©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tuexenia 21: 205–215. Göttingen 2001.

Beschreibung von Wachstum und Entwicklung bei *Potamogeton* und *Isoëtes* mittels Korrelationen: ein Vergleich

– Margrit Vöge –

Zusammenfassung

Messungen morphologischer Parameter an *Potamogeton perfoliatus* führten zu zahlreichen positiven Korrelationen wie bereits frühere Untersuchungen an *Isoëtes lacustris*. Es ergaben sich Übereinstimmungen trotz unterschiedlicher Lebensgeschichte. Abweichungen spiegeln die unterschiedlichen Wachstumsstrategien wider, die die beiden Arten verfolgen. Weitere Korrelationen zeigen die Abhängigkeit der Blattentwicklung bei *P. perfoliatus* bzw. der Rosettenausbildung bei *I. lacustris* von Standortbedingungen. Ergänzende Messungen erwiesen, dass eine Reihe von Regressionsgleichungen für weitere 6 Laichkrautarten bzw. 9 *Isoëtes*-Taxa gültig ist. Ihre besondere Bedeutung haben die erhaltenen Regressionsgleichungen für die zerstörungsfreie Gewinnung von Daten für gefährdete Pflanzenarten und ihre Bestände, beispielsweise den Blattflächenindex; dafür werden Beispiele gegeben.

Abstract: Description of growth and development in *Potamogeton* and *Isoëtes* by means of correlations: a comparison

Measurements showed numerous correlations among morphological characters of *Potamogeton perfoliatus* as were obtained earlier in *Isoëtes lacustris*. Though both species differ in life history they agree in several ways. Deviations reflect the different growth strategies which the species pursue. Further correlations demonstrate the dependence of leaf development in *P. perfoliatus* and of rosette structure in *I. lacustris* on site characteristics. Further measurements showed that several regressions established are valid for further 6 *Potamogeton* species and 9 *Isoëtes* taxa, respectively. Highly significant regression relationships obtained enable determination of important plant and population data, e. g. leaf area index, by non-destructive methods; some examples are given.

Keywords: *Potamogeton*, *Isoëtes*, life history, growth strategies, correlations, regressions, non-destructive methods, leaf area index.

1. Einleitung

Nährstoff-Verfügbarkeit und Gewässer-Vegetation sind eng mit einander verknüpft. In mesotrophen bis eutrophen Seen Mitteleuropas ist das *Potamogetonetum perfoliati* (*Potamogetonion*, Laichkrautwiesen) eine häufig beobachtete Gesellschaft; Charakterarten sind u. a. *Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens*, *P. crispus* (POTT 1995). In oligotrophen bis mesotrophen Gewässern, vornehmlich in Nordeuropa, haben das *Isoëto-Lobelietum* und das *Isoëtetum echinosporae* (*Littorellion*) ihren Schwerpunkt; neben *Isoëtes lacustris* und *I. echinospora* sind weitere isoëtide Wuchsformen die Charakterarten der Gesellschaften (DIERSSEN 1975, 1996).

Aus Gründen ihrer besonderen Verbreitung wurden exemplarisch das See-Brachsenkraut (amphi-atlantisch) und das Durchwachsene Laichkraut (kosmopolitisch) für populationsbiologische Untersuchungen ausgewählt. Beide Arten verfolgen unterschiedliche Wachstumsstrategien: das Laichkraut wird dem Strategie-Typ CD, das Brachsenkraut dem S-Typ zugeordnet (MURPHY et al. 1990). Das konkurrenz- und störungstolerante Laichkraut nimmt über die Blätter Hydrogencarbonat-Ionen aus dem Wasser auf, Produktivität und Biomasse-Turnover sind hoch. Der Spross ist erheblich länger als die Wurzeln; die Reproduktion erfolgt überwiegend vegetativ: der durch klonales Wachstum im Laufe der Vegetationsperiode gebildete Sprosskomplex zerfällt im Herbst, die Rhizome senken sich in das Sediment und bilden Ruheknospen aus. Das stresstolerante Brachsenkraut nutzt dagegen das im Sediment enthaltene Kohlendioxid als Kohlenstoffquelle, Produktivität und Biomasse-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Turnover sind gering. Die Wurzeln sind länger als der Spross. Der Habitus ist perennierend und immergrün, die Reproduktion erfolgt über Makro- und Mikrosporen.

Zusammenfassend lässt sich das Brachsenkraut als Hungerkünstler charakterisieren, dessen Anpassung an Nährstoffarmut zu Lasten von Produktivität und Konkurrenzkraft geht; die Konkurrenzüberlegenheit des Laichkrauts ergibt sich aus der Fähigkeit, rasch und effektiv die an eutrophen Standorten ausreichend vorhandenen Pflanzennährstoffe aufzunehmen und eine hohe Biomasse zu produzieren (DIERSSEN 1998).

Eine Reihe von Parametern, die Wachstum und Entwicklung beschreiben, wurden für das See-Brachsenkraut an zahlreichen Wuchsorten in Europa bestimmt (VÖGE 1997a,b). Zahlreiche Korrelationen und Regressionsgleichungen wurden gewonnen und angewendet (VÖGE 1999, HUSAK et al. 2000). Vergleichende Messungen sollten nun am Durchwachsenen Laichkraut im Hohendeicher See in Hamburg durchgeführt werden. Ein Ziel dieser Untersuchung sollte sein, mögliche Beziehungen zwischen Pflanzenparametern zu erkennen und gegebenenfalls zu deuten. Derartige Korrelationen sind in verschiedener Hinsicht von Bedeutung:

1. Es wurde vermutet, dass Korrelationen a) den Strategie-Typ und die Lebensgeschichte einer Art sowie b) den modulartigen Aufbau vieler Pflanzen widerspiegeln.
2. durch ihre phänotypische Plastizität reagiert die Pflanze auf veränderte Umweltbedingungen. Es ist denkbar, dass zwei Pflanzenparameter sich dann gleichsinnig ändern (positive Korrelation) oder dass ein steigender Wert für Parameter a eine Verringerung für Parameter b zur Folge hat (negative Korrelation).
3. Der Einsatz von Regressionsgleichungen ermöglicht nicht-destruktive Arbeitsweisen; entsprechende Methoden sollten erprobt werden.

2. Material und Methoden

An 22 Vertikalsprossen des Durchwachsenen Laichkrautes wurden im Juli 1999 im Hohendeicher See in Hamburg Sprosslänge, (mittlere) Sprossbreite, Blattlänge und -breite sowie die gesamte Wurzellänge pro Nodium bestimmt; dabei wurde die Spross-Spitze mit ihren unvollständig entwickelten Blättern nicht berücksichtigt. Die Blattfläche wurde aus Blattlänge und -breite nach der Wägemethode nach STEUBING & FANGMEIER (1992) ermittelt. In der gleichen Weise wurde die Blattfläche an weiteren Laichkrautarten bestimmt, die in verschiedenen europäischen Seen gesammelt wurden: *P. lucens*, *P. praelongus*, *P. alpinus*, *P. gramineus* und *P. crispus* sowie an *P. illinoensis*, das einem Speichersee in Florida entnommen wurde.

Die Daten zu *Isoëtes lacustris* wurden gewonnen, wie bei VÖGE (1997a,b) beschrieben; an europäischen Standorten sehr unterschiedlicher Beschaffenheit wurden Blattlänge, -breite und -anzahl, Kormuslänge und -breite, gesamte Wurzellänge und die Sporenzahl pro Makrosporangium bestimmt. Daneben erhielt die Verf. jeweils fünf bis zehn lebende Individuen von 8 aquatischen und 2 amphibisch-terrestrischen *Isoëtes-Taxa* zugeschickt: aus Nordamerika *I. echinospora*, *I. lacustris*, *I. riparia*, *I. tuckermanii*, *I. prototypus*, *I. virginica*, *I.* x *harveyi*, *I.* x *dodgei*, x *hickeyi* und aus Sizilien *I. histrix*. An allen Pflanzen wurden die oben genannten Messungen durchgeführt.

Die Korrelationen wurden mittels SPSS erhalten, die Regressionsgleichungen mittels MS Excel.

Der Blattflächenindex BFI (leaf area index LAI) wurde für *Potamogeton perfoliatus* und *Isoëtes lacustris* aus der gesamten Blattfläche und der den Bestand bedeckenden Fläche durch Quotientenbildung gewonnen.

3. Ergebnisse

3.1. Wachstumsvorgänge auf Individuums-Ebene: Korrelationen und Regressionen

3.1.1. *Potamogeton perfoliatus* und weitere Laichkrautarten

Das Ergebnis der Korrelationsanalyse ist in Tab.1 dargestellt; neben den fünf gemessenen Parametern sind auch das Produkt und der Quotient aus Blattlänge und Blattbreite aufgeführt sowie die errechnete Blattfläche und die Summe der Blattflächen pro Spross. Das Pro-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab. 1: Ergebnisse der Korrelationsanalyse bei *Potamogeton perfoliatus*.

	Sprossbreite	Blattanzahl pro Spross	Blattlänge	Blattbreite	Blattlänge * Blattbreite	Blattfläche	Gesamte Blattfläche pro Spross	Blattlänge / Blattbreite
Sprosslänge	,8206**	,9340**	,7146**	,5800*	,6579**	,7513**	,9165**	,0494
Sprossbreite		,8314**	,7343**	,7190**	,7108**	,7945**	,8800**	-,2630
Blattanzahl pro Spross			,6129*	,5205*	,5466*	,6653**	,8793**	-,0145
Blattlänge				,8467**	,9116**	,9232**	,8014**	-,2490
Blattbreite					,9684**	,8951**	,7559**	-,5444*
Blattlänge * Blattbreite						,9349**	,8113**	-,3765
Blattfläche							,9007**	-,3058
Gesamte Blattfläche pro Spross								-0,14

*: P < 0,01, **: P < 0,001

Tab. 2: Korrelationen zwischen Pflanzenparametern für *Potamogeton perfoliatus*

Korrelationen	Beziehung zwischen			Korrelationskoeffizient
1	Blattanzahl	und	Blattfläche/Spross	0,88**
2	Blattfläche/Spross	und	Blattbreite	0,76**
3	Blattfläche/Spross	und	Blattlänge	0,80**
4	Blattanzahl	und	Sprossbreite	0,83**
5	Blattanzahl	und	Sprosslänge	0,93**
6	Sprossbreite	und	Sprosslänge	0,82**
a	Sprossbreite	und	Blattfläche/Spross	0,88**
b	Spross Länge	und	Blattfläche/Spross	0,92**
c	Blattlänge	und	Blattbreite	0,85**
d	Sprossbreite	und	Blattbreite	0,72**
e	Sprosslänge	und	Blattlänge	0,71**

a - e bedeuten artspezifische Beziehungen

**: P < 0,001

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

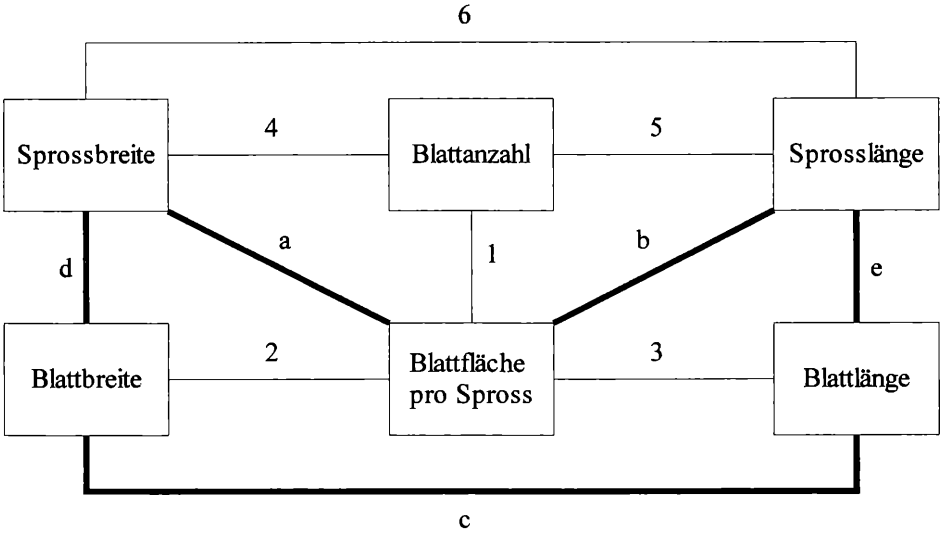

Abb. 1a: Beziehungen zwischen Pflanzenparametern für *Potamogeton perfoliatus*

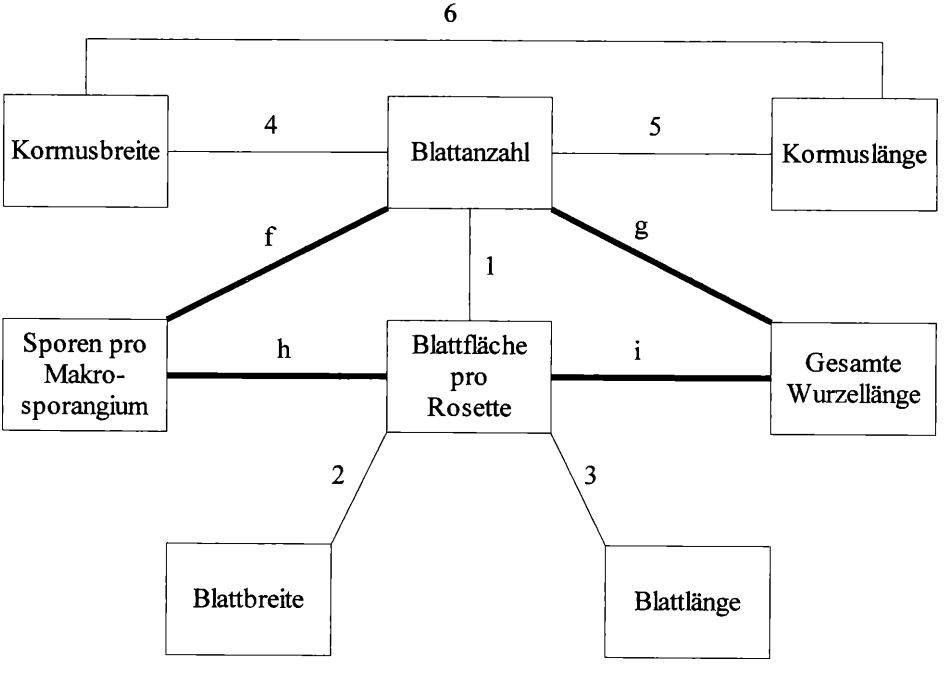

Abb. 1b: Beziehungen zwischen Pflanzenparametern für *Isoëtes lacustris*.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

dukt aus Blattlänge und Blattbreite ist sowohl mit der Sprosslänge als auch mit der Sprossbreite verknüpft, während der Quotient mit keinem Parameter korreliert ist; sein Mittelwert beträgt: 2,5 ± 0,4.

Für die spätere vergleichende Betrachtung mit den an *Isoëtes lacustris* gewonnenen Beziehungen wurden nach Tab. 1 elf Korrelationen zwischen morphologischen Parametern für *Potamogeton perfoliatus* ausgewählt und in Tab. 2 aufgeführt, mit Benennung (Ziffer bzw. Buchstabe) und Korrelationskoeffizienten. In Abb. 1a sind die Beziehungen (durch Linien) im Zusammenhang dargestellt: Beide Blattparameter Länge und Breite sind unter einander verbunden (c), desgl. beide Spross-Parameter (6). Die Blattmerkmale sind auch mit den Spross-Merkmalen verknüpft (d,e), beide Spross-Parameter mit der Blattanzahl (4,5) und mit der Blattfläche pro Spross (a,b). Letztere ist erwartungsgemäss auch korreliert mit der Blattanzahl (1) und beiden Blattparametern (2,3).

Im Hinblick auf die geplante Bestimmung des Blattflächenindex wurde für die Beziehung zwischen der gesamten Blattfläche pro Spross und seiner Länge (Beziehung b) die entsprechende Regressionsgleichung (Rp) für *P. perfoliatus* bestimmt:

F (gesamt, cm^2) = 2,55 * Sprosslänge (cm) + 38,54.

Von besonderem Interesse ist die Verknüpfung der Fläche eines (einzelnen) Blattes mit dem Produkt aus Blattlänge und Blattbreite: Die in Abb. 2 dargestellte Regression trifft für alle 7 bearbeiteten Laichkrautarten zu und sie erlaubt die Berechnung der Blattfläche, wenn Blattlänge und Blattbreite bekannt sind.

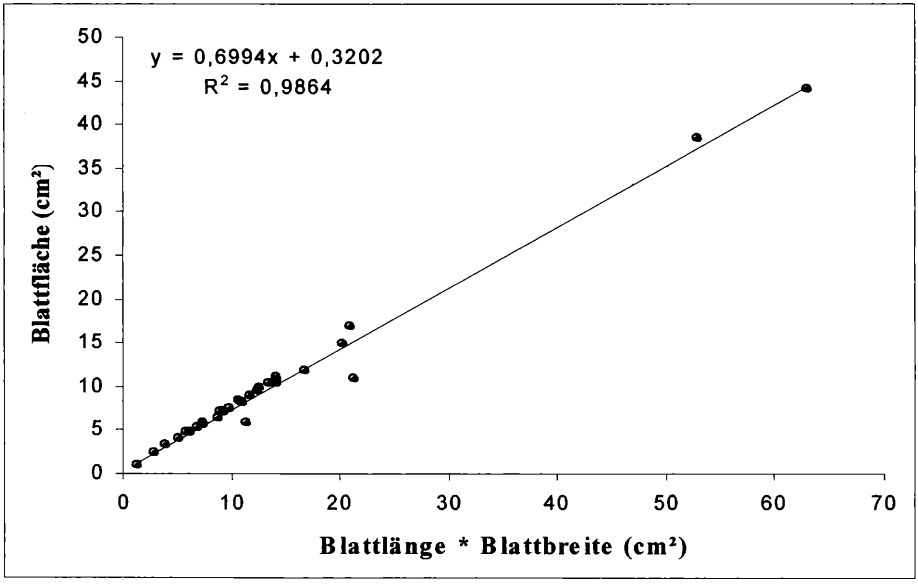

Abb. 2: Beziehung zwischen der Blattfläche und dem Produkt aus Blattlänge und Blattbreite für 7 Laichkrautarten

3.1.2. *Isoëtes lacustris* und weitere Taxa

Von den an *I. lacustris* erarbeiteten Korrelationen zwischen Parametern, die Wachstum und Reproduktion beschreiben, wurden zehn Beziehungen ausgewählt; sie sind in Tab. 3 angegeben, wiederum mit Bezeichnungen und Korrelationskoeffizienten. Die Verknüpfungen sind in Abb. 1b zusammenhängend dargestellt. Für die Beziehungen 1 bis 6 (dünne Linien) gilt das oben für *Potamogeton perfoliatus* gesagte, wenn Spross-Breite und Spross-Länge

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab. 3: Korrelationen zwischen Pflanzenparametern für *Isoëtes lacustris*

Korrelationen	Beziehung zwischen			Korrelationskoeffizient
1	Blattanzahl	und	Blattfläche/Rosette	0,86**
2	Blattfläche/Rosette	und	Blattbreite	0,89**
3	Blattfläche/Rosette	und	Blattlänge	0,91**
4	Blattanzahl	und	Kormusbreite	0,85**
5	Blattanzahl	und	Kormuslänge	0,79**
6	Kormusbreite	und	Kormuslänge	0,97**
f	Blattanzahl	und	Sporen/Makrosporangium	0,80**
g	Blattanzahl	und	Wurzellänge	0,93**
h	Blattfläche/Rosette	und	Sporen/Makrosporangium	0,83**
i	Blattfläche/Rosette	und	Wurzellänge	0,86**

f - i bedeuten artspezifische Beziehungen

**: $P < 0,001$

durch die entsprechenden Kormus-Parameter ersetzt werden, ebenso Blattanzahl/Spross durch Blattanzahl/Rosette. Auffällig ist der Zusammenhang zwischen Blattanzahl, Blattfläche einerseits und der Sporenzahl pro Makrosporangium (f, h) bzw. der gesamten Wurzellänge (g, i) andrerseits.

Um später den Blattflächenindex bestimmen zu können, wurde für die Beziehung zwischen Blattanzahl und Blattfläche pro Rosette (1) die entsprechende Regressionsgleichung (Ri) ermittelt:

F (Rosette, cm^2) = 5,33 Blattanzahl – 39,28.

Werden die Blätter der Rosette tauchend gezählt, kann damit die Rosettenfläche errechnet werden, ohne dass die Pflanze beschädigt oder gar entfernt wird.

Durch Nutzung von Korrelationen wurde ein Grundbauplan für *Isoëtes lacustris* quantitativ beschrieben. Neben den besonders aussagekräftigen Verknüpfungen 4, g und h werden zwei zusätzliche Beziehungen B1 und B2 verwendet, die nicht in Abb. 1b enthalten sind:

B 1: Anzahl Makrosporophylle / Anzahl Mikrosporophylle, r = 0,96,

B 2: Rosettenfläche / Anzahl Makrosporen pro Rosette, r = 0,74.

Messungen an den Pflanzen aus Nordamerika und Italien ergaben, dass dieser Grundbauplan für alle 10 untersuchten *Isoëtes*-Taxa gilt (VÖGE 1999).

3.1.3. Zur Auswirkung von Standortbedingungen

Die Standortabhängigkeit bei Wachstum und Reproduktion ist in Abb. 3a für *Potamogeton perfoliatus* und in Abb. 3b für *Isoëtes lacustris* dargestellt. Um Wiederholungen zu vermeiden, wurden ausschliesslich diejenigen Koeffizienten angegeben, die sich auf Korrelationen zwischen Pflanzenparametern und Standortfaktoren beziehen. Die Wassertemperatur bestimmt die Fläche der Laichkrautblätter. Die Sichttiefe beeinflusst die Blattanzahl pro Rosette, die Wasserfarbe wirkt zusätzlich auf die Sporenzahl pro Makrosporangium (dies sind die einzigen negativen Korrelationen) und die Länge der Vegetationsperiode steuert ausserdem die Anzahl der Makrosporophylle pro Pflanze. In klarem Wasser und im gemässigten Klima sind Wachstum und Reproduktion optimal, in braunem, trüben Wasser oder bei kurzer Vegetationsperiode sind sie verringert.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

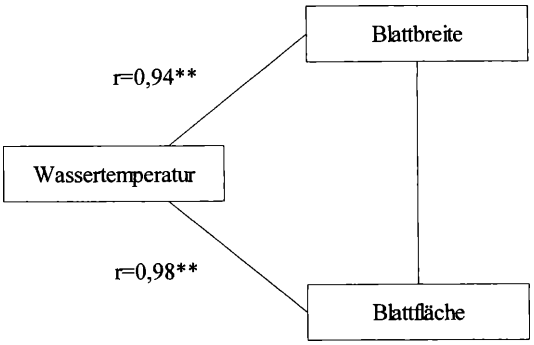

Abb. 3a: Abhängigkeit der Blattentwicklung bei *Potamogeton perfoliatus* von der Wassertemperatur im Hohendeicher See in Hamburg. **:P<0,001

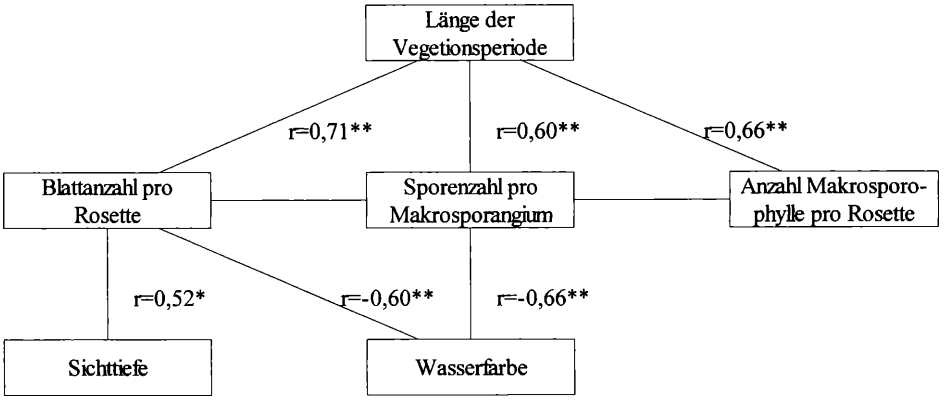

Abb. 3b: Abhängigkeit der Rosetten-Entwicklung bei *Isoëtes lacustris* von Klima und Lichtverfügbarkeit in 24 Seen Nord- und Mitteleuropas. *:P<0,01, **:P<0,001

3.2. Wachstumsvorgänge auf Populationsebene

Durch klonales Wachstum bauen sich im Lauf der Vegetationsperiode dichte Laichkraut-Bestände auf, indem die Guerilla-Pflanze die Sprosse im Raum verteilt. *Potamogeton perfoliatus* entwickelt sich frühzeitig im Jahr, da Reservestoffe in den Rhizomen gespeichert sind und zum Wachstum genutzt werden. Die das Durchwachsene Laichkraut häufig begleitenden Arten *P. pectinatus*, *P. pusillus* und *P. crispus* überwintern mittels kleiner Turionen und bringen ihre Sprosse langsamer hoch; daher stellen diese Laichkräuter keine nennenswerte Konkurrenz für *Potamogeton perfoliatus* dar. Im Herbst brechen die Bestände zusammen.

In Gewässern mit guten Wachstumsbedingungen ist die Brachsenkraut-Population von den adulten, sporogenen Individuen geprägt. Eine solche Population kann Individuen von ca. acht Jahrgängen enthalten; SZMEJA (1994b) vermutet diese Zeitspanne bis zum Absterben der Pflanzen. Die Blattanzahl innerhalb einer adulten Rosette scheint sich im Lauf der Jahre wenig zu verändern. Der Grund ist im Blattwechsel zu vermuten: Die Anzahl der alten Blätter an der Peripherie der Rosette, die bei ihrem Zerfall die reifen Mikro- und Makrosporen entlassen, entspricht etwa der Anzahl der im Innern der Rosette neu gebildeten Blätter (GACIA & BALLESTEROS 1994).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Häufig werden Pflanzenbestände durch ihre Biomasse pro Flächeneinheit beschrieben. Das dazu erforderliche Abernten der Fläche verbietet sich jedoch bei gefährdeten Pflanzenarten. Nun sind Gesamtbiomasse und Blattflächenindex (das Verhältnis von Gesamtblattfläche zu horizontaler Bodenfläche unterhalb der Blätter) eng mit einander verknüpft. Daher bietet sich ersatzweise die zerstörungsfreie Bestimmung des Blattflächenindex an. Er lässt sich in Laichkraut-Beständen ermitteln, indem auf einer vorgegebenen Bodenfläche die Länge aller Sprosse gemessen und in Gleichung Rp eingesetzt wird (Methode 1). Um die gewonnenen Ergebnisse zu überprüfen und damit die Methode 1 zu testen, wurden anschliessend diese Sprosse eingesammelt. An jedem Spross wurden mittlere Blattanzahl, Blattlänge und Blattbreite bestimmt; mittels der in Abb. 2 angegebenen Gleichung wurde die mittlere Blattfläche errechnet, unter Berücksichtigung der Blattanzahl wurde die gesamte Blattfläche gewonnen (Methode 2). In 4 Beständen unterschiedlicher Dichte ergab Methode 1 folgende Werte: 2,3; 4,2; 1,3; 2,7; mit Methode 2 wurden folgende Werte bestimmt: 2; 4,6; 1; 2,7. Die hinreichende Übereinstimmung der Daten legt die vorzugsweise Anwendung der zerstörungsfreien Methode 1 nahe.

In Brachsenkraut-Beständen wurden auf einer vorgegebenen Bodenfläche die Individuen und ihre Blätter gezählt; die gesamte Blattfläche wurde dann nach Gleichung Ri berechnet. Für dichte Brachsenkraut-Populationen wurden 2000 im klaren Wasser des dänischen Kalgaard Sees Werte um 2,1 erhalten. Dagegen lagen 1999 die Werte für lockere Bestände aus kümmerlichen Pflanzen im braunen, trüben Wasser des niedersächsischen Wollingster Sees nur um 0,7.

4. Diskussion

4.1. Positive Korrelationen

Die Frage nach der Korrelation von Merkmalen ist von grundsätzlicher Bedeutung. LAW (1979) betont, dass kein optimaler „Darwinscher Dämon" existiert, der in allen Aspekten des Wachstums und der Reproduktion perfekt ist; daher sollten in der Evolution von Merkmalen der Lebensgeschichte weit verbreitet Kompromisse auftreten. Die Häufigkeit positiver Korrelationen in der Literatur wird dadurch begründet, dass sich extrem günstige Umweltbedingungen auf alle Fitnesskomponenten positiv auswirken (LAW 1979). Alle Korrelationen, die zwischen den Parametern der untersuchten Pflanzenarten gewonnen wurden, erwiesen sich als positiv. Insbesondere die Regression zwischen Blattanzahl pro Brachsenkraut-Rosette und Sporenzahl pro Makrosporangium wurde an durchschnittlich je 30 Pflanzen in gut 50 europäischen Seen gewonnen, die sich in Klima und Gewässerbeschaffenheit stark unterscheiden. Eine positive Korrelation wurde auch von SZMEJA (1994a) an *Isoëtes lacustris* im polnischen Sees Krasne erhalten. CORNELIUS & HAUG (1991) gewannen an *Conyza canadensis* und *Tanacetum vulgare* übereinstimmende Ergebnise: Je höher die vegetative Biomasse, um so grösser ist auch die generative Biomasse. Für verschiedene Samenpflanzen fanden WATKINSON & WHITE (1985) eine Korrelation zwischen Stengeldurchmesser und Samenzahl. Da Wasservögel die Sprossenden von *P. perfoliatus* im Hohendeicher See regelmässig abfressen, kommt das Laichkraut hier nicht zur Blüte; daher konnte keine Beziehung zwischen Merkmalen des Wachstums und der Reproduktion erstellt werden. An *P. praelongus*, das von der Verf. in Grönland gesammelt wurde, ergab sich jedoch eine positive Korrelation zwischen der Länge des Ährenstiels und der Anzahl der Früchte.

4.2. Korrelationen, Strategie und Lebensgeschichte

Die ausgewählten Korrelationen für *Potamogeton perfoliatus* (in Abb. 1a) und für *Isoëtes lacustris* (in Abb. 1b) sollen nun verglichen werden. Der Kormus des Brachsenkrautes wird als ein gestauchter Spross betrachtet. Damit entsprechen Kormusbreite und -länge (bei *Isoëtes*) der Sprossbreite und -länge (bei *Potamogeton*). Die Beziehungen 1–6 (dünne Linien) bestehen für beide Arten. So gelten: Die Blattfläche pro Spross/Rosette ist um so grösser, je höher die Blattanzahl und je länger und breiter der Spross/Kormus ist (1, 2, 3). Die Blattan-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

zahl nimmt mit der Länge und Breite von Spross/Kormus zu (4, 5). Je breiter der Spross/Kormus ist, um so länger ist er (6).

Im folgenden werden die art- (teilweise auch gattungsspezifischen?) Korrelationen im Hinblick auf die jeweiligen Wachstumsstrategien betrachtet. Die Blattfläche pro Laichkraut-Spross nimmt mit der Sprossbreite (a) und der Sprosslänge (b) zu, desgleichen die Blattbreite mit der Sprossbreite (d) sowie die Blattlänge mit der Sprosslänge (e), gemäss dem modularen Aufbau der Pflanze. Eine weitere Verknüpfung besteht zwischen Blattlänge und -breite (c). Es sind damit alle Parameter, die sich auf den beblätterten Spross des Laichkrautes beziehen, mit einander verbunden, entsprechend der Strategie, die Nährstoffe über die Blätter aufzunehmen. Für die gesamte Wurzellänge wurden dagegen keine Verknüpfungen festgestellt. Die Reproduktion tritt in der Übersicht Abb. 1a nicht in Erscheinung. Sie erfolgt bei *P. perfoliatus* im Hohendeicher See überwiegend vegetativ Die Anzahl der im Herbst entstehenden Überwinterungs-Knospen hängt von der sommerlichen Ausbildung des Sprosskomplexes und der Anzahl seiner Vertikalsprosse ab. In der vegetativen Reproduktion sieht URBANSKA (1992) die beste Strategie der Risikobewältigung, die zudem auch billiger zu stehen kommt. Nur selten und erst im Juni werden sehr zarte Jungpflanzen von *Potamogeton perfoliatus* gefunden, die aus Samen hervorgegangen sind. Bis zu diesem Zeitpunkt haben die aus Rhizomknospen entstandenen Sprosse eine beachtliche Höhe erreicht und mehrere weitere Vertikalsprosse gebildet. Die Funktion der Wurzeln besteht lediglich darin, das Rhizom auf oder im Sediment zu fixieren, sodass ihre gesamte Länge von der Substratbeschaffenheit abhängen dürfte.

Für *Isoëtes lacustris* wurde keine Beziehung gewonnen zwischen Kormus- und Blattbreite einerseits und zwischen Kormus- und Blattlänge andrerseits. Dagegen sind Blattanzahl und Blattfläche mit der Sporenzahl pro Makrosporangium (f, h) und der gesamten Wurzellänge (g, i) verknüpft. Diese Korrelationen weisen auf die verfolgte Wachstumsstrategie hin: Die photosynthetisch aktive Rosettenoberfläche und die die Nährstoffe aufnehmenden Wurzeln bestimmen die Anzahl der Makrosporen pro Sporangium sowie nach Gleichung B 2 die gesamte Sporenzahl pro Individuum. In Blattlänge und -breite zeigt sich die erhebliche phänotypische Plastizität des Brachsenkrautes. Es scheint, dass jeder See seine typische, durch eine bestimmte mittlere Blattlänge und Blattbreite charakterisierte Population besitzt. So haben sich diese Merkmale sowie eine typische Blattkrümmung an den Pflanzen im niedersächsischen Wollingster See über mehr als 70 Jahre erhalten: sie sehen heute genau so aus wie in alten Herbarbelegen.

ESAU (1953) sieht in der Verlängerung der Sprossachse und der Wurzeln bei der Mehrzahl der Pflanzen einen strukturell und funktionell repititiven Vorgang. Der modulartige Aufbau ist für den Laichkrautspross in den gewonnenen Korrelationen erkennbar; das gilt jedoch nicht für die Wurzeln; hierin scheinen sich terrestrische und submerse elodëide Arten zu unterscheiden. Das Längenwachstum der Achse wird eingestellt, wenn sich das Scheitelmeristem zu einem endständigen Blütenstand differenziert. Ährenbildung wurde bei *Potamogeton praelongus* beobachtet; an den von der Verf. in Grönland gesammelten Individuen zeigte sich zwar keine Beziehung zwischen Spross- und Ähren-Parametern, jedoch war die Anzahl der Samen korreliert mit der Ährenlänge sowie mit der Breite und Länge des Ährenstiels. Das Brachsenkraut produziert Blätter unter Zunahme von Kormuslänge und Kormusbreite, wobei alle Blätter potentiell Sporophylle sind, bis das Individuum adult ist und Sporen produziert. Dabei ist die Anzahl der Mikrosporophylle grösser als die der Makrosporophylle, entsprechend der Beziehung B 1, es sind auch wesentlich mehr Mikrosporen in einem Mikrosporangium als Makrosporen im Makrosporangium.

4.3. Korrelationen und Standortfaktoren

Eine positive Korrelation zwischen Sprosshöhe und Lichtintensität fanden EGLI & SCHMID (1991) für *Solidago altissima*. Lichtmangel beeinträchtigt das Wachstum bei *Potamogeton* wenig, da die Pflanze ihre Blätter rasch in die Nähe der Oberfläche des Gewässers bringt. An den kontinuierlich entstehenden Vertikalsprossen folgt die Ausbildung der Blatt-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

fläche der sich im Laufe der Vegetationsperiode ändernden Wassertemperatur: Die Frühjahrs- und Herbstblätter besitzen eine kleinere Fläche als die Sommerblätter. Es wird vermutet, dass der Quotient aus Blattlänge und -breite, der mit keinem Pflanzenparameter korreliert ist, unterschiedliche Standortbedingungen widerspiegelt. So wurden an den von der Verf. im niederarktischen Grönland gesammelten Blättern von *Potamogeton gramineus*, *P. alpinus* und *P. praelongus* deutlich höhere Werte für den Quotienten ermittelt als an den gleichen Arten in Mitteleuropa. Dagegen ist in jedem Fall das Produkt aus Blattlänge und -breite mit der Blattfläche korreliert.

Erwartungsgemäss wird für eine lichtbedürftige und konkurrenzschwache Art die Blattanzahl pro Brachsenkraut-Rosette (neben der Länge der Vegetationsperiode) von der Lichtverfügbarkeit, beschrieben durch Sichttiefe und Wasserfarbe, bestimmt (VÖGE 1999). Nur in klaren Seen (in gemässigtem Klima) weisen alle das Wachstum und die Reproduktion betreffenden Parameter hohe Werte auf. Unter ungünstigen Wuchsbedingungen wurden keinerlei Kompromisse festgestellt: Die Rosetten besitzen weniger Blätter, und gleichzeitig enthalten die Makrosporangien weniger Sporen. Unterhalb der Mindestblattanzahl (weniger als 10) werden kaum noch Makrosporen ausgebildet, sodass der Bestand zusammenbrechen kann. Es wird eine positive Rückkopplung vermutet: Bei verminderter Lichtverfügbarkeit, beispielsweise in planktonreichen Seen, werden weniger Blätter gebildet; als Folge der Verringerung der photosynthetisch aktiven Rosettenfläche kann wiederum die Photosyntheseleistung und damit die Blattanzahl weiter sinken. Hier kann der Grund für den immer wieder beobachteten raschen Rückgang des Brachsenkrautes liegen (VÖGE, unveröff.). Bei hohem Signifikanz-Niveau sind die Korrelationskoeffizienten für die Beziehungen zwischen Blattanzahl, Sporenzahl pro Makrosporangium, Anzahl Makrosporophylle pro Rosette und den drei berücksichtigten Standortfaktoren (Abb. 3b) niedriger als bei den übrigen Korrelationen. Neben Klima und Lichtverfügbarkeit werden weitere Faktoren vermutet, die auf das komplexe Geschehen Einfluss nehmen können, aber nicht erfasst wurden, wie etwa Sedimentbeschaffenheit und Epiphytenwachstum. Dennoch sind die entsprechenden Regressionsgleichungen, wie Tests ergaben, gut geeignet, um die tauchend in einem bestimmten See gewonnene mittlere Blattanzahl pro Rosette mit den Standortdaten zu erklären, oder die Blattanzahl ausschliesslich aus den Werten für Länge der Vegetationsperiode, Sichttiefe und Wasserfarbe zu schätzen (VÖGE 1999, HUSAK et al. 2000). Beide Aspekte sind für den Schutz von Arten der Roten Liste von Bedeutung.

4.4. Zum Blattflächenindex

In natürlichen Pflanzengemeinschaften stellt sich der für die jeweiligen Standortbedingungen optimale Index-Wert als Ergebnis des Wettbewerbs von selbst ein. Für terrestrische Bestände unter den in Mitteleuropa herrschenden Lichtverhältnissen im Sommer beträgt der optimale Blattflächenindex um 6 (WALTER 1979). Die Werte, die an Beständen des Durchwachsenen Laichkrauts im planktonreichen Hohendeicher See sowie an Populationen des See-Brachsenkrauts ermittelt wurden, sind gering; Wasserpflanzen steht auch in klaren Gewässern weniger Licht zur Verfügung als terrestrischen Arten, so dass verminderte Werte zu erwarten sind. In den besonders niedrigen Werten, die in *Isoëtes*-Beständen bestimmt wurden, kommt vermutlich die geringe Produktivität des Brachsenkrautes zum Ausdruck. Die unterschiedlichen Ergebnisse in beiden Seen sind mit der erheblich differierenden Lichtverfügbarkeit zu erklären. In der Literatur wurden keine Angaben zum Blattflächenindex von submersen Beständen in Binnengewässern gefunden, die als Vergleich dienen könnten. Zur vergleichenden Beschreibung von Populationen der gleichen Art an verschiedenen Standorten in Verbindung mit ökologischen Untersuchungen erscheint der Blattflächenindex ein geeignetes Mittel. Auch phänometrische Untersuchungen lassen sich unter Benutzung der Tauchausrüstung durchführen: Auf einer Dauerbeobachtungsfläche kann die saisonale Entwicklung einer Laichkraut-Population oder die Populationsdynamik am Brachsenkraut über Jahre hinweg verfolgt werden, Auswirkungen von Umweltschutz-Massnahmen können so erfasst werden.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Literatur

CORNELIUS, R., HAUG, D. (1991): Zur Plastizität des reproduktiven Aufwandes bei *Conyza canadensis* und *Tanacetum vulgare*. – In: SCHMID, B., STÖCKLIN, J. (eds.): Populationsbiologie der Pflanzen: 87–95. Basel.
DIERSSEN, K. (1975): *Littorelletea uniflorae*. – In: TÜXEN, R. (ed.): Prodromus der europäischen Pflanzengesellschaften. Lfg. 2. – Vaduz.
– (1996): Vegetation Nordeuropas. – Stuttgart: 838 S.
– (1998): Die Isoetidenstory: Oligotrophe Gewässer, Anpassungen der Isoetiden und Veränderungen der Standorte in der jüngsten Zeit. – Mitt. AG Geobot. Schleswig-Holstein u. Hamburg 57: 53–66.
EGLI, P. & SCHMID, R. (1991): Beziehung zwischen Struktur und Dynamik von Blattpopulationen und Sprosswachstum. – In: SCHMID, B., STÖCKLIN, J. (eds.): Populationsbiologie der Pflanzen: 179–200. Basel.
ESAU, K. (1953): Plant anatomy. – New York.
GACIA, E., BALLESTEROS, E. (1994): Production of *Isoetes lacustris* in a Pyrenean lake: seasonality and ecological factors involved in in the growing period. – Aquat. Bot. 48: 77–89.
HUSAK, S., VÖGE, M., WEILNER, C. (2000): *Isoëtes echinospora* and *I. lacustris* in the Bohemian Forest lakes in comparison with other european sites. – Silva Gabreta 4: 245–252.
LAW, R. (1979): Ecological determinants in the evolution of life histories. – In: ANDERSON, R. M., TURNER, B. D., TAYLOR, L. R. (eds.): Population Dynamics: 315–345. Oxford.
MURPHY, K.J., RÖRSLETT, B., SPRINGUEL, J. (1990): Strategy analysis of submerged lake macrophyte communities: An international example. – Aquat. Bot. 36: 303–323.
POTT, R. (1995): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. – Stuttgart.
STEUBING, L., FANGMEIER, A. (1992): Pflanzenökologisches Praktikum. – Stuttgart.
SZMEJA, J. (1994a): An individual's status in populations of isoetid species. – Aquat. Bot. 48: 203–224.
– (1994b): Effect of disturbances and interspecific competition in isoetid populations. – Aquat. Bot. 48: 225–238.
URBANSKA, K. (1992): Populationsbiologie der Pflanzen. – Stuttgart, Jena. 374 S.
VÖGE, M. (1997a): Plant size and fertility of *Isoëtes lacustris L.* in 20 lakes of Scandinavia: a field study. – Arch. Hydrobiol. 139: 171–185.
– (1997b): Number of leaves per rosette and fertility characters of the quillwort *Isoetes lacustris L.* in 50 lakes of Europe: a field study. – Arch. Hydrbiol. 139: 415–431.
– (1998): Zur phänotypischen Plastizität beim Durchwachsenen Laichkraut *Potamogeton perfoliatus L.* – Flor. Rundbr. 32: 81–85.
– (1999): 240 Millionen Jahre *Isoëtes*: Das See-Brachsenkraut *Isoëtes lacustris L.* in Niedersachsen. – Beitr. Naturkunde Nieders. 52: 81–86.
WALTER, H. (1979): Vegetation und Klimazonen. – Stuttgart.
WATKINSON, A.R. & WHITE, J. (1985): Some life history consequences of modular construction in plants. – Philosophical Transactions Royal Soc. London. B 313: 31–51.

Dr. Margrit Vöge
Pergamentweg 44b
D-22117 Hamburg
diving@t-online.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: NS_21

Autor(en)/Author(s): Vöge Margrit

Artikel/Article: Beschreibung von Wachstum und Entwicklung bei Potamogetón und Isoetes mittels Korrelationen: ein Vergleich 205-215