Weile lang ertragen, während die anderen beiden auch dauerhaft humusreiche Gewässer besiedeln.

Für *Lobelia dortmanna* liegen mehrere Untersuchungen zur Plastizität vor (SZMEJA 1987a, b, c, PEDERSEN & SAND-JENSEN 1992, WILSON 1991, GLÜCK 1924). Auch gibt es für *Lobelia* und *Littorella uniflora* umfangreiche Untersuchungen zur Physiologie und Populationsbiologie (z.B. WIUM-ANDERSEN 1971, WIUM-ANDERSEN & ANDERSEN 1972, SAND-JENSEN et al. 1982, NIELSEN et al. 1991, SZMEJA 1994a, b, c.). *Drosera intermedia* ist zumindest in einer Studie mit eingeschlossen (WILSON 1991).

Die Plastizität wird hier in Hinblick auf den Einfluß von Wasserstandsschwankungen und Torfmoosen betrachtet. Wasserstandsschwankungen sind für die Vegetation von Heideweihern der entscheidende Einflußfaktor. Ein Großteil der Heideweiher ist heute von Dystrophierung betroffen (z.B. ARTS & BUSKENS 1998, ARTS et al. 1990, VAHLE 1990), so daß auch die Wechselwirkung zwischen Torfmoosen und den übrigen Gewässermakrophyten von besonderem Interesse ist.

Untersuchungsgebiet: Das Untersuchungsgebiet „Blumenthaler Geest“ liegt nordwestlich von Bremen und ist Teil einer eiszeitlich geprägten Binnendünenlandschaft. Einige der dort befindlichen Tümpel zeichnen sich durch das Vorkommen seltener Littorelletea-Arten aus. Der periodisch trockenfallende „Farger Heideweiher“ beherbergt alle fünf hier behandelten Arten, die sich nach einer Bodenabschiebung

im Jahr 1986 hier einstellten (DRENGEMANN et al. 1995). *Littorella* und *Lobelia* haben sich dabei ausschließlich aus dem Samenvorrat regeneriert und fehlten bis dato in der weiteren Umgebung. Im Zeitraum von 1994 bis 1998 hatte die Deckung mit Spagnen von unter 25 % auf meistens 75-100 % zugenommen.

Hydrologie: Über einer saaleiszeitlich entstandenen Grundmoräne, die als Stauwasserleiter dient, befinden sich holozän aufgewehte, nährstoffarme Dünen- sande. Der Wasserstand in dem zu- und abflußlosen Farger Heideweiher wird allein durch das Verhältnis von Niederschlägen und Verdunstung bestimmt. So ergibt sich in der Regel ein Wasserstandmaximum im Frühling und ein Minimum im Herbst mit einer Schwankungsamplitude von insgesamt über einem Meter. Typischerweise fällt der Weiher ab Spätsommer für mehrere Monate trocken. Im niederschlagsreichen Jahr 1998 führte das Gewässer jedoch fast ganzjährig Wasser (siehe Abb. 1).

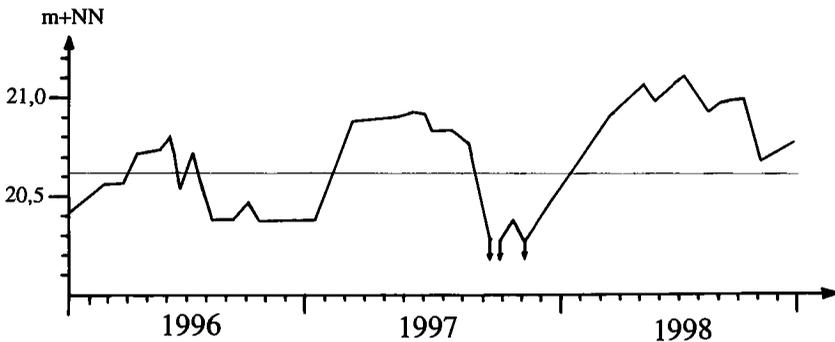


Abb. 1: Wasserspiegelschwankungen am Farger Heideweiher im Untersuchungszeitraum 1996-1998. (bei 20,62 m ü.NN liegt die tiefste Stelle des Gewässers; unterhalb von 20,38 m ü.NN konnte nicht mehr gemessen werden).

Methoden: Transekt- und Dauerflächenkartierungen mit Angabe der Deckung nach BRAUN-BLANQUET (1964) und Soziabilität (DIERBEN 1990) in den Jahren 1996-1998 geben Aufschluß über die Verteilung der Arten im gesamten Gewässer. Zusätzlich wurde das Ausmaß der Areale von 1998 skizziert und mit einer Arealkarte von 1994 verglichen (DRENGEMANN 1995).

In Dauerflächen von maximal 1 m² Größe wurden Anzahl und Wuchsort der fünf untersuchten Arten notiert. Die Anzahl, Größe und Farbe der Blätter sowie die Anzahl blühender Pflanzen wurden erfaßt.

Ergebnisse

Blatt- und Sproßmorphologie

Ranunculus oboleucos wies einen Blattpolymorphismus auf, wie er für viele Wasserpflanzen kennzeichnend ist (SCULTHORPE 1967). In der Trockenphase werden dickliche, mehrfach geteilte Landblätter ausgebildet. In der Überflutungphase konnte man im Wasser flutende, mehrmals gegabelte, haarförmig filigrane Tauchblätter von den auf der Wasseroberfläche treibenden, dicken und nur dreilappigen

Schwimtblättern unterscheiden. Bei einem nochmaligen Ansteigen des Wasserstandes wurde eine nächste „Etage“ ausgebildet: Über den nun untergetauchten Schwimtblättern entstanden wieder Tauchblätter, die wiederum von neuen Schwimtblättern überragt wurden. Exemplare mit insgesamt drei solchen „Etagen“ wurden beobachtet.

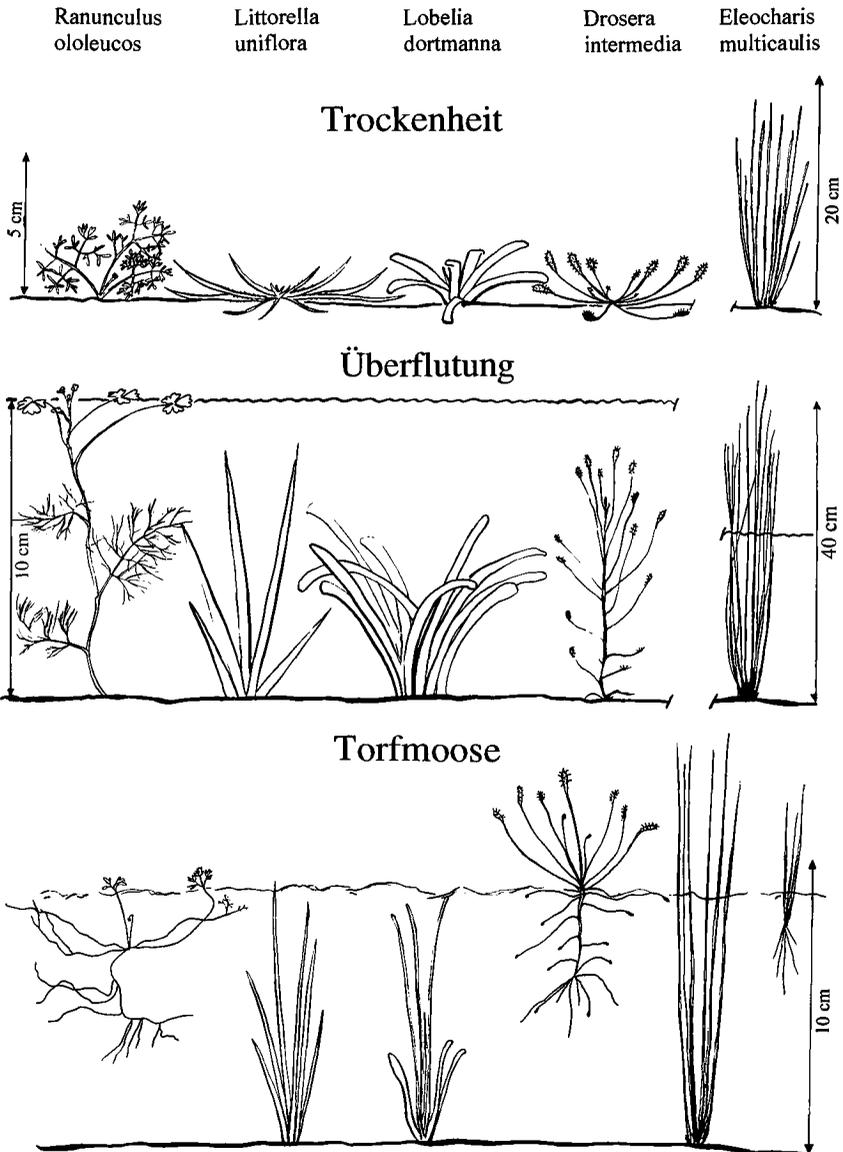


Abb. 2: Morphologie bei Trockenheit, bei Überflutung und bei Anwesenheit von Sphagnen.

Bei *Littorella uniflora* gab es korrespondierend zum Wasserstand einen Blatt-dimorphismus: Die Landblätter sind länglich, spitz, abgeplattet und von olivgrüner bis dunkelroter Farbe. Vom Grunde der Blätter bis zur Mitte sind sie mit zwei seitlichen Haarleisten ausgestattet. Die Rosette liegt dem Boden flach auf. Die Wasserblätter sind ebenfalls länglich und spitz, aber röhrenförmig und nicht platt. Sie sind hellgrün gefärbt und stehen im 45 Grad-Winkel oder steiler zum Boden.

Auch Lobelien wiesen je nach Wasserstand unterschiedliche Blattformen auf: Trockengefallene Lobelien haben kurze, breite und dicke sukkulente Blätter, nahe dem Boden anliegend und von rötlicher Färbung. Unter Wasser werden einige Blätter bis zu 10 Zentimeter lang und stehen etwa im 45 Grad-Winkel zum Boden. In einer Dauerfläche konnten Lobelien in der Landform über ein Jahr lang überdauern und dabei monatelangen Frost überstehen.

Drosera intermedia und *Eleocharis multicaulis* hatten im Gegensatz zu den drei anderen Pflanzen nur eine einzige Blattform, die lediglich in der Größe insgesamt variiert wurde. *Drosera* konnte sich trotzdem gut an wechselnde Wasserstände anpassen. Bei hohen Wasserständen trieb sie entweder mit den substratbildenen Torfmoosen auf und schwamm dann samt dem durchwurzelten Boden im Wasser. Wenn sie überflutet wurde, wuchs sie der Wasseroberfläche entgegen, wobei die Internodien der Sprossachse gestreckt wurden.

Eleocharis multicaulis reagierte auf Ansteigen des Wasserspiegels nur mit Längenwachstum der Blätter. Trockenstehende Individuen waren in der Regel um 20 cm lang, während untergetauchte gut 40 cm Länge erreichen konnten.

Alle Arten zeichneten sich bei Trockenfallen durch relative Kleinwüchsigkeit und weit ausgebreitete bis rosettenförmige Blattstellung aus. Bei Überflutung waren Sproß und Blattwerk länger und auch steiler nach oben gerichtet.

Die Isoëtiden *Littorella* und *Lobelia* wiesen in einer Umgebung von Torfmoosen sehr lange, dünne und fast senkrecht nach oben gestellte hellgrüne Blätter auf, die einen Hinweis auf Lichtmangel geben.

Im Gegensatz zu den Isoëtiden, die immer im Boden verwurzelt waren, konnte sich *Ranunculus ololeucos* auch innerhalb der grünen Torfmoose verwurzeln. Dennoch wiesen auch hier die zwischen den Moosen befindlichen sehr kleinen, zarten und hellgrünen Blätter auf die Lichtmangelsituation hin. Nur die obersten Blätter erhalten ausreichend Licht.

Drosera und *Eleocharis* hingegen konnten sich sowohl im Sediment als auch in der Torfmoosdecke verwurzeln und ihren Sproß aufrecht ans Licht bringen. *Drosera* konnte in der Bildung neuer Blätter mit dem Wachstum der Torfmoose Schritt halten; die unteren Blätter starben ab, der größte Teil des Sprosses gelangte aber ans Licht. Bei *Eleocharis* – mit starkem Längenwachstum – befand sich der größte Teil eines jeweiligen Blattes oberhalb der Torfmoosdecke, während der untere Teil bleich wurde.

Die Morphologie der Pflanze spiegelt die Bedingungen wider, unter denen die einzelnen Sproßteile und Blätter gebildet wurden. Ein ausgewachsenes Blatt kann sich veränderten Umwelteinflüssen nur sehr bedingt, z.B. durch Veränderung der

Pigmentierung anpassen, aber nicht mehr durch Variation der Form oder Größe. Wenn eine Pflanze in der Landform überflutet wird, behält sie also zunächst die Landblätter bei und bildet nach und nach neue Wasserblätter. Umgekehrt reagiert eine trockengefallene Wasserform erst allmählich mit der Bildung neuer Landblätter. Hieraus ergibt sich, daß Arten mit einer hohen Wachstumsrate schneller auf veränderte Umweltbedingungen reagieren können als Arten mit einer vergleichsweise langsamen Wachstumsrate. Bei *Ranunculus ololeucus* wurde unter 16 Individuen die Neubildung von maximal 13 Blättern in 25 Tagen beobachtet, entsprechend 0,5 pro Tag. Bei *Lobelia dortmanna* wurden bei 42 untersuchten Individuen maximal 20 Blätter in 120 Tagen gebildet, entsprechend also nur 0,16 Blätter pro Tag.

Vermehrung

Bei allen Arten wurde Keimung in der gesamten Vegetationsperiode beobachtet, also von April bis Ende September.

Von den fünf Arten ist *Ranunculus ololeucus* die einzige, die sich ausschließlich generativ vermehrt. Die Art kann sowohl bei Trockenheit als auch bei Überflutung zur Blüte gelangen, wobei die Blüten, die am Ende des beblätterten Sprosses stehen, auf jeden Fall über die Wasseroberfläche gehoben werden.

Littorella verfügt über generative und vegetative Vermehrungsstrategien. Während sie sich sowohl über als auch unter Wasser vegetativ über Ausläufer vermehrt, gelangte sie nur dann zur Blüte, wenn sie trockenfällt.

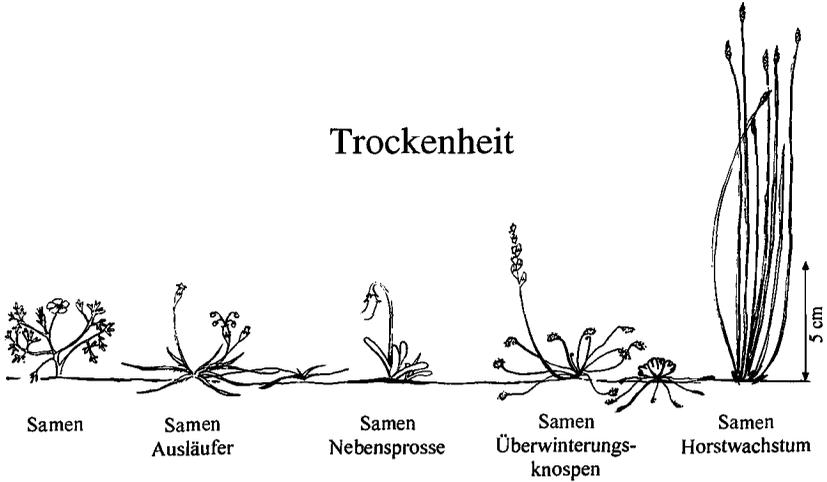
Lobelia kann sich sowohl generativ vermehren als auch vegetativ mit Nebensprossen. Beides ist über und unter Wasser möglich. *Lobelia* hebt im untergetauchten Zustand den Blütenstand bis über die Wasseroberfläche und kann, nach SZMEJA (1987b), im Extremfall bis zu 1,5 m lange Blütenstängel bilden. Es werden aber auch unter Wasser – vor allen Dingen in größeren Tiefen – kürzere Blütenstängel gebildet. Alle Blüten, auch die über Wasser, befruchten sich im ungeöffneten Zustand selbst (Kleistogamie) (SZMEJA 1987c).

Drosera kann ebenfalls wie *Lobelia* Seitensprosse bilden, diese werden aber erst am Ende der Vegetationsperiode angelegt. Am Ende der Vegetationsperiode bilden sich die neuen, kugelig zusammengeballten Überwinterungsblätter. Im Frühling können sie sich rasch entfalten. Zur Blüte gelangen sowohl mehrjährige Pflanzen, als auch zeitig im Frühjahr (bis Mai) gekeimte. Bei einem Wasserstand, der bis zur Spitze des Blütenstandes reicht, kann als „Notsproß“ vegetativ ein kleines Tochterindividuum gebildet werden, das unterhalb der obersten Blüte seitlich dem Blütenstand entspringt.

Eleocharis vermehrt sich vegetativ über Horstwachstum und generativ über Blüten. Die unterste Knospe ist eine „schlafende Knospe“ (Bezeichnung nach WEEDA et al. 1985), die keine Blüte trägt, aus der aber – wenn das Individuum überflutet ist – ein Tochterindividuum gebildet wird. CASPAR & KRAUSCH (1980) nennen dieses Phänomen Viviparie.

Ranunculus
oleucos Littorella
uniflora Lobelia
dortmanna Drosera
intermedia Eleocharis
multicaulis

Trockenheit



Überflutung

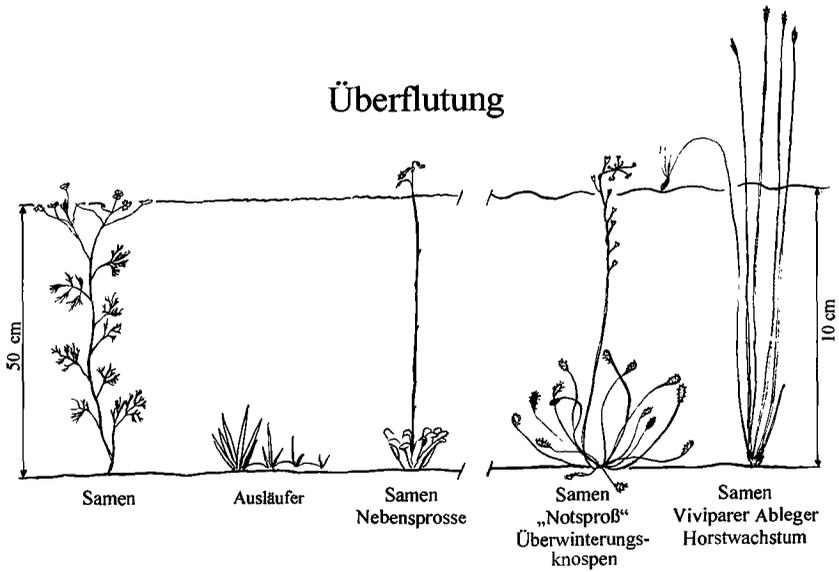


Abb. 3: Vermehrung bei Trockenheit und Überflutung.

Variationen von Standort und Populationsgröße

Eleocharis multicaulis behielt über den ganzen Zeitraum ein fächendeckendes Areal bei. Mit einer Populationsgröße von weit über 10.000 Individuen dominierte sie den gesamten Tümpelbereich mit Deckungen von zumeist 15 bis 50 %.

Drosera intermedia hatte ebenfalls stets über 10.000 Individuen mit Deckungen von stellenweise 100 %. Im Untersuchungszeitraum konnte sie ihr Areal von der nordöstlichen Seite bis etwa zur Mitte hin ausdehnen.

Die Populationen von *Littorella* und *Lobelia* besiedelten 1998 etwa dieselben Bereiche wie 1994, allerdings hatte die Populationsgröße und damit auch die Arealgröße aufgrund der Vermoosung stark abgenommen (URBAN 1999). Von den 1994 noch über 400 *Lobelia*-Pflanzen (DRENGEMANN 1995) waren 1998 nur noch 48 aufzufinden. Die Population von *Littorella* war von 71 auf 35 abgesunken, wobei die Anzahl der Individuen durch die rasche Bildung von Ausläufern innerhalb eines Jahres erheblich schwankte.

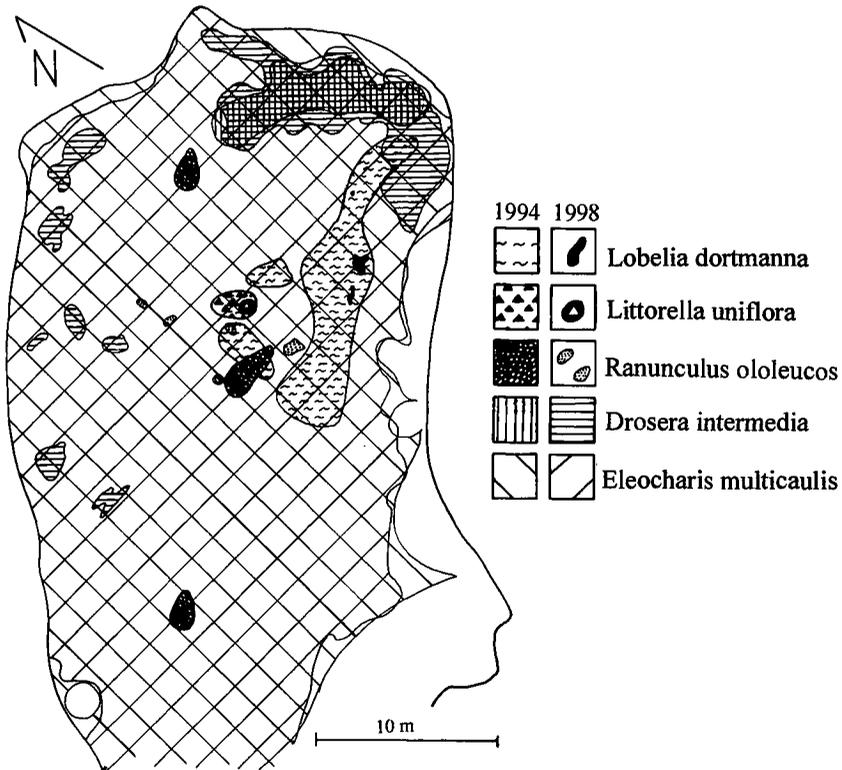


Abb. 4: Die Populationsareale der fünf Arten im Farger Heideweier in den Jahren 1994 und 1998.

Ranunculus ololeucos unterscheidet sich von den anderen Arten dadurch, daß er mehrere disjunkte kleine Bereiche besiedelte, in denen maximal 20 Pflanzen gemeinsam vorkamen. Insgesamt sank die Populationsgröße von 1996 bis 1998 von 56 auf 38 Individuen. Keine von den 1994 gefundenen Stellen deckt sich mit denen von 1998. *Ranunculus ololeucos* kann deswegen als eine „Wanderpflanze“ bezeichnet werden, die ihren Wuchsort innerhalb des Gewässers verändert.

Keimlinge von *Ranunculus ololeucos* wurden auf einer Vielzahl von Substraten gefunden: reiner Sandboden, reiner Sandboden mit dünner organischer Auflage, aus vermoderten Torfmoosen bestehender rein organischer Boden, von Blättern bedeckter organischer Boden und auch grüne Sphagnen. Nur zu Beginn der Vegetationsperiode gekeimte Pflanzen konnten noch im selben Jahr Blüten entwickeln. Pflanzen auf trockenem Sandboden gelangten zur Blüte, blieben aber einjährig. Pflanzen auf feuchten, zeitweilig überschwemmten Standorten konnten mindestens zweijährig werden, was sich mit den Aussagen von GLÜCK (1924) deckt.

Diskussion

Alle fünf untersuchten Pflanzenarten der Heideweiher besitzen die Fähigkeit, auf Wasserspiegelschwankungen mit Veränderung der Blattform zu reagieren. Der Übergang vom feuchten zum überfluteten Zustand führt bei allen Arten zu einem Streckungswachstum, während umgekehrt der Übergang vom Überfluteten zum trockenen Zustand zur Ausbildung kleinerer Blätter führt. Je größer die Variabilität der Blattform ist, desto größer ist das Potential in verschiedene Tiefenzonen eines Gewässers vorzudringen. *Drosera intermedia* und *Eleocharis multicaulis*, mit der geringsten Plastizität, besiedeln ausschließlich amphibische Standorte, die sich durch eine nur geringe Wassertiefe und periodisches Trockenfallen auszeichnen, wie flache Tümpel, Uferbereiche größerer Gewässer oder Senken feuchter, nährstoffarmer Böden. Allzu lange Perioden vollständigen Untergetauchtheits überstehen sie nicht.

Das Vorkommen von Blattpoly- oder -dimorphismus bei *Ranunculus ololeucos*, *Littorella uniflora* und *Lobelia dortmanna* geht einher mit dem Vorkommen dieser drei Arten in flachen wie auch tieferen Gewässerzonen. *Ranunculus*, der immer seine Blätter bis an die Wasseroberfläche hebt, wurde in Gewässern mit einer maximalen Wassertiefe von bis zu 1,45 m angetroffen (GLÜCK 1924). *Littorella* und *Lobelia* besiedeln als Grundspießgewächse in Form von Unterwasserrasen die Böden der Gewässer sogar bis in 4 m Tiefe (z.B. BEHRE 1956).

Die Heterophyllie bei *Ranunculus ololeucos* ist, wie bei vielen Wasserpflanzen, wahrscheinlich mit unterschiedlichen Photosynthesemechanismen verbunden. Schwimmblätter haben direkten Kontakt mit dem CO₂ der Luft, wohingegen Tauchblätter besser an die Fixierung von gelöstem anorganischen Kohlenstoff (DIC) angepaßt sind (BOWES 1987).

Littorella und *Lobelia* weisen hinsichtlich der Wassertiefe eine noch größere Standortamplitude auf als *Ranunculus ololeucos*. Daß sie aber keine Heterophyllie und zudem noch geringere morphologischen Unterschiede zwischen Land- und Wasserblättern haben, liegt in ihrer speziellen Stoffwechselphysiologie begründet. Im Gegensatz zu den meisten Wasserpflanzen, wo der Gasaustausch zum allergrößten Teil im Wasser bzw. über die Luft stattfindet (SAND-JENSEN et al. 1982), ist bei den Isoëtiden *Littorella* und *Lobelia* für die Photosynthese die Nutzung des CO₂ der Interstitialräume des Sedimentes maßgeblich (NIELSEN et al. 1991). *Lobelia*

nimmt selbst als Landpflanze 100 % des CO₂ über die Wurzeln auf und *Littorella*, je nach CO₂-Gehalt des Sedimentes, zwischen 56 und 96 % (NIELSEN et al. 1991). Die enge physiologische Bindung an das Sediment zeigt sich auch in dem hohen Biomasseverhältnis von Wurzel zu Sproß bei maturren, blütenlosen Pflanzen von 2:1 (PEDERSEN & SAND-JENSEN 1992), bzw. 1,6:1 für *Lobelia* und 1,4:1 für *Littorella* (SZMEJA 1994a).

Morphologisch behalten *Littorella* und *Lobelia* viele Kennzeichen der untergetauchten Form als Landpflanze bei, wie z.B. die großen Hohlräume des Aerenchyms. Bei Lobelien bleiben auch die Landblätter ohne Stomata, da der Gaswechsel ohnehin ausschließlich an den Wurzeln stattfindet.

Die festere Kutikula der Landform vermindert bei *Lobelia* die Wasserverluste pro Blattoberfläche auf 78 % des Wasserverlustes der Wasserform (PEDERSEN & SAND-JENSEN 1992). Die zwergenhafte Verkleinerung der Landform trägt durch die Reduktion der gesamten Oberfläche wahrscheinlich zu einer weiteren Einschränkung der Verdunstung bei.

Von allen fünf Arten wurden die beiden Isoëtiden – von den Wuchseigenschaften ausgehend – am stärksten durch die Torfmoose beeinträchtigt, da sie stets im Sediment verwurzelt sind und nur über ein begrenztes Längenwachstum verfügen. Dies zeigte sich in der Ausbildung von Kümmerformen innerhalb dichter Torfmoosbestände und schließlich auch in der Abnahme der Populationsgröße dieser Arten parallel zum Anwachsen der Torfmoosdecke (URBAN 1999). *Ranunculus ololeucos* nimmt im Vergleich der fünf Arten wieder eine Mittelstellung ein, da Keimung und Verwurzelung auch zwischen vitalen Torfmoosen möglich ist. Die Blätter bekommen jedoch, da sie sich kaum in die Höhe recken können, zwischen den Spaghnen zu wenig Licht. *Drosera* und *Eleocharis*, die häufig in dystrophen Gewässern vorkommen, sind durch ihre Fähigkeit, sich in und auf den Moosen zu verwurzeln als auch zwischen ihnen nach oben durchzuwachsen, von ihren Wuchseigenschaften an einen torfmoosreichen Lebensraum gut angepaßt. Eine Besonderheit stellt die vivipare Bildung von Tochttersprossen bei *Eleocharis multicaulis* dar. Durch den viviparen Ableger wird zum einen die potentiell schwierige Phase der Keimung auf (oberflächlich leicht austrocknenden) Torfmoosen überbrückt und zum anderen wird durch das Absenken des Infloreszenz auf die Oberfläche der Torfmoosdecke sichergestellt, daß sich der Ableger dort auch etablieren kann.

Die unterschiedliche Variabilität hängt mit der Art der Vermehrung und Ausbreitung, der Physiologie des Gasaustausches, dem Lebenszyklus und der potentiellen Wuchsleistung zusammen. *Lobelia* ist unter den betrachteten fünf Pflanzen diejenige, die am empfindlichsten auf das Torfmooswachstum mit Abnahme der Populationsgröße reagierte. Was aber die einzelnen Individuen betrifft, wies sie das größte standörtliche Beharrungsvermögen und die geringste Arealverschiebung innerhalb der Population auf. Mit ihrer Fähigkeit zur vegetativen Vermehrung durch Knospung kann sie keine nennenswerten Distanzen zurücklegen. Dazu ist sie allein auf die generative Ausbreitung angewiesen. Wie aus SZMEJAS Untersuchungen (1994c) hervorgeht, traten in einem Sediment, das hinsichtlich der Nährstoffverhältnisse homogen war, auch die Keimlinge fast ausschließlich in der Nähe von Altpflanzen auf. Auch dies kann an der speziellen Stoffwechselfysiologie der Lobelien liegen: Das Sediment unterhalb von Isoëtiden ist nämlich durch ein im Vergleich zur Umgebung höheres Redoxpotential, niedrigeren pH-Wert und höheren Gesamtgehalt an Eisen und Phosphat gekennzeichnet. Wie aus Verpflanzungsexperi-

menten hervorgeht, bevorzugen die Isoëtiden nicht nur so ein Sediment, sondern tragen sogar aktiv zu diesen Veränderungen bei (JAYNES & CARPENTER 1986). Durch den Gasaustausch über die Wurzeln reichern die Isoëtiden das Sediment bis in 20 cm Tiefe mit Sauerstoff an (WIUM-ANDERSEN 1971, PEDERSEN & SAND-JENSEN 1992). Das durch die gute O₂-Versorgung angehobene Redoxpotential regt Zersetzungsprozesse an, bei denen das für die Isoëtiden notwendige, aber sonst rare CO₂ entsteht. Weiterhin bewirkt das angehobene Redoxpotential des Bodens die Ausfällung von Eisen- und Manganhydroxiden im Umkreis der Pflanzen (WIUM-ANDERSEN & ANDERSEN 1972, TESSENOW & BAYNES 1975). Diese Metallkomplexe absorbieren wiederum Phosphor und andere mineralische Elemente, die somit einer Diffusion in den Wasserkörper entzogen werden. Schließlich trägt die mit den Wurzeln assoziierte V-A-Mycorrhiza (SØNDERGARD & LÉGARD 1977) wahrscheinlich zur besseren Aufnahme dieser so im Sediment gebundenen Nährstoffe bei. Weil Lobelien das Sediment chemo-physikalisch in für sich selbst so günstiger Weise beeinflussen, liegt es nahe, daß die Etablierung von Jungpflanzen in der Nähe von schon existenten Altpflanzen, die das Sediment bereits positiv verändert haben, begünstigt wird. Zum anderen wird durch die Veränderung des Sedimentes wohl auch der Erhalt der Populationen unter suboptimalen Bedingungen noch über lange Zeit ermöglicht (VAHLE 1999). Beides trägt zur Standorttreue der Lobelie bei.

Die in vielerlei Hinsicht ähnliche *Littorella* weist, wie SZMEJA (1994c) an sechs-jährigen Dauerflächenuntersuchungen am polnischen See Krasne zeigen konnte, eine viel größere räumliche Dynamik auf als *Lobelia*. Diese wird ermöglicht durch eine insgesamt höhere Wachstumsgeschwindigkeit von *Littorella*. Sie tauscht innerhalb eines Jahres 150 %, *Lobelia* nur 80 % ihrer Phytomasse aus (SAND-JENSEN & SØNDERGARD 1978). *Lobelia* ist aber vor allen Dingen im Vergleich zu anderen Wasserpflanzen extrem langsamwüchsig. Die Neubildungsrate der Blätter als Anteil an schon vorhandenen Blättern beträgt bei *Lobelia* nach PEDERSEN & SAND-JENSEN (1992) 0,7 % pro Tag und liegt damit um eine Zehnerpotenz niedriger als bei anderen Wassermakrophyten (2-10%; NIELSEN & SAND-JENSEN 1991). Auch die Photosyntheserate von *Lobelia* liegt um ein mehrfaches unter der von anderen Wassermakrophyten, *Littorella* eingeschlossen (NIELSEN & SAND-JENSEN 1989).

Da die Maturzeit generativen Nachwuchses bei Lobelien 4-5 Jahre beträgt und vegetativ entstandene Nachkommen mindestens zwei, häufiger jedoch drei Jahre benötigen, bevor sie zur Blüte gelangen (SZMEJA 1994a), ist eine relativ hohe Standortkonstanz unbedingt notwendig, um überhaupt eine erfolgreiche generative Reproduktion zu ermöglichen.

Ranunculus ololeucos ist unter den fünf Heideweierarten diejenige, die das geringste Beharrungsvermögen und die größte Variabilität des Wuchsortes aufweist. Auch WEBER (1988) stellte an einem Standort im Ems-Seitenkanal erhebliche Unterschiede in der jährlichen Wuchsleistung fest: Massenvorkommen in einem Jahr wurden gefolgt von vergleichsweise spärlichen Beständen im nächsten Jahr. *Ranunculus ololeucos* kann aufgrund von Samenverbreitung und der Möglichkeit zur Keimung auf einer Vielzahl von Substraten schnell auf günstige Bedingungen reagieren. Im Frühling gekeimte Individuen kommen noch im selben Jahr zur Blüte und können damit innerhalb von einer Vegetationsperiode ihren Lebenszyklus abschließen. Da die Art nur unter bestimmten Bedingungen (z.B. nicht auf trockenem Sandboden) mehrjährig werden kann, muß sie sich auch schnell reproduzieren können, um die Population zu erhalten. Die im Vergleich zur Lobelie vier mal so

große Blattbildungsrate weist auf ihre starke Wuchsleistung und damit auch schnelle Anpassungsfähigkeit hin.

Wasserstandschwankungen lassen sich gut an der Blatt- und Sproßmorphologie der betrachteten Arten ablesen, weil alle von der Wasserform verschiedene Landformen haben. Da beispielsweise die Bildung von Landblättern nach Trockenfallen allmählich und bei den verschiedenen Arten verschieden schnell erfolgt, kann man den Zeitraum abschätzen, in dem das Trockenfallen erfolgt sein muß.

Beispielsweise kann man an trockengefallenen *Drosera*-Pflanzen, die eine gestreckte Infloreszenz bzw. einen „Notsproß“ aufweisen, oder an einem Blütenstengel der Lobelie die ungefähre Höhe des Wasserstandes zum Zeitpunkt der Infloreszenzbildung feststellen, da der Blütenstand möglichst immer knapp über die Wasseroberfläche gehoben wird.

Ein mehrmaliges Ansteigen des Wasserstandes kann man z.B. gut an der wechselweisen „Etagenbildung“ von Tauch- und Schwimmblättern bei *Ranunculus olo-leucos* nachvollziehen.

Stresssituationen können sich frühzeitig in der Morphologie der Pflanze ausdrücken. Rotfärbung bei Lobelien kann schon ein Hinweis auf zu große Trockenheit sein und das längst bevor das Individuum abstirbt. So werden im plastischen Reaktionspotential der Arten feinere Änderungen der standörtlichen Gegebenheiten offensichtlich als im Artenspektrum und den Dominanzverhältnissen. Auf der anderen Seite können langsam reagierende Arten oder solche mit großem „Beharrungsvermögen“ im aktuellen Bild der Vegetation standörtliche Bedingungen anzeigen, die zu einem bestimmten Punkt in der Vergangenheit relevant waren, es aber derzeit nicht mehr (so) sind. Vertiefende Studien zum dynamischen Potential der Arten würden genauere Erkenntnisse in die ökologischen Zusammenhänge zwischen Vegetation und Standort ermöglichen.

Danksagung: Ich möchte Jörg Petersen, Hans-Christoph Vahle und Erwin Bergmeier für die Durchsicht des Manuskriptes herzlich danken.

Schrifttum

- ARTS, G. H. P., J. G. M. ROELOFS & M. J. H. DE LYON (1990): Differential tolerances among the soft water species to acidification. – *Can. J. Bot.* 68, 2127-2134.
- ARTS, G. H. P. & R. F. M. BUSKENS (1998): The vegetation of soft-water lakes in The Netherlands in relation to human influence and restoration measures, with special attention to the association Isoëto-Lobelietum. – *Mitt. Arbeitsgem. Geobot. Schleswig-Holstein Hamburg* 57, 11-120.
- BEHRE, K. (1956): Die Algenbesiedlung einiger Seen um Bremen und Bremerhaven. – *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven* 4, 221-383.
- BOWES, G. (1987): Aquatic plant photosynthesis: strategies that enhance carbon gain. – *New Phytol.* 106 suppl., 79-98.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): *Pflanzensoziologie. – Grundzüge der Vegetationskunde*, 6. Aufl., 865 S.; Berlin, Wien, New York.
- CASPER, S.J. & H. D. KRAUSCH (1980): *Süßwasserflora von Mitteleuropa. – Pteridophyta und Anthophyta*, 1. Teil, Band 23, Stuttgart/ New York.
- DIERBEN, K. (1990): *Einführung in die Pflanzensoziologie. – Vegetationskunde*. 241 S., Darmstadt.
- DRENGEMANN, H. (1995): *Vegetationskundlich-ökologische Untersuchungen an ausgewählten Gewässern der Blumenthaler Geest unter besonderer Berücksichtigung des Naturschutzes. – 141 S., Diplomarbeit, Univ. Bremen.*

- DRENGEMANN, H., URBAN, K. & T. GÖDEKE (1995): Bemerkenswerte Wiederfunde seltener Strandlingsvegetation in Heidweihern bei Bremen. – Abh. Naturw. Ver. Bremen 43 (1), 117-139.
- GLÜCK, H. (1924): Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfpflanzgewächse. Viertes Teil: Untergetauchte und Schwimmblattflora. – 746 S., Jena.
- JAYNES, M. L. & S. R. CARPENTER (1986): Effects of vascular and nonvascular macrophytes on sediment redox and solute dynamics. – Ecology 67 (4), 875-882.
- NIELSEN, S. L. & K. SAND-JENSEN (1989): Regulation of photosynthetic rates of submerged rooted macrophytes. – Oecologia 81, 364-368.
- NIELSEN, S. L. & K. SAND-JENSEN (1991): Variation in growth rates of submerged aquatic macrophytes. – Aquat. Bot. 39, 109-120.
- NIELSEN, S. L., GARCIA, E. & K. SAND-JENSEN (1991): Land plants of amphibious *Littorella uniflora* (L.) Ascher. maintain utilization of CO₂ from the sediment. – Oecologia 88, 258-262.
- PEDERSEN, O. & K. SAND-JENSEN (1992): Adaptations of submerged *Lobelia dortmanna* to aerial life form: morphology, carbon sources and oxygen dynamics. – Oikos 65, 89-96.
- SAND-JENSEN, K. & M. SØNDERGARD (1978): Growth and production of Isoëtids in oligotrophic Lake Kølgaard, Denmark. – Verh. Int. Ver. Limnol. 20, 659-666.
- SAND-JENSEN, K., PRAHL, C. & H. STOCKHOLM (1982): Oxygen release from roots of submerged aquatic macrophytes. – Oikos 38, 349-354.
- SCULTHORPE, C.D. (1967): The biology of aquatic vascular plants. – 610 S., Königstein, Reprint 1985.
- SØNDERGARD, M. & S. LÆGARD (1977): Vesicular-arbuscular mycorrhiza in some aquatic vascular plants. – Nature 268, 232-233.
- SZMEJA, J. (1987a): The ecology of *Lobelia dortmanna* L. I. The plasticity of individuals within a constant depth interval in oligotrophic lakes. – Ekol. pol. 35 (3-4), 497-522.
- SZMEJA, J. (1987b): The ecology of *Lobelia dortmanna* L. III. The plasticity of individuals along a gradient of increasing depth in oligotrophic lakes. – Ekol. pol. 35 (3-4), 545-558.
- SZMEJA, J. (1987c): The seasonal development of *Lobelia dortmanna* L. and annual balance of its population size in an oligotrophic lake. – Aquat. Bot. 28, 15-24.
- SZMEJA, J. (1994a): An individuals status in populations of Isoëtid species. – Aquat. Bot. 48, 203-224.
- SZMEJA, J. (1994b): Effects of disturbances and interspecific competition in Isoëtid populations. – Aquat. Bot. 48, 225-238.
- SZMEJA, J. (1994c): Dynamics of the abundance and spatial organisation of Isoëtid populations in an oligotrophic lake. – Aquat. Bot. 49, 19-32.
- TESSENOW, U. & Y. BAYNES (1978): Redoxchemische Einflüsse von *Isoetes lacustris* L. im Litoralsediment des Feldsees (Hochschwarzwald). – Arch. Hydrobiol. 82, 20-48.
- URBAN, K. (1999): Littorelletea in der Sekundärsukzession an nährstoffarmen, periodisch trockenfallenden Stillgewässern. – Abh. Naturw. Ver. Bremen (im Druck).
- VAHLE, H.-C. (1990): Grundlagen zum Schutz der Vegetation oligotropher Stillgewässer in Nordwestdeutschland. – Naturschutz u. Landschaftspf. Niedersachsen 22, 157 S., Hannover.
- VAHLE, H.-C. (1999): Die Optimierung des eigenen Standortes durch das Isoëto-Lobelietum. – Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz, N.F. 17, 2 (dieser Band).
- WEBER, H. E. (1988): Zur Verbreitung und Soziologie des Reinweißen Wasserhahnenfußes (*Ranunculus ololeucus* Lloyd) in Mitteleuropa. – Osnabrücker naturwissenschaftl. Mitt., 157-166.
- WEEDA, E. J., WESTRA, R., WESTRA, CH. & T. WESTRA (1995): Nederlandse oecologische Flora. – Wilde planten en hun relaties 1, Amsterdam.
- WILSON, S. D. (1991): Plasticity, morphology and distribution in twelve lakeshore plants. – Oikos 62, 292-298.
- WIUM-ANDERSEN, S. (1971): Photosynthetic uptake of free CO₂ by the roots of *Lobelia dortmanna*. – Physiol. Plant. 25, 245-248.
- WIUM-ANDERSEN S. & J. M. ANDERSEN (1972): The influence of vegetation on the redox profile of the sediment of Grane Langsø, a Danish *Lobelia* lake. – Limnology and Oceanography 17, 948-952.

(Am 11. Mai 1999 bei der Schriftleitung eingegangen.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz e.V. Freiburg i. Br.](#)

Jahr/Year: 1998-2001

Band/Volume: [NF_17](#)

Autor(en)/Author(s): Urban Katharina

Artikel/Article: [Plastizität bei Pflanzenarten der Heideweiher \(1999\) 309-321](#)