

---

# Wuchsformen der aquatischen Angiospermen (Teil 1)

Helmut MÜHLBERG

**Zusammenfassung:** MÜHLBERG, H. 2010: Wuchsformen der aquatischen Angiospermen (Teil 1). *Schlechtendalia* **20**: 5–20.

Im 1. Teil dieser Publikation werden die Begriffe aquatische Angiospermen und Wuchsform definiert. Die Hauptwuchsformen der aquatischen Angiospermen, Rosettenstauden und Stängelstauden, sowie die für die Wuchsformen wichtigen Speicherorgane und vegetativen Ausbreitungsorgane werden diskutiert. Die Beziehungen der aquatischen Angiospermen zu ihren unterschiedlichen Standorten werden aufgezeigt.

**Abstract:** MÜHLBERG, H. 2010: Growth forms of aquatic angiosperms (part 1). *Schlechtendalia* **20**: 5–20.

In part 1 of this paper the terms aquatic angiosperms and growth forms are defined. The main growth forms of aquatic angiosperms, rosette herbs and caulescent herbs, also storage organs and vegetatively dispersal organs are discussed. The relations of aquatic angiosperms to their different habitats are pointed out.

**Key words:** Aquatic plants, water plants, growth forms, morphology, ecology.

## Einführung

Ab Mitte des 19. Jahrhunderts nehmen die Publikationen über Beobachtungen zur Morphologie und Lebensgeschichte der Pflanzen, so auch der Pflanzen der Gewässer, deutlich zu. Eine erste zusammenfassende Darstellung über Wassergewächse legt SCHENCK (1885) vor, der die umfassenden Studien von GLÜCK (1905, 1906, 1911, 1924) und ARBER (1920) folgen. Es handelt sich überwiegend um Untersuchungen an Pflanzen temperater Gebiete, vor allem Europas und Nordamerikas. Erst bei SCULTORPE (1967) werden in größerem Umfang tropische und subtropische Sippen in die Betrachtungen einbezogen.

In diesen Publikationen finden sich auch erste Versuche, die Sumpf- und Wasserpflanzen morphologisch-ökologisch zu gruppieren. In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts haben sich dann vor allem Ökologen und Vegetationskundler bemüht, die Pflanzen der Sumpf- und Wassevegetation zum besseren Verständnis ihrer Biologie sowie der Struktur von Phytozönosen morphologisch-ökologisch zu charakterisieren und zu Gruppen zusammenzufassen, wie z.B. HEJNÝ (1960), SEGAL (1970), SCHUYLER (1984) oder SCHMIDT (1985). Diese meist aus regionalen Studien hervorgegangenen Gruppierungen haben aber, wie COOK (1990) bestätigt, keine allgemeine Akzeptanz gefunden.

Bei diesen Gruppierungen spielt vorrangig die Verwurzelung der Pflanzen im Boden, die Ausbildung gestreckter oder gestauchter Sprossachsen und die Gestaltung der

Laubblätter eine Rolle. Speicher- und Ausbreitungsorgane, die für eine morphologisch-ökologische Charakterisierung ebenfalls Bedeutung haben, werden lediglich bei SCULTORPE (1967) berücksichtigt. Auch die Anwendung morphologischer Termini ist bei den vorliegenden Gruppierungsversuchen z.T. verbesserungsbedürftig. So meint SEGAL (1970) mit „teilweise über den Wasserspiegel hinausragenden vegetativen Teilen“ die oberen Abschnitte der Blätter von *Stratiotes aloides* und mit „geschwollenen Stengeln“ die Blattstiele von *Trapa natans*. Aber auch in Publikationen taxonomischen Inhalts und in Floren lässt die morphologische Charakterisierung des Vegetationskörpers der Wasserpflanzen vielfach zu wünschen übrig. Wenn man z.B. bei CASPER & KRAUSCH (1980) liest, daß die Blätter bei *Vallisneria spiralis* „in bewurzelten Büscheln in kurzen Abständen längs der dünnen Ausläufer angeordnet“ sind, so trägt dies kaum zum Verständnis der Morphologie dieser Art bei.

Obige Mängel haben uns veranlasst, eine Studie über die Wuchsformen ausgewählter Wasserpflanzen vorzulegen. Wir glauben, damit einen Beitrag zur Erweiterung der Kenntnisse über die Morphologie und Biologie dieser Gewächse zu leisten, der als Grundlage für eine Verbesserung der Phytographie und auch für ökologische Gruppierungen hilfreich sein kann.

### **Aquatische Angiospermen**

Die Pteridophyta und Spermatophyta sind morphologisch durch den Kormus als Vegetationskörper charakterisiert und werden deshalb auch als Kormophyten zusammengefasst. Der Begriff ist identisch mit der Bezeichnung Gefäßpflanzen oder Tracheophyten, der auf den für den anatomischen Bau typischen Gefäßen, also Trecheiden und Tracheen basiert.

Man geht davon aus, dass sie sich mit dem Übergang photoautotropher Organismen vom Wasser- zum Landleben herausgebildet haben. Dabei passten sie sich im Laufe der Evolution als Hygrophyten, Mesophyten und Xerophyten an die unterschiedliche Verfügbarkeit des Wassers im Boden an. Im Rahmen fortschreitender Spezialisierung sind in einigen Sippen unterschiedlicher Rangstufe auch morphologische und anatomische Strukturen entstanden, die erneut ein Leben im Wasser ermöglichten (Wasserpflanzen oder Hydrophyten). Solche hydromorphen Strukturen wurden für Familien oder Gattungen charakteristisch oder sind in manchen Verwandtschaftskreisen nur bei einzelnen Arten entstanden. Die betroffenen Sippen befinden sich bezüglich ihrer Anpassung an das Wasserleben auf unterschiedlicher Entwicklungsstufe.

Die Wasserpflanzen der Angiospermen, die aquatischen Angiospermen, bilden zusammen mit den aquatischen Pteridophyten die aquatischen Kormophyten oder Tracheophyten. Unter den Gymnospermen gibt es keine Wasserpflanzen. Wir beschränken uns in unserer Studie auf die aquatischen Angiospermen. Der vor allem von Ökologen und Vegetationskundlern verwendete Begriff „Makrophyten“ umfasst außer den aquatischen Kormophyten auch die entsprechenden Bryophyten sowie die Characeae.

**Aquatische Angiospermen leben ständig oder zeitweise im Wasser oder an der Wasseroberfläche und sind dabei zu positiver Netto-Photosynthese fähig.** Sie können also im Wasser oder an der Wasseroberfläche wachsen und sich vermehren.

Die aquatischen Angiospermen gehören den Hydrophyten im engeren Sinne an, wie sie z.B. von RAUNKIÄR (1904, 1907) gefasst wurden und die der „untergetauchten und Schwimmblattflora“ im Sinne von GLÜCK (1924) entsprechen. Es sind Pflanzen, die durch ihre weit fortgeschrittene Anpassung an das Wasserleben nur noch im Wasser gedeihen können, und Pflanzen, die im Wasser oder an der Wasseroberfläche optimal leben, aber auch Landformen unterschiedlicher Vitalität bilden oder zumindest auf dem Land überdauern können.

Manche aquatischen Angiospermen sind auch den Helophyten im Sinne RAUNKIÄRS (1907), die weitgehend der „Uferflora“ von GLÜCK (1911) entsprechen, zuzuordnen, soweit sie photosynthetisch aktive Wasser- oder Schwimmblätter ausbilden können. Es sind Pflanzen, die ihr Optimum in flachem Wasser haben. Sie können aber einerseits auch auf wassergesättigtem Boden und Boden mit unterschiedlich hohem Grundwasserstand und andererseits in tieferem Wasser leben.

Manche Autoren verwenden den Begriff Hydrophyten in einem weiten Sinne und beziehen die Helophyten mit ein. So verstehen WEAVER & CLEMENTS (1938) darunter Pflanzen, die im Wasser, auf wasserbedecktem oder auf wassergesättigtem Boden wachsen. In dieser weiten Fassung wird der Begriff auch schon von ARBER (1920) und später z.B. von SCULTORPE (1967), SEGAL (1970) und SCHUYLER (1984) verwendet.

Zu den aquatischen Angiospermen gehören auch manche Hygro- und Mesophyten. Sie haben ihr Optimum auf wassergesättigtem Boden oder auf gut durchfeuchtetem Boden mit unterschiedlich hohem Grundwasserstand. Einige von ihnen können bei Überflutung photosynthetisch aktive Wasserblätter ausbilden.

Einige blattsukkulente Xerophyten aus der Gattung *Crassula*, die z.B. auf Sandbänken temporärer Fließgewässer leben, können auch bei Wasserbedeckung wachsen und sich vermehren und gehören daher ebenfalls zu den aquatischen Angiospermen.

Unberücksichtigt bleiben in unserer Studie die küstennahen marinen Sippen der Angiospermen, das sind die Familien Cymodoceaceae, Posidaniaceae und Zosteraceae sowie die Gattungen *Enhalus*, *Halophila* und *Thalassia* der Familie Hydrocharitaceae. Ausgeklammert haben wir auch die hoch spezialisierte und morphologisch unzureichend bekannte Familie Podostemaceae.

Eine Übersicht über die Familien der Angiospermen mit aquatischen Sippen zeigt Tab. 1.

### **Wuchsformen der aquatischen Angiospermen**

Der Begriff Wuchsform wird im Sinne der ehemaligen haleschen Morphologenschule angewendet, die von einer ökologischen und biologischen Betrachtungsweise ausgeht. MEUSEL (1952) sagt dazu, „eine gute Möglichkeit, die Beziehungen der Pflanzen zu ihrem Lebensraum und bis zu einem gewissen Grade ihre Lebensweise zu ergründen, bietet das Studium der Wuchsform“.

**Wir verstehen unter Wuchsform die durch die morphologische Struktur der Vegetationsorgane geprägte typische Gestalt der Pflanzen einer Art, oder eines Taxon unterhalb der Art.**

**Tab. 1:** Die Familien mit Wasserpflanzen in den Unterabteilungen der Angiospermen (Magnoliophytina). Familien die viele oder ausschließlich aquatische Pflanzen enthalten sind **fett** dargestellt.

<b>Commeliidae</b>	<b>Asteridae</b>
Cyperaceae Eriocaulaceae Juncaceae <b>Mayacaceae</b> Poaceae <b>Pontederiaceae</b> Sparganiaceae Typhaceae	Acanthaceae Apiaceae Asteraceae <b>Elatinaceae</b> Lamiaceae Lentibulariaceae Lobeliaceae <b>Menyanthaceae</b> Plantaginaceae Primulaceae Scrophulariaceae
<b>Liliidae</b>	<b>Rosidae</b>
	Brassicaceae Convolvulaceae Euphorbiaceae Fabiaceae <b>Limnanthaceae</b> Lythraceae Onagraceae Oxalidaceae
<b>Alismatidae</b>	<b>Ranunculidae</b>
<b>Alismataceae</b> <b>Aponogetonaceae</b> <b>Araceae</b> <b>Butomaceae</b> <b>Hydrocharitaceae</b> Juncaginaceae <b>Limnocharitaceae</b> <b>Potamogetonaceae</b>	Amaranthaceae Crassulaceae Haloragaceae <b>Nelumbonaceae</b> Polygonaceae Ranunculaceae
<b>Magnoliidae</b>	
<b>Cabombaceae</b> <b>Ceratophyllaceae</b> <b>Hydatellaceae</b> <b>Nymphaeaceae</b>	

Die jeweiligen Pflanzen sind Individuen oder Dividuen. Letztere sind durch Fragmentation klonal wachsende Pflanzen. Sie haben zu jedem Zeitpunkt eine bestimmte Gestalt, die durch die morphologische Struktur ihrer Organe, deren Lage zueinander und im Lebensraum gegeben ist. Die Gestalt ändert sich kontinuierlich oder rhythmisch durch Wachstum und Entwicklung.

Die Abgrenzung von Wuchsformen fußt auf der morphologischen Analyse der Vegetationsorgane unter Berücksichtigung der Ontogenese und der Einflüsse von Umweltfaktoren.

Manche Autoren erachten es für angebracht, bei den Sumpf- und Wasserpflanzen zwischen Wuchsform und Lebensform zu unterscheiden, so z.B. CASPER & KRAUSCH (1980, 1981), SCHUYLER (1984) oder WIEGLEB (1991). Wir sehen keine wesentlichen Unterschiede zwischen den Begriffen Wuchsform und Lebensform in ihrer üblichen Anwendung und zu den älteren Bezeichnungen Hauptform, Pflanzenform, Grundgestalt oder Vegetationsform. Die Lebensformen im Sinne von RAUNKIAER (1904, 1907) sind Wuchsformengruppen.

Perennierende pollakanthe krautige Pflanzen bezeichnen wir wie allgemein üblich als Stauden. Wuchsformenbezeichnungen sind dann z.B. Rhizomstauden, Knollenstauden, Ausläuferstauden, Kriechtriebstauden, Wurzelsprossstauden, Pleiokormstauden oder Horststauden, so z.B. bei EBEL & MÜHLBERG (1987) oder bei KÄSTNER & KARRER (1995). Die Namensgebung basiert also auf charakteristischen morphologischen Strukturen der Vegetationsorgane, die sich oft im Boden befinden. Sie erfolgt nach Speicherorganen (Rhizom, Knolle), Ausbreitungs- und Vermehrungsorganen (Ausläufer, Kriechtrieb, Wurzelspross) oder anderen Strukturen des Sprosssystems (Pleiokorm, Horst). Meist liegt das Kryptokorm im Sinne von TROLL (1954) zu Grunde.

In vorliegender Studie werden wir ein anderes Prinzip zur Bezeichnung von Wuchsformen anwenden. Wir gehen bei den aquatischen Angiospermen vorrangig von der Struktur der photosynthetisch aktiven, also Laubblätter tragenden Sprossabschnitte aus, die sich im Luft- oder Wasserraum befinden, und ordnen Speicherorgane, Ausbreitungsorgane und andere charakteristische Strukturen des Vegetationskörpers unter.

Die oberirdischen oder sich im Wasserraum befindenden photosynthetisch aktiven Sprossabschnitte prägen wesentlich das Erscheinungsbild der Pflanzen. Ihre morphologische Struktur wird durch die Internodienlänge bestimmt. Nach TROLL (1954) läßt sich bei den Laubblätter tragenden Sprossabschnitten grundsätzlich eine von gestauchten Internodien gebildete basale Rosettenzone und eine anschließende von gestreckten Internodien gebildete Stängelzone unterscheiden. Die Ausbildung dieser beiden Zonen und ihr Verhältnis zueinander sind aber variabel.

Wächst ein Laubblätter tragender Spross in seiner vegetativen Phase über längere Zeit nur mit gestauchten Internodien, so entsteht eine ausgeprägte Stauchungszone mit gedrängt sitzenden Blättern, eine Rosette.

Bei den Laubblätter tragenden Sprossabschnitten kann aber auch die Stauchungszone durch nur wenige Internodien lediglich angedeutet sein oder völlig fehlen, so dass die Sprosse auch in ihrer vegetativen Phase vorrangig oder ausschließlich mit gestreckten Internodien wachsen und Stängel bilden. Basal können einige Niederblätter auftreten.

Von den geschilderten Unterschieden ausgehend unterscheiden wir bei den Wuchsformen der aquatischen Angiospermen als Hauptgruppen Rosettenstauden (rosulate Stauden) und Stängelstauden (caulescente Stauden). JÄGER (2004) bezeichnet letztere als erosulate Kräuter. Die Berücksichtigung gestreckter und gestauchter Sprosse bei der Gruppierung der Sumpf- und Wasserpflanzen klingt bei ARBER (1920) und bei SEGAL (1970) zumindest an und wird bei SCHUYLER (1984) durch die Verwendung der Begriffe „rosulat“ und „caulescent“ deutlicher.

## 1. Rosettenstauden (rosulate Stauden)

Rosettenstauden sind durch Ausbildung von Rosetten in ihrem vegetativen Stadium charakterisiert.

JÄGER (2004) unterscheidet prostrate Rosetten, mit meist vielen, oft ungestielten, dem Boden anliegenden Blättern, die mit deutlichem Blattmosaik die Kreisfläche ausfüllen, und aufrechte Rosetten, mit in der Regel nur 3 – 6 gestielten aufrechten oder schräg aufrechten Blättern. Wir übernehmen diese Gliederung, bezeichnen aber die prostraten Rosetten als „niederliegende Rosetten“ als begrifflich besseren Gegensatz zu „aufrechte Rosetten“. Bei den aquatischen Angiospermen können die Blätter niederliegender Rosetten auch der Wasseroberfläche aufliegen und die Zahl der Blätter bei aufrechten Rosetten ist meist deutlich höher als bei JÄGER (2004) genannt.

Erst mit Eintritt in die reproduktive Phase kommt es bei Rosettenstauden zur Bildung gestreckter Internodien und damit zur Stängel- oder Schaftbildung. Während der Stängel mehrgliedrig aufgebaut ist, entfernt angeordnete Laubblätter trägt und sich verzweigen kann, besteht der Schaft in der Regel aus nur einem, meist extrem gestreckten Internodium und ist somit blattlos. Solche Schäfte sind meist Grundinternodien von Blütenständen. Zum Schaft werden aber auch mehrgliedrige gestreckte Sprossabschnitte gerechnet, wenn diese an ihren Knoten schuppenförmige Niederblätter tragen und sich nicht verzweigen. Bei Rosettenstauden mit Stängelbildung in der reproduktiven Phase spricht man von Halbrosettenstauden und bei Schaftbildung von Ganzrosettenstauden..

Rosettenstauden sind bei rein terrestrisch lebenden krautigen Pflanzen unabhängig von den Standortbedingungen weit verbreitet. Auch bei den aquatischen Angiospermen spielen sie eine große Rolle. Die Mehrzahl der aquatischen Angiospermen mit dieser Wuchsform wachsen terrestrisch und aquatisch. Daneben gibt es aber auch Sippen, die auf Grund ihrer fortgeschrittenen Anpassung an das Wasserleben nur noch submers wachsen können.

Die Untergliederung der Rosettenstauden der aquatischen Angiospermen erfolgt nach dem Auftreten von Speicherorganen und Ausläufern im Teil 2 dieser Studie.

## 2. Stängelstauden (caulescente Stauden)

Orthotrope oder plagiotrope Wuchsrichtung der photosynthetisch aktiven Sprosse prägen wesentlich die Wuchsformen der Stängelstauden der aquatischen Angiospermen, so dass wir diese Kriterien für die Grundgliederung verwenden.

Stängelstauden mit aufrechten im Luftraum wachsenden Sprossen sind bei rein terrestrisch lebenden krautigen Angiospermen unabhängig von den Standortbedingungen häufig. Auch bei nichthydropionten Helophyten sind sie verbreitet, während sie bei den aquatischen Angiospermen eine untergeordnete Rolle spielen. Bei diesen Stängelstauden der aquatischen Angiospermen können aufrechte Sprosse auch im aquatischen Bereich wachsen. Aufrechte submers Sprosse zeigen aber überwiegend enge Beziehungen zu Stängelstauden mit kriechenden Sprossen.

Bei rein terrestrisch lebenden Pflanzen zeigen die Stängelstauden mit kriechenden Sprossen deutliche Bindung an frische bis nasse Standorte. Sie sind von verschiedenen

Autoren als „Kriechtriebstauden“ bezeichnet worden, so z.B. von EBEL & MÜHLBERG (1987) und von KÄSTNER & KARRER (1995). Bei aquatischen Angiospermen sind Stängelstauden mit kriechenden Sprossen verbreitet.

Die weitere Untergliederung der Stängelstauden der aquatischen Angiospermen erfolgt im Teil 2 dieser Studie.

### Speicherorgane aquatischer Angiospermen

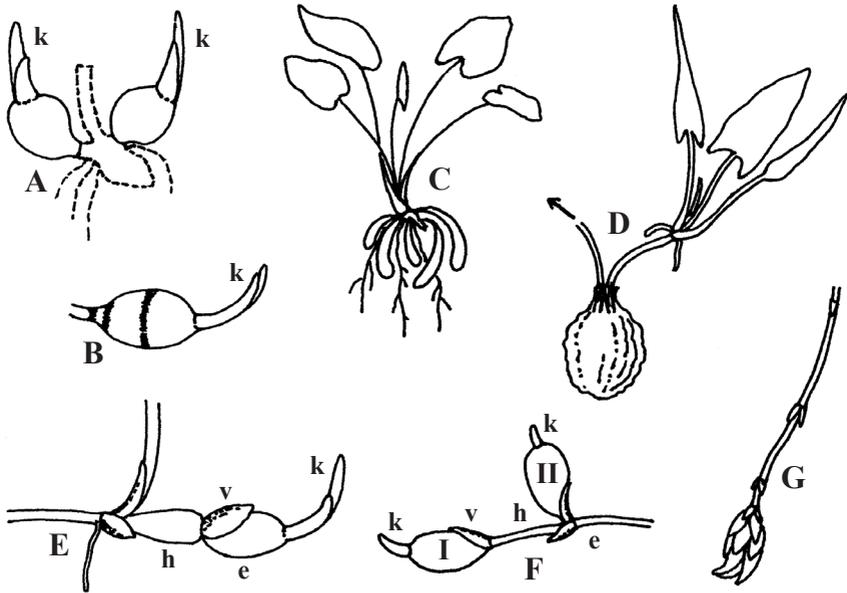
Speicherorgane sind wesentliche Elemente der Wuchsformen. Sie sind durch Einlagerung von Reservestoffen gekennzeichnet. Sie können auch als Überdauerungsorgane fungieren. Bei den aquatischen Angiospermen kommen Rhizome, Sprossknollen, Zwiebeln und Wurzelknollen vor. In ihrer Definition folgen wir TROLL (1937–41, 1954).

Das **Rhizom** (Wurzelstock) ist ein langlebiges Speicherorgan des Sprosses von walzenförmiger Gestalt. An seinem Aufbau sind stets Sprossabschnitte aus mehreren Vegetationsperioden beteiligt. Seine ältesten Abschnitte sterben unregelmäßig ab. Die Stoffspeicherung erfolgt in der Sprossachse. Das Rhizom wird von einer größeren Anzahl gestauchter oder kürzerer gestreckter Internodien unterschiedlicher Dicke aufgebaut, trägt an seinen Knoten Laub- oder Niederblätter, ist sprossbürtig bewurzelt, wächst in der Regel plagiotrop und verzweigt sich sympodial oder monopodial. Die seitliche Verzweigung ist meist spärlich, so daß vegetative Vermehrung durch Fragmentation gering ist. Bei den aquatischen Angiospermen treten Rhizome z.B. in den Familien Alismataceae und Nymphaeaceae auf. Manche Autoren bezeichnen auch Ausläufer als Rhizome.

Auch die **Sprossknolle** ist ein Speicherorgan des Sprosses aber von kugelförmiger bis ellipsoidförmiger Gestalt. Sie kann als langlebige Sprossknolle (Dauerknolle) ausgebildet sein, an deren Aufbau wie beim Rhizom Sprossabschnitte aus mehreren Vegetationsperioden beteiligt sind und deren älteste Abschnitte ebenfalls unregelmäßig absterben. Die Stoffspeicherung erfolgt in der Sprossachse. Die Dauerknollen bestehen aus einer größeren Anzahl gestauchten und verdickter Internodien. Nur an den Knoten ihrer jüngeren Abschnitte sitzen Laub- oder Niederblätter und lebende sprossbürtige Wurzeln. Bei den aquatischen Angiospermen treten Dauerknollen z.B. in den Familien Aponogetonaceae und Nymphaeaceae auf.

Die **Wechselknolle** stimmt in der Gestalt mit der Dauerknolle überein, ist aber im Gegensatz zu dieser eine kurzlebige Sprossknolle, die nur aus dem Sprossabschnitt jeweils einer Vegetationsperiode aufgebaut ist und jährlich erneuert wird. Auch sie besteht aus einer Anzahl gestauchter und verdickter Internodien und trägt an ihren Knoten Laub- oder Niederblätter. In der Regel ist sie wurzellos. Bei den aquatischen Angiospermen entstehen Wechselknollen an der Basis von Seitentrieben, wie bei *Alisma*-Arten (Abb. 1A) und tropischen *Nymphaea*-Arten (Abb. 1D) oder als Ausläuferknollen im Spitzenbereich von Ausläufern, so bei *Sagittaria sagittifolia* (Abb. 1B) oder *Hydrilla verticillata* (Abb. 1G).

In der Gattung *Potamogeton* treten bei einigen Arten temperater und kalter Gebiete deutlich abweichend gebaute Wechselknollen auf (Abb. 1E und 1F). In Beziehung zur Ausläuferstruktur bestehen sie aus nur einem gestreckten Internodium oder aus



**Abb. 1:** Knollen (Wechselknollen, Wurzelknollen). **A** – Sprossknollen von *Alisma plantago-aquatica* während der winterlichen Ruhezeit. Teile der vergangenen Vegetationsperiode gestrichelt. **B** – Ausläuferknolle von *Sagittaria sagittifolia* mit den Narben der Niederblätter. **C** – Wurzelknollen an der Basis einer jungen Pflanze von *Nymphoides aquatica*. **D** – Sprossknolle von *Nymphaea rubra* beim Austrieb nach der Trockenzeit. Es ist nur eine neue Pflanze dargestellt. **E** – Ausläuferknolle von *Potamogeton lucens*. Die gegliederte Knolle umfasst beide Internodien des zweigliedrigen Ausläufers. **F** – Ausläuferknolle (**I**) und Sprossknolle (**II**) von *Potamogeton filiformis*. Beide Knollen umfassen nur ein Internodium. **G** – Ausläuferknolle von *Hydrilla verticillata*. Die einhüllenden Niederblätter bleiben lange erhalten. Für alle Abbildungen gilt: e = Epipodium, h = Hypopodium, k = Knospe, v = Vorblatt. H. Mühlberg del.

zwei gestreckten Internodien. Im letzten Fall sind die Knollen durch Einschnürung zwischen den beiden Internodien gegliedert.

Zwiebeln sind Speicherorgane, bei denen die Stoffspeicherung in den basalen Teilen von Laubblättern oder in Niederblättern erfolgt. Bei den aquatischen Angiospermen treten Zwiebeln nur in der Gattung *Crinum* auf. Es handelt sich um Schalenzwiebeln. Die betreffenden Arten besiedeln aber permanente Gewässer tropischer Gebiete, so daß keine Ruheperioden infolge des Austrocknens durchlaufen werden und die Zwiebeln nicht als Überdauerungsorgane fungieren.

Nur bei wenigen aquatischen Angiospermen treten Wurzelknollen auf. Das sind sprossbürtige Wurzeln, die im Dienste der Stoffspeicherung stehen. Man findet sie z.B. im Bereich von Rosetten bei *Nymphoides aquatica* (Abb. 1C) und bei Arten der Gattungen *Maunderia* und *Trichlorin* sowie im Spitzenbereich von Ausläufern bei *Nymphaea mexicana*.

## Vegetative Ausbreitungsorgane aquatischer Angiospermen

Vegetative Ausbreitungsorgane ermöglichen den Pflanzen Ausbreitung und Raumgewinn sowie Wechsel des Wuchsortes und durch Fragmentationsvorgänge vegetative Vermehrung. Bei den aquatischen Angiospermen sind die Ausläufer oder Stolonen vegetative Ausbreitungsorgane und wesentliche Elemente der Wuchsformen.

Ausläufer sind Sprossabschnitte die überwiegend mit getreckten Internodien mehr oder weniger plagiotrop im Boden oder auf dem Substrat wachsen und an ihren Knoten reduzierte Blätter tragen. In der Regel sind dies Niederblätter, seltener Hochblätter. In diesem Sinne haben wir den Begriff Ausläufer erstmals bei unseren Studien über die Wuchsformen der mitteldeutschen Poaceen (MÜHLBERG 1967) verwendet, um eine eindeutige Abgrenzung zu den Laubblätter tragenden Kriechtrieben zu schaffen. Diese Fassung des Begriffs Ausläufer weicht von der von TROLL (1937–41) gegebenen Definition ab. Manche Autoren bezeichnen Ausläufer in unserem Sinne unglücklich als Rhizome. Ausläufer und Kriechtriebe sind von begrenzter Lebensdauer. Die Ausläufer der aquatischen Angiospermen sind morphologisch recht unterschiedlich aufgebaut. Mit Ausnahme der Infloreszenzstolonen haben sie ihren Ursprung in Achselknospen, sind also die basalen Abschnitte von Seiten- bzw. Innovationstrieben. Früher oder später gehen sie zu orthotroper Wuchsrichtung über und bilden Rosetten oder Stängel. Von den Rosetten oder den Stängelbasen gehen neue Ausläufer aus, so daß die Verzweigungssysteme sympodial aufgebaut sind.

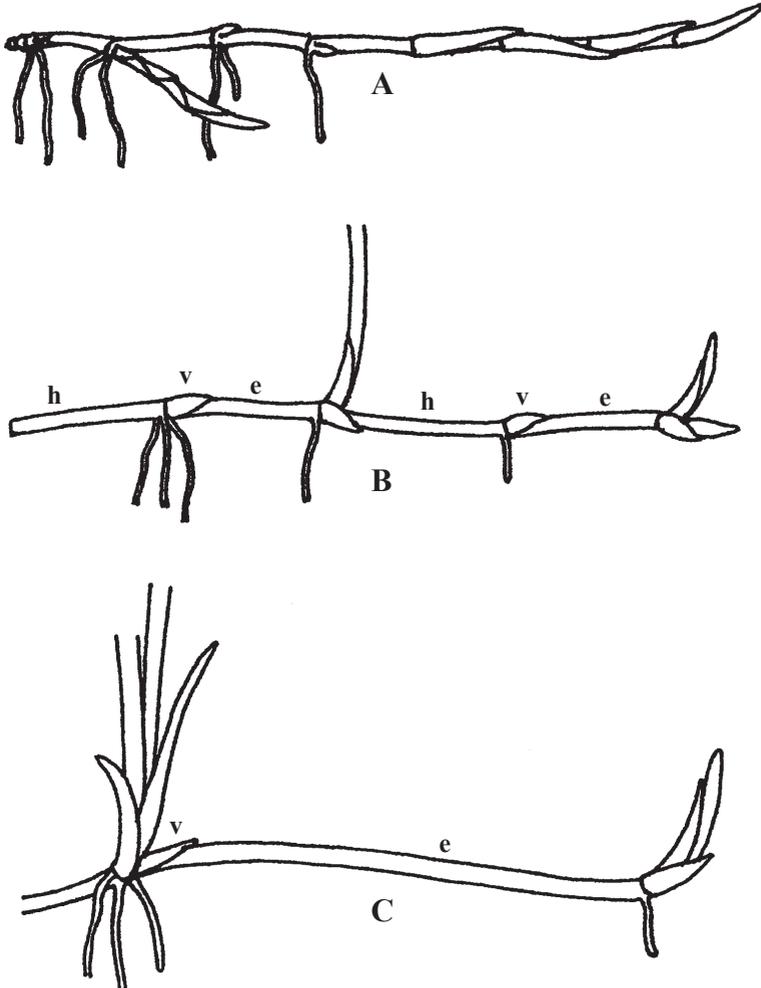
Die mehrgliedrigen Ausläufer (Abb. 2A) beginnen meist mit einer kleinen Zone gestauchter Internodien. Die Anzahl der folgenden gestreckten Internodien ist unterschiedlich groß. An den Knoten sitzen hinfällige Niederblätter. Aus deren Achselknospen können neue seitliche Ausläufer entstehen. Es erfolgt meist intensive sprossbürtige Bewurzelung.

Mehrgliedrige Ausläufer sind vor allem bei Pflanzen terrestrischer Lebensweise anzutreffen. Bei den aquatischen Angiospermen sind sie z.B. für die Gattung *Cryptocoryne* und für *Ranunculus lingua* charakteristisch.

Neben den mehrgliedrigen Ausläufern mit unbestimmter Internodienzahl gibt es bei den aquatischen Angiospermen weniggliedrige mit regelmäßig zwei oder nur einem gestreckten Internodium.

Die zweigliedrigen Ausläufer (Abb. 2B) bilden keine basale Stauchungszone. Bei ihren beiden gestreckten Internodien handelt es sich um das Hypo- und Epipodium. An den Ausläuferknoten sitzen Niederblätter und es erfolgt sprossbürtige Bewurzelung. Beim Übergang in die orthotrope Wuchsrichtung werden Stängel mit nur einem basalen gestauchten Internodium gebildet. Zweigliedrige Ausläufer sind z.B. für die Gattung *Potamogeton* und für *Zannichellia palustris* typisch.

Die eingliedrigen Ausläufer (Abb. 2C) bestehen ebenfalls aus den beiden ersten Internodien von Seitensprossen, wobei das Hypopodium aber gestaucht und das Epipodium das einzige gestreckte Ausläuferinternodium ist. Eindeutig ist dies z.B. bei *Sagittaria subulata* und *Eichhornia crassipes* erkennbar, da bei beiden Arten das Vorblatt am Knoten zwischen Hypo- und Epipodium ausgebildet ist.



**Abb. 2:** Ausläufer. **A** – Mehrgliedriger verzweigter Ausläufer einer *Cryptocoryne*-Art mit basaler Stauchungszone. Basale Niederblätter entfernt. **B** – Zweigliedrige Ausläufer einer *Potamogeton*-Art (zwei Sprossgenerationen). **C** – Eingliedriger Ausläufer von *Sagittaria subulata*. Das Hypopodium ist gestaucht und nicht erkennbar. Für alle Abbildungen gilt: e = Epipodium, h = Hypopodium, v = Vorblatt. H. Mühlberg del.

Die Infloreszenzausläufer oder Infloreszenzstolonen (MÜHLBERG 2000) sind Blütenständen homolog. Sie sind keine Seitentriebe, sondern die Fortsetzung rosettiger Sympodialglieder. So gehen z.B. bei allen *Helanthisum*-Arten bei emerssem Wuchs die Sympodialglieder der Rosetten nach Erstarkung in Abhängigkeit von der täglichen Beleuchtungsdauer zur Bildung von Blütenständen oder Ausläufern über.

Bei submersen Wuchs werden immer nur Ausläufer gebildet. Infloreszenzausläufer sind mehrgliedrig, monopodial aufgebaut und unbegrenzt wachstumsfähig.

Adventivpflanzen und Winterknospen sind bei aquatischen Angiospermen sehr effektive Ausbreitungs- und vegetative Vermehrungsorgane aber ohne Einfluß auf die Wuchsformen.

**Adventivpflanzen** entstehen durch Formierung von Knospen an verschiedenen Organen. Diese Knospen wachsen zu Sprossen mit rosettig angeordneten Blättern aus und bewurzeln sich sprossbürtig. Nach Ablösung von ihren Entstehungsorganen können die Adventivpflanzen durch das Wasser über größere Entfernungen transportiert werden. Sie entstehen z.B. bei einer Anzahl *Echinodorus*-Arten im Bereich der Blütenstände oder an den Trennstellen isolierter Blätter bei manchen Acanthaceen.

**Winterknospen** oder Turionen, seltener als Hibernakeln oder Gemmen bezeichnet, dienen vorrangig der Überdauerung. Sie werden in temperaten und kalten Gebieten im Spätsommer und Herbst gebildet. Es handelt sich um unterschiedlich weit entwickelte Knospen, die an den Spitzen gestreckter Sprosse, in Blattachsen oder an den Spitzen im Wasser wachsender Ausläufer entstehen. Ihre Morphologie hat bereits GLÜCK (1906) aufgeklärt. Sie lösen sich von den Mutterpflanzen und sinken meist zu Boden. Geringe Reservestoffspeicherung erfolgt im Achsengewebe und z.T. in den Blättern. Durch bewegtes Wasser ist Transport möglich.

### **Die aquatischen Angiospermen und ihr Lebensraum**

Aus dem Fehlen oder Vorhandensein einer Wasserschicht über dem Boden ergeben sich wesentliche Unterschiede für die Lebensbedingungen der aquatischen Angiospermen. Daher lassen sich eine terrestrische und eine aquatische Lebensweise unterscheiden. Wenn man von der photosynthetischen Leistung grüner Sprossachsen absieht, erfolgt bei terrestrischer Lebensweise Photosynthese durch Laubblätter im Luftraum und bei aquatischer Lebensweise durch Luft-, Schwimm- und Wasserblätter. Zur Charakterisierung der Lebensräume der aquatischen Angiospermen verwenden wir den Begriff **Bereich** und unterscheiden in Beziehung zu ihrer Lebensweise einen terrestrischen und einen aquatischen Bereich (Abb. 3).

Im terrestrischen Bereich (T) fehlt eine Wasserschicht über dem Boden. Der Bereich umfasst die oberste Bodenschicht und den darüber liegenden bodennahen Luftraum. Das Grundwasser kann unterschiedlich hoch anstehen. Im terrestrischen Bereich lebende aquatische Angiospermen wurzeln im Boden. Ihre Sprossachsen wachsen im Boden oder im Luftraum und ihre Laubblätter befinden sich im Luftraum.

Der aquatische Bereich (A) ist durch eine Wasserschicht unterschiedlicher Höhe über dem Boden charakterisiert. Er lässt sich in drei unterschiedliche Lebensräume untergliedern: den Flachwasserbereich (Af), den Tiefwasserbereich (At) und den Bereich der Wasseroberfläche (Ao).

Der Flachwasserbereich (Af) umfasst einen Wasserraum relativ geringer Tiefe, die darunter liegende Bodenschicht und den darüber angrenzenden Luftraum. In Gewässern größerer Tiefe ist der ufernahe Bereich. Er ist optimaler Lebensraum für viele aquatische Angiospermen. Sie wurzeln im Boden, können aber auch andersweitig veran-

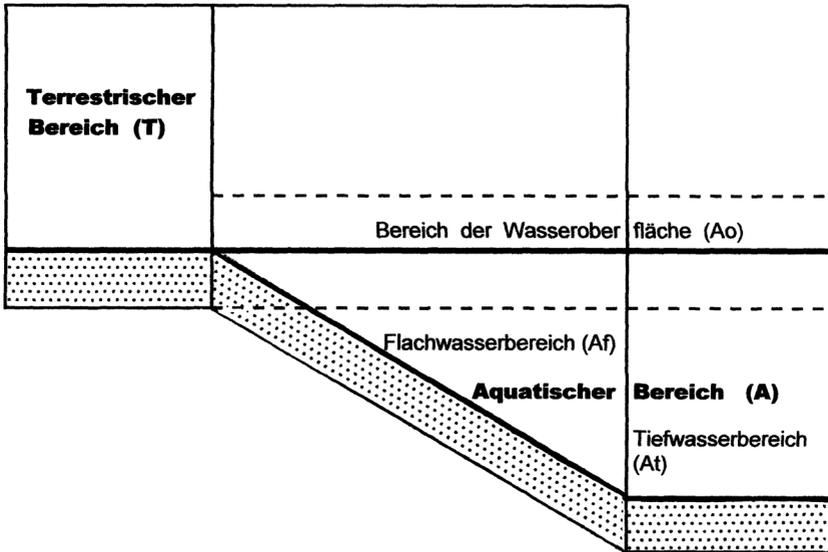


Abb. 3: Die Bereiche (Lebensräume) der aquatischen Angiospermen.

kert sein, oder fluten frei im Wasser. Ihre Sprossachsen entwickeln sich im Boden, im Wasserraum oder im Luftraum. Die Laubblätter können als Wasser-, Schwimm- oder Luftblätter ausgebildet sein.

Der Tiefwasserbereich (At) umfasst einen Wasserraum relativ großer Tiefe bis zur Wasseroberfläche und die darunter liegende Bodenschicht. Auf Grund der Wasserhöhe ist er für aquatische Angiospermen nur z.T. optimaler Lebensraum. Sie wurzeln im Boden, können aber auch andersweitig verankert sein, oder fluten frei im Wasser und ihre Laubblätter sind als Wasser- oder Schwimmblätter ausgebildet.

Die Grenzen zwischen dem terrestrischen Bereich, dem Flachwasserbereich und dem Tiefwasserbereich ergeben sich aus der Reaktion der aquatischen Angiospermen auf das Fehlen oder Vorhandensein einer Wasserschicht über dem Boden und deren Höhe. Während die Grenze zwischen terrestrischem Bereich und Flachwasserbereich eindeutig ist, muss die Grenze zwischen Flachwasserbereich und Tiefwasserbereich relativ gesehen werden und steht in Beziehung zur Größe der Pflanzen der einzelnen Arten.

Wir halten es für gerechtfertigt, den Bereich der Wasseroberfläche (Ao) als eigenständigen Lebensraum gegenüber dem Flach- und Tiefwasserbereich abzugrenzen. Er umfasst den oberflächennahen Wasser- und Luftraum, bei sehr flachem Wasserstand aber auch die Bodenschicht. Er überschneidet sich partiell mit dem Flach- und Tiefwasserbereich. Der Bereich der Wasseroberfläche ist für eine Anzahl aquatischer Angiospermen optimaler Lebensraum. Ihre Wurzeln enden frei im Wasserraum, können aber bei niedrigem Wasserstand auch in den Boden eindringen, ihre Sprossachsen

befinden sich an der Wasseroberfläche oder unmittelbar darunter oder darüber und ihre Laubblätter sind als Wasser-, Schwimm- oder Luftblätter entwickelt.

Die Auffassung der Eigenständigkeit des Bereichs der Wasseroberfläche wird von manchen älteren Autoren durch die Aufstellung ökologischer Gruppen beziehungsweise Lebens- oder Wuchsformengruppen, deren Vertreter hier ihr Optimum finden, gestützt. So vereint ARBER (1920) in der Gruppe IIA Pflanzen, die nicht im Bodengrund wurzeln und durch Schwimmblätter (*Hydrocharis*) oder blattähnliche Sprosse (*Lemna*) charakterisiert sind. Bei LUTHER (1949) und SCHUYLER (1984) sind es die Akropleustophyten, bei SCHMIDT (1985) die natanten Pleustophyten und bei SEGAL (1970) die Lemniden, Hydrochariden und Stratioiden. Unsere Bereiche zeigen gewisse Beziehungen zu den Ökophasen von HEJNÝ (1960), aber mit deutlich anderer Abgrenzung. Er versteht darunter ein zeitweiliges Lebensmilieu, in welchem der ökologische Faktor Wasserstand eine besondere Rolle spielt und unterscheidet vier Phasen (Tab. 2). Seine terrestrische Phase (ohne Wasserschicht, mit schwankendem Grundwasserstand) und seine limose Phase (ohne Wasserschicht, mit wassergesättigtem Boden) entsprechen unserem terrestrischen Bereich. Seine litorale Phase (mit seichtem Wasserstand) entspricht unserem Flachwasserbereich und seine Hydrophase (mit hohem Wasserstand) unserem Tiefwasserbereich. Zu unserem Bereich der Wasseroberfläche gibt es bei HEJNÝ (1960) keine vergleichbare Ökophase.

Durch unterschiedliche Ursachen bedingt, können die aquatischen Angiospermen passiv oder aktiv zwischen verschiedenen Bereichen wechseln. In permanenten Gewässern kann es durch Wasserstandsschwankungen passiv zu Übergängen zwischen Flachwasserbereich und terrestrischen Bereich, dem Bereich der Wasseroberfläche und dem terrestrischen Bereich, aber auch zwischen Flachwasser- und Tiefwasserbereich und umgekehrt kommen. Durch Wachstum kann aktiv ein Übergang zwischen Flachwasserbereich oder dem Bereich der Wasseroberfläche und dem terrestrischen Bereich sowie zwischen Flach- und Tiefwasserbereich und umgekehrt erfolgen. Einzelne Arten wechseln in den temperaten und kalten Gebieten in Abhängigkeit von der Jahreszeit durch Untersinken oder Aufsteigen aktiv zwischen dem Bereich der

**Tab. 2:** Vergleich der Ökophasen von HEJNÝ (1960) mit unseren Bereichen.

<b>Ökophasen</b> nach HEJNÝ (1960)	<b>Bereiche</b> nach MÜHLBERG (2010)
<b>Terrestrische Phase</b>	<b>Terrestrischer Bereich</b>
<b>Limose Phase</b>	
<b>Littorale Phase</b>	<b>Flachwasserbereich</b>
<b>Hydrophase</b>	<b>Tiefwasserbereich</b>
	<b>Bereich der Wasseroberfläche</b>

Wasseroberfläche und dem Tiefwasserbereich. In temporären Gewässern ergibt sich durch Austrocknen und Wiederauffüllen ein passiver Wechsel zwischen aquatischen und terrestrischen Bereich.

Die Fähigkeit einer Art, in den verschiedenen Bereichen zu existieren, wird durch ihre genetisch fixierte Reaktionsnorm bestimmt. So treten extrem an das Leben im Wasser angepasste Pflanzen, wie die meisten Sippen der Hydrocharitaceae oder die Arten der Gattung *Ceratophyllum* nur im aquatischen Bereich auf und können völligen Rückgang des Wassers nicht begegnen. Die überwiegende Mehrzahl der aquatischen Angiospermen besitzt aber eine so große Plastizität, daß sie in mehreren Bereichen existieren können. Manche können im terrestrischen Bereich sogar ihr Optimum besitzen oder ebensogut wie im Wasserraum existieren, oder mit herabgesetzter Vitalität leben oder zumindest überdauern.

Die aquatischen Angiospermen reagieren auf die Umweltfaktoren in den verschiedenen Bereichen mit der Ausbildung von Ökomorphosen oder Standortsformen. Das sind Erscheinungs- oder Ausbildungsformen der Wuchsformen. Die Wuchsformen selbst bleiben dabei unverändert.

So unterscheidet z.B. GLÜCK (1905) Landformen, Schwimmformen, Seichtwasserformen, Wasserformen und Tiefwasserformen. Er verwendet als abgrenzende Kriterien die Höhe der Wasserschicht am Wuchsort in Verbindung mit der Ausbildung der Laubblätter als Luft-, Schwimm- oder Wasserblätter.

Wir halten jedoch die unterschiedliche Fähigkeit zu positiver Netto-Photosynthese und zur Reproduktion durch Samenbildung und vegetativer Vermehrung in den verschiedenen Bereichen als entscheidende Existenzfaktoren für die aquatischen Angiospermen. Deshalb unterscheiden wir die nachfolgenden fünf Morphosen, die wir in begrifflicher Anlehnung an GLÜCK (1905) ebenfalls als Formen bezeichnen.

1. Blühende Form (mit Samenbildung) **B**

Die Pflanzen erzielen positive Netto-Photosynthese und wachsen. Sie bilden Blüten, wodurch die Voraussetzung für generative oder apomiktische Samenbildung zur Vermehrung gegeben ist. Vegetative Vermehrung erfolgt nicht.

2. Blühende Form mit vegetativer Vermehrung (mit Samenbildung und vegetativer Vermehrung) **B/V**

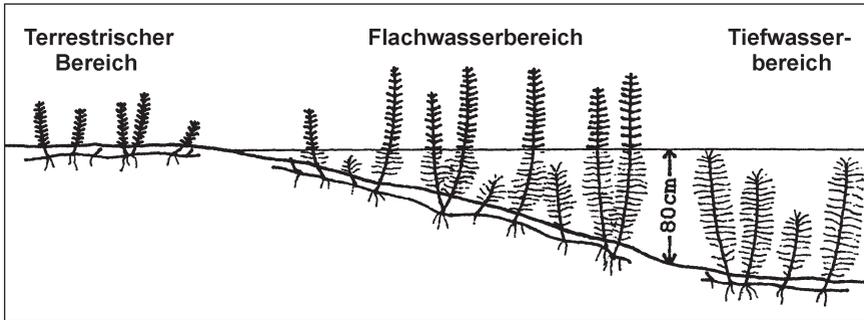
Die Pflanzen erzielen positive Netto-Photosynthese und wachsen. Sie bilden Blüten, wodurch die Voraussetzung für generative oder apomiktische Samenbildung gegeben ist. Vegetative Vermehrung erfolgt in unterschiedlicher Weise und Intensität.

3. Vegetative Form (nur mit vegetativer Vermehrung) **V**

Die Pflanzen erzielen positive Netto-Photosynthese und wachsen. Ökologisch bedingt werden keine Blüten gebildet. Vegetative Vermehrung erfolgt in unterschiedlicher Weise und Intensität.

4. Überdauerungsform (ohne Vermehrung) **Ü**

Die Pflanzen erzielen positive Netto-Photosynthese und wachsen. Ökologisch bedingt werden keine Blüten gebildet. Genetisch oder ökologisch bedingt erfolgt auch keine vegetative Vermehrung.



**Abb. 4:** Verhalten (Formenbildung) von *Hippuris vulgaris* in verschiedenen Bereichen. Erläuterungen im Text. H. Mühlberg del.

### 5. Ruheform (ohne Vermehrung) **R**

Die Pflanzen befinden sich in einem laubblattlosen Ruhestadium ohne Photosynthese.

Die Ausbildung unterschiedlicher Formen in verschiedenen Bereichen soll in Vorgriff auf Teil 2 dieser Studie am Beispiel von *Hippuris vulgaris* veranschaulicht werden (Abb. 4). Bezüglich ihrer Wuchsform ist *H. vulgaris* eine Stängelstaude mit eingliedrigem Ausläufer. Beim Einsetzen intensiven Wachstums im Frühjahr bilden die Sprosse im Aquatischen Bereich zunächst lange weiche Wasserblätter. Im Flachwasserbereich, bis zu einer Tiefe von etwa 80 cm, wachsen sie später über den Wasserspiegel hinaus, bilden kürzere und derbere Luftblätter und reichlich Blüten. Durch die Ausläufer erfolgt vegetative Vermehrung (Blühende Form mit vegetativer Vermehrung). Im Tiefwasserbereich, von etwa 80 bis 200 cm, wachsen die Sprosse nicht über den Wasserspiegel hinaus und es entstehen keine Blüten. Die Bildung von Wasserblättern ist sehr üppig und durch die Ausläufer erfolgt vegetative Vermehrung (Vegetative Form). Sind die Pflanzen gezwungen terrestrisch (im Terrestrischen Bereich) zu wachsen, so bleiben die Sprosse kleiner. Sie bilden nur Luftblätter und deutlich weniger Blüten. Die Ausläuferbildung ist geringer („reduzierte“ Blühende Form mit vegetativer Vermehrung).

## Literatur

- ARBER, A. 1920: Water Plants. Cambridge: (Reprint 1968, Weinheim).
- CASPER, S.J. & KRAUSCH, H.-D. 1980: Pteridophyta und Anthophyta 1. Teil: Lycopodiaceae bis Orchidaceae. In: Ettl, H., Gerloff, J. & Heynig, H. (Hrsg.): Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 23. Jena.
- CASPER, S.J. & KRAUSCH, H.-D. 1981: Pteridophyta und Anthophyta 2. Teil: Saururaceae bis Asteraceae. In: Ettl, H., Gerloff, J. & Heynig, H. (Hrsg.): Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 24. Jena.
- COOK, D.K. 1990: Aquatik plant book. Den Haag:
- EBEL, F. & MÜHLBERG, H. 1987: Vergleichend-ökomorphologische Untersuchungen an Pflanzen-Taxa eines Trocken- und Feuchtbiotops. *Hercynia N.F.* **24**: 408–424.
- GLÜCK, H. 1905: Biologische und Morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. I. Die Lebensgeschichte der europäischen Alismaceae. Jena.

- GLÜCK, H. 1906: Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. II. Untersuchungen über die mitteleuropäischen *Utricularia*-Arten, über die Turionienbildung bei Wasserpflanzen, sowie über *Ceratophyllum*. Jena.
- GLÜCK, H. 1911: Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. III. Die Uferflora. Jena.
- GLÜCK, H. 1924: Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. IV. Untergetauchte und Schwimmblattpflanzen. Jena.
- HEJNÝ, S. 1960: Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in den slowakischen Tiefen. Bratislava.
- JÄGER, E.-J. 2004: Die geographische Verbreitung von Rosettenbildung und Laubrhythmus. Untersuchungen an zentraleuropäischen Wiesen-Asteraceen. *Schlechtendalia* 12: 101–118.
- KÄSTNER, A. & KARRER, G. 1995: Übersicht der Wuchsformtypen als Grundlage für deren Erfassung in der „Flora von Österreich“. *Flora Austriaca Novitates* 3: 1–51.
- LUTHER, H. 1949: Vorschlag zu einer ökologischen Grundeinteilung der Hydrophyten. *Acta botanica fennica* 44: 1–15.
- MEUSEL, H. 1952: Über Wuchsform, Verbreitung und Phylogenie einiger mediterran- mitteleuropäischer Angiospermen-Gattungen. *Flora* 139: 333–393.
- MÜHLBERG, H. 1967: Die Wuchstypen der mitteldeutschen Poaceen. *Hercynia N.F.* 4: 11–50.
- MÜHLBERG, H. 2000: Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Echinodorus* L.C. Rich. 1. Die Blütenstände. *Schlechtendalia* 4: 41–48.
- RAUNKIAER, C. 1904: Om biologiske Typer, med Hensyn til Planternes Tilpasning til at overleve ugunstige Aarstider. *Botanisk Tidsskrift* 20: 14.
- RAUNKIAER, C. 1907: Planterigets Livsformer og deres Betydning for Geografien. Kopenhagen.
- SCHUYLER, A.E. 1984: Classification of life forms and growth forms of aquatic macrophytes. *Bartonia* 50: 8–11.
- SCHENK, H. 1885: Die Biologie der Wassergewächse. Verhandlungen des naturhistorischen Vereins der preussischen Rheinlande, Westfalens und des Regierungsbezirkes Osnabrück 42: 217–380.
- SCHMIDT, D. 1985: Die Lebens- und Wuchsformen der Hydro- und Helophyten im Pleistozängebiet der DDR. *Feddes Repertorium* 96: 307–342.
- SCULTORPE, C.D. 1967: *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. London. (Reprint 11971, London).
- SEGAL, S. 1970: Strukturen und Wasserpflanzen. In TÜXEN, R. (Hrsg.): *Gesellschaftsmorphologie (Strukturforschung)*. Den Haag.
- TROLL, W. 1937–41: *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen* Bd. 1(1–3). Berlin.
- TROLL, W. 1954: *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie*. Jena.
- WEAVER, J.E. & CLEMENTS, F.E. 1938: *Plant Ecology*, Ed. 2. New York.
- WIEGLEB, G. 1991: Die Lebens- und Wuchsformen der makrophytischen Wasserpflanzen und deren Beziehungen zur Ökologie, Verbreitung und Vergesellschaftung der Arten. *Tuexenia* 11: 135–147.

### Anschrift des Autors

Helmut Mühlberg, Paula-Hertwig-Straße 18, 06120 Halle (Saale), Deutschland.  
(E-mail: dr.muehlberg@gmx.de)