

Über die Landform von *Hottonia palustris* L.

Von Werner Rauh, Heidelberg

Mit 2 Textabbildungen

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Halle)

In der Verwandtschaft der Primulaceen nimmt die Wasserfeder eine Sonderstellung¹⁾ insofern ein, als sie die einzige im Wasser lebende Gattung ist. In Europa (Südschweden, England, Belgien, Holland, Frankreich, Deutschland, Norditalien, Ungarn, Kroatien, Galizien, Rußland und Kleinasien) ist sie mit einer einzigen Art, der Sumpfwasserfeder (*Hottonia palustris* L.), vertreten; eine zweite, *H. inflata* Ell., bewohnt die Gewässer des gemäßigten Nordamerikas.

Hottonia besiedelt vorwiegend stehende oder langsam fließende, anmoorige Gewässer, in denen sie ausgedehnte, oft reine Bestände bildet oder mit *Alisma Plantago*, *Potamogeton*-Arten, *Utricularia vulgaris*, *Hydrocharis morsus ranae*, *Sagittaria sagittifolia*, *Lysimachia thyrsiflora*, gelegentlich auch mit *Callitriche*- und *Lemna*-Arten vergesellschaftet anzutreffen ist. Sie liebt seichtes, 20—40 cm tiefes Wasser, steigt aber nicht selten in Tiefen bis zu 2 m hinab²⁾.

Trocknen die Gewässer im Sommer aus oder gelangen auf irgendeine Weise Sproßstücke auf festen, nicht zu trocknen Boden, so bildet sich, wie schon länger bekannt ist, die Wasserform zu einer Landform um. Diese weicht in ihrem äußeren Habitus beträchtlich von jener ab und tritt je nach dem Feuchtigkeitsgehalt des Substrates in \pm ausgedehnten, locker-schwellenden polsterförmigen Rasen in Erscheinung³⁾. Obwohl Brockschmidt (1904) und Glück (1924) sich schon ziemlich eingehend mit der Landform beschäftigt haben, weisen ihre Angaben, die z. T. nur oberflächlich morphologisch-anatomischer Art sind, noch verschiedene Lücken auf, so daß es notwendig erscheint, einige ergänzende Beobachtungen mitzuteilen. Es soll vor allem auf die bisher unberührte Frage eingegangen werden, welche Veränderungen im Bauplan der Pflanze beim Übergang vom Wasser- zum Landleben auftreten, eine Frage, der größere Bedeutung zukommt, da sie zugleich einen Beitrag zur Klärung der Frage von den Anpassungserscheinungen der Pflanzen liefert.

Zuvor muß aber kurz auf die Biologie (Verzweigung und Vermehrungsweise) der Wasserform eingegangen werden, da deren Kenntnis

¹⁾ Infolge dieser Sonderstellung ist die Wasserfeder auch Gegenstand mehrerer Untersuchungen gewesen (Brockschmidt, 1904; Pranker, 1911; Glück, 1924).

²⁾ Glück (1924) unterscheidet eine Seicht- und eine Tiefwasserform.

³⁾ Die Landform wird von Glück (1924) als *forma terrestris* bezeichnet (*H. palustris* f. *terrestris* Glück), wozu, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, kein zwingender Grund vorliegt.

die Voraussetzung für das Verständnis der Wuchsform auf dem Lande liefert.

Im mitteldeutschen Gebiet besiedelt die Sumpfwasserfeder vorwiegend die seichten, anmoorigen Altwässer der Mulde und Elbe. Dort bildet sie dichte Bestände von im Wasser flutenden Sprossen, die je nach Wassertiefe eine Länge von einem Meter und mehr erreichen können. Sie sind in einen mit zahlreichen, meist unverzweigten sproßbürtigen Wurzeln im schlammigen Substrat verankerten dorsiventral-kriechenden und in einen schräg aufsteigenden radiär-flutenden Abschnitt differenziert. Die Internodien haben eine ziemliche Länge; die in einer $\frac{3}{8}$ Spirale angeordneten, oft zu Scheinwirteln zusammenstehenden Laubblätter sind tief fiederspaltig (Abb. 2 II) und erreichen durchschnittlich eine Länge von 6 cm. Spaltöffnungen fehlen in der Regel. Beim Übergang in tiefere Wasserlagen findet eine Internodienstreckung und eine Vergrößerung der Laubblätter statt.

Der orthotrope Abschnitt beschließt sein Längenwachstum mit der Ausbildung einer terminalen, sich über den Wasserspiegel erhebenden 10—70 cm hohen, etagenförmigen Infloreszenz¹⁾. Gleichzeitig mit deren Anlegung entwickeln sich in den Achseln der obersten, zu einem Scheinwirtel zusammenstehenden Laubblätter Knospen, die zu plagiotropen, flutenden „Innovationssprossen“ heranwachsen, deren Internodien sich zunächst nicht strecken. Nach der Samenreife stirbt der zur Blüte gelangte Sproß ab, die Innovationssprosse werden isoliert, sinken zu Boden, wurzeln ein und überdauern dort die kalte Jahreszeit. Zu Beginn der neuen Vegetationsperiode strecken sie die Internodien und die „Wintersprosse“ erheben sich abermals zu flutenden Infloreszenztrieben, die das Verhalten ihrer Muttersprosse wiederholen. Aus der Tatsache, daß zahlreiche (bis zu 10) derartiger Innovationssprosse auftreten, erklärt sich auch das bestandbildende Auftreten von *Hottonia palustris*, das auf rein vegetative Vermehrung zurückzuführen ist. Ausbreitung durch Samen spielt, worauf später noch hinzuweisen sein wird, bei der Wasserform nur eine untergeordnete Rolle.

Wichtig für das Verständnis des Wuchses von *Hottonia* ist die von Troll (1937, S. 605) geschilderte Art der Verzweigung. Seitenäste entstehen nicht an beliebigen Stellen des Sproßsystems. Ihre Ausbildung untersteht vielmehr inneren Gesetzmäßigkeiten, nämlich jenen der longitudinalen Symmetrie, die für die Gestaltungsverhältnisse der Pflanzen ganz allgemein eine wichtige Rolle spielen. Die Seitenäste gehen, wie erwähnt, nur aus der Spitzenregion eines Triebes, aus den Achseln der obersten, unmittelbar unterhalb der Infloreszenz gelegenen Blätter hervor. Rückwärtige Knospen, die in der Anlage vorhanden sind, verbleiben normalerweise in Ruhe. Die Verzweigung ist also extrem akroton gefördert. Nur selten entwickeln sich auch rückwärtige Knospen zu Seitenästen. Diese sind dann gleichfalls wirtelig angeordnet, woraus man den Schluß ziehen kann, daß die verschiedenen

¹⁾ Für die Tiefwasserform gibt Glück (1924) an, daß sie sich zwar verzweigt, aber keine Infloreszenzen ausbildet. Es ist indes wahrscheinlich, daß solche auch bei ihr angelegt werden, zum Unterschied von der Seichtwasserform aber früher oder später verkümmern. An einigen Exemplaren hat auch Glück rudimentierte Infloreszenzanlagen gefunden.

Verzweigungsetagen mehreren innerhalb eines Jahres erfolgten Triebperioden entsprechen.

Trocknen die Gewässer, in denen *Hottonia* wächst, aus, was in niederschlagsarmen Sommern häufig der Fall ist, so sinken die orthotropen Sproßabschnitte zu Boden und sterben teilweise ab; die Wasserform beginnt sich zur Landform umzubilden¹⁾. Je nach dem Feuchtigkeitsgehalt des Substrates zeigt diese, worauf schon Glück (1924) hinweist, einen etwas verschiedenen Wuchs. Auf trockneren Böden werden kleine dichte Rasen gebildet, deren Sprosse, auf dem Substrat hinkriechend, radial nach allen Seiten ausstrahlen. Im Aufbau sind diese Pflanzen einem hochalpinen Flachpolster nicht unähnlich. Auf gut durchfeuchtetem Substrat aber werden bis zu 20 cm hohe und bis zu 5 cm im Durchmesser haltende schwellende lockere Polster gebildet, deren einzelne Sprosse \pm aufgerichtet sind.

Ein aus einem solchen Polster herausgelöster Trieb ist in Abb. 1 IV wiedergegeben²⁾. Seine kriechende, von hinten her absterbende (*ab*), bereits entblätterte Sproßachse ist dorsiventral gebaut und wird mit langen, fädigen, unverzweigten sproßbürtigen Wurzeln (*sw*) im Substrat verankert. Diese entstehen auf deren Unterseite in Ein- oder Zweizahl rechts und links oberhalb eines Blattansatzes (Oberknotenwurzler³⁾, Abb. 1 VII). Aus der Spitzenregion hat der Kriechsproß drei Seitenäste (*ak*₁₋₃) erzeugt, die, radial ausstrahlend, anfangs schräg nach oben aufsteigen, später aber, da keine Festigungselemente entwickelt werden, sich umlegen und wie die Abstammungsachse plagiotrop sich orientieren. Aufgerichtet an ihnen ist nur der wachsende Endabschnitt.

Es kommt also ein ähnlich etagiertes Verzweigungsbild zustande, wie es für die Wasserform beschrieben worden ist. Mit dieser stimmt weiterhin überein, daß die Seitenäste noch in derselben Vegetationsperiode angelegt werden.

Diese Feststellung läßt vermuten, daß die Entstehung der Seitenäste mit der Umbildung des Vegetationspunktes zu einer Infloreszenz zusammenfällt. Diese Vermutung wird bestätigt durch die nähere Untersuchung des Sproßgipfels. Biegt man die Seitenäste (*ak*₁₋₃) auseinander, so wird in der Mitte eine kleine Knospe sichtbar (*J* in Abb. 1 V), die sich bei mikroskopischer Untersuchung als eine Infloreszenzanlage (VI) herausstellt. Nur bleibt diese zum Unterschied von der Wasserform auf diesem Stadium stehen. In den seltenen, auch von Brockschmidt beobachteten Fällen, wo sie zur Entwicklung kommt, bleibt der Infloreszenzschafte kurz und trägt nur 2—3 Blütenquirle mit je 2—3 Blüten, die sich zum großen Teil nicht öffnen⁴⁾.

Es bestehen also zwischen Land- und Wasserform in der Verzweigung nicht die geringsten Unterschiede. In beiden Fällen ist diese extrem akroton gefördert und fällt mit der Umbildung

¹⁾ Diese Umbildung kann nach Glück innerhalb weniger (4—6) Wochen vollzogen werden.

²⁾ Das Material wurde Anfang November an den Altwässern der Mulde bei Niemeck (Bitterfeld) eingesammelt.

³⁾ Bezeichnung nach Weber (1936).

⁴⁾ Bei der Wasserform beträgt die Zahl der Quirle 4—10 und die Zahl der Blüten in ihnen 3—6.

des Vegetationspunktes der Hauptachse in eine Infloreszenz-anlage zusammen. Rückwärtige Knospen verharren auch bei der Landform im Ruhezustand (Abb. 1 V, R)¹⁾.

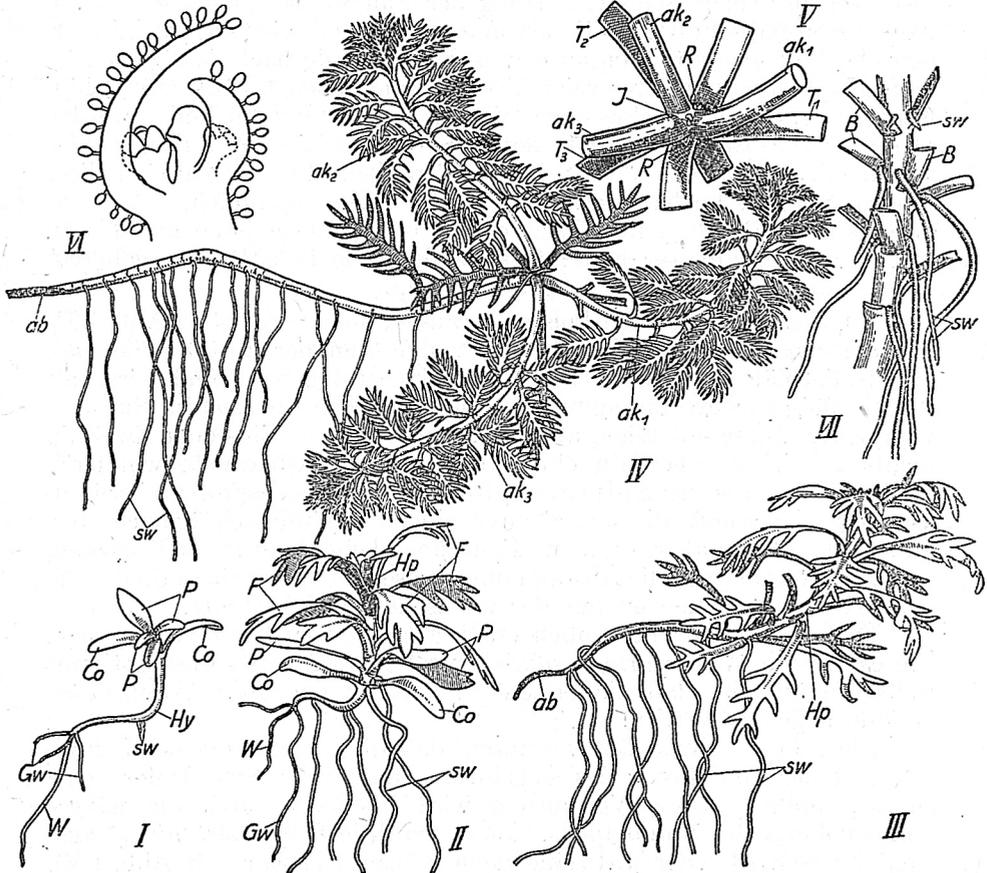


Abb. 1. *Hottonia palustris* L. I—II Keimpflanzen (Spätsommer), W Hauptwurzel, Hy Hypokotyl, Hp Hauptsproß, Co Kotyledonen, P Primärblätter, F Folgeblätter. III junge Pflanze zu Beginn des zweiten Jahres. Die Hauptwurzel und die Kotyledonarregion sind schon abgestorben (ab); sw sproßbürtige Wurzeln. IV Stück eines älteren Rasens, das sein Längenwachstum mit der Ausbildung einer terminalen, rudimentären Infloreszenz beschlossen und 3 Seitenäste ak_{1-3} erzeugt hat. V Gipfel des in IV dargestellten Triebes mit Infloreszenzanlage J in Aufsicht (vergr.), R ruhende Knospen, T_{1-3} Tragblätter der Achselsprosse ak_{1-3} . VI Infloreszenzanlage (vergr.). VII Stück eines kriechenden Sprosses von der Unterseite, die Wurzelanordnung zeigend, B Blattansatz.

Unterschiede zur Wasserform sind nur in folgenden Punkten zu beobachten:

¹⁾ Wenn Glück und Prankerl von der Landform angeben, daß die Verzweigung deren Sprossachsen eine „relativ reichere“ ist „als diejenige der Wasserform“ (Glück, 1924, S. 113), so dürfte diese Angabe auf einen Beobachtungsfehler zurückzuführen sein. Die Verzweigung erscheint nur als eine reichere, da die Pflanze infolge Internodienverkürzung einen gedrungeneren Wuchs annimmt.

1. Die Internodien sind kürzer.

2. Die Laubblätter sollen nach Glück und Brockschmidt bei der Landform nur bis 2 cm Länge erreichen, während sie bei der Wasserform bis zu 8 cm lang werden¹⁾. Auch stehen sie nicht allseitig von der Sproßachse ab, sondern sind flach in einer Ebene ausgebreitet (besonders bei den Pflanzen trockner Standorte (Abb. 1 IV). Im anatomischen Bau bestehen keine wesentlichen Unterschiede zwischen Wasser- und Landblättern, jedoch zeichnen sich letztere durch den Besitz von Spaltöffnungen aus.

3. Die Ausbildung eines längeren orthotropen Abschnittes unterbleibt in der Regel; nur an den Exemplaren gut durchfeuchteter Standorte richtet die zunächst plagiotrope Sproßachse sich auf, wobei sie radiäre Struktur annimmt und die Laubblätter allseitig von ihr abstehen.

Alles in allem ist festzustellen, daß die Veränderungen beim Übergang vom Wasser- zum Landleben nur geringfügiger Art sind, daß der Bauplan als solcher aber gewahrt bleibt.

Überdauert die Landform von *H. palustris* die kalte Jahreszeit²⁾, so wiederholt sich in der nächsten Vegetationsperiode das gleiche Verzweigungsbild: nur Knospen unterhalb der Infloreszenzregion werden zu Seitenästen, wodurch ein etagenförmiges, radialstrahliges Verzweigungssystem zustande kommt, das bei gleichmäßigem Längenwachstum der Seitenäste eine regelmäßig kreisförmige, \pm stark gewölbte Umrißform annimmt, die an der Peripherie beständig weiterwächst, während die älteren, im Innern gelegenen Sproßgenerationen allmählich absterben³⁾. Diese sind im Vergleich zur Wasserform von längerer Lebensdauer, so daß man oft zwei bis drei Triebperioden im zusammenhängenden, lebenden Verband antreffen kann.

Auf feuchtem Substrat findet man im Spätsommer und im frühen Herbst oft Keimpflanzen in großer Zahl⁴⁾ und zwar vor allem dann, wenn in der Nähe submerse fruchtende Pflanzen stehen oder wenn der Wasserspiegel während oder nach der Blütezeit so tief absinkt, daß die Samen auf festen Boden fallen können. Sie keimen nur am Licht und zwar sehr gut, wenn sie noch nicht vollständig ausgetrocknet sind⁵⁾.

¹⁾ An den von mir untersuchten Exemplaren konnte ich einen derart auffälligen Größenunterschied nicht feststellen (Abb. 2 II a—b).

²⁾ An den meisten ihrer Standorte fällt die Landform den Winterfrösten zum Opfer. Nur in geschützten Lagen perenniert sie. So konnte ich an den von Wald umgebenen Altwässern der Mulde bei Niemeck Landformen beobachten, die den Winter sehr gut überstanden und sich im Frühjahr lebhaft weiter entwickelten, ohne allerdings fertile Infloreszenzen zu erzeugen.

³⁾ Der Wuchs der Landform von *Hottonia* stimmt weitgehend mit jenem einer Gruppe hochalpiner Polsterpflanzen überein, die als „Rasenpolster“ zu bezeichnen sind (*Carex firma*, *Saxifraga androsacea* u. a.). Bei diesen beträgt der jährliche Längenzuwachs allerdings nur wenige Millimeter, so daß ein kompaktes Polster zustande kommt.

⁴⁾ So war an einigen der von mir besuchten Standorte der Boden so dicht von Keimpflanzen bedeckt, daß diese eine fast geschlossene Decke bildeten.

⁵⁾ Nach Brockschmidt können die Samen auch im Schlamm oder trocken überwintern. In diesem Fall geht die Keimung viel langsamer vor sich.

Für die Wasserform spielt die Vermehrung durch Samen nur eine untergeordnete Rolle, wenn diese im Wasser keimen. Die Samen, die schwerer sind als Wasser, sinken zu Boden und beginnen, wie Brockschmidt ausführlich geschildert hat, dort zu keimen.

Junge Pflanzen, wie sie in der Natur gefunden werden können, sind in Abb. 1 I—III wiedergegeben. Sie zeigen nichts abweichendes von dem Verhalten einer gewöhnlichen dikotylen Keimpflanze und besitzen eine kurze unverzweigte Hauptwurzel (*W* in I, II), die sehr bald zugrunde geht. An der Grenze Hypokotyl-Wurzel entsteht ein Kranz kleiner Seitenwurzeln (Grenzwurzeln *Gw* in I u. II)¹. Das kurze Hypokotyl (*Hy*) führt eine rechtwinklige Krümmung durch und schmiegt sich dem Boden an, an dem es sehr bald mit auf seiner Unterseite entstehenden sproßbürtigen Wurzeln (*sw*) befestigt wird. Auch der anfänglich orthotrope Hauptsproß (*Hp*) wird früh durch solche zu Boden gezogen

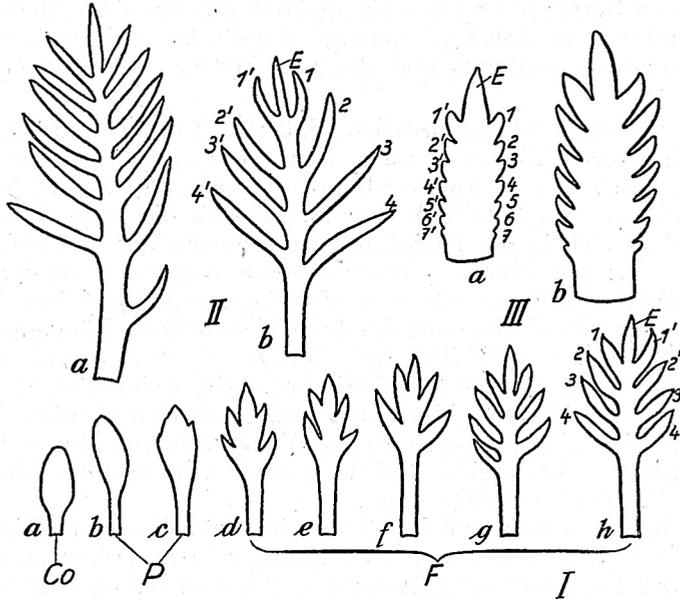


Abb. 2. I Blattfolge einer Keimpflanze. a Kotylédo, b—c Primärblätter (*P*), d—h Folgeblätter (*F*). IIa Wasser-, b Landblatt. III Entwicklungsgeschichte eines Laubblattes; 1, 1'—7, 7' die aufeinanderfolgenden Seitenfiederchen; *E* Endfieder

(Abb. 1 II, III); nur die Triebspitze bleibt aufgerichtet. Auf die beiden eiförmigen kurzgestielten Kotyledonen (*Co* in Abb. 1 I, II u. Abb. 2 I) folgen zunächst 3—4 Primärblätter von ähnlicher Gestalt (*P* in Abb. 1 I, II; Abb. 2 I). Erst an den auf diese folgenden Laubblättern tritt eine basalwärts fortschreitende Ausgliederung der einzelnen Fiedersegmente ein (*F* in Abb. 1 II; Abb. 2 I; basipetale Fiederanlegung), so daß diese entsprechend Abb. 2 I, II die Form tiefgeteilter, unpaarig ge-

Nach dem Abwerfen der Samenschale wird der Keimling durch eine Sauerstoffblase, die gewöhnlich von den Kotyledonen eingeschlossen wird, an die Oberfläche getragen, wo jene sich ausbreiten und assimilieren. Doch geht die Entwicklung einer solchen schwimmenden Pflanze sehr langsam vor sich und erst nach 4—6 Monaten soll diese das Untertauchen vertragen können, wobei sie dann im Substrat einwurzelt. Viel wichtiger als die Samenvermehrung ist jedenfalls die vegetative durch die Bildung der beschriebenen „Wintersprosse“.

¹) Siehe darüber die Darstellung bei Weber (1936).

fiederter Blätter annehmen, die in ihrer Form mit den Laubblättern älterer Pflanzen übereinstimmen.

Wenn am ausgewachsenen Blatt die basalen Fiedern (Abb. 2 I h; II b, 4—4') auch die größten sind, so sind sie doch, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt (Abb. 2 III a, b), die zuletzt ausgegliederten. Während die oberen Seitenfiederchen sehr bald ihr Längenwachstum einstellen, wachsen jene lange heran, so daß sie die übrigen an Größe übertreffen, wodurch ein Blatt mit akropetaler Fiederanlegung vorgetäuscht wird. Der Fall ist vergleichbar jenen von Troll (1935) geschilderten Beispielen von Blättern, deren akropetale Fiederanlegung durch mesotone Förderung verwischt wird.

Eine Keimpflanze zu Beginn des zweiten Jahres ist in Abb. 1 III dargestellt. Während sie an der Spitze fortwächst, beginnt sie von hinten her abzusterben (*ab*). Die Hauptwurzel und die Kotyledonarregion sind bereits zugrunde gegangen. Im Verlauf des Frühsommers stellt der Hauptsproß (*Hp*) durch Ausbildung einer verkümmerten Infloreszenzanlage sein monopodiales Wachstum ein, womit gleichzeitig die Verzweigung eingeleitet wird. Diese ist also schon auf Jugendstadien akroton gefördert. In der Folgezeit verhält sich die junge Pflanze in der oben geschilderten Weise. Unter günstigen klimatischen Bedingungen (mäßige Trockenheit des Sommers und geringe Winterkälte) wächst sie als Landform weiter, wenn nicht eine Überschwemmung des Standortes stattfindet und das Wasser längere Zeit stehen bleibt. In diesem Fall bildet sie sich zur Wasserform um, wobei der transversal-geotrope Wuchs teilweise aufgegeben wird, sowie Streckung der Internodien und Ausbildung fertiler Infloreszenzen erfolgt. Doch geht diese Umbildung nur innerhalb eines festgelegten Bauplanes, der gegeben ist in der terminalen Infloreszenzstellung und der Akrotonie der Verzweigung, vor sich.

Zusammenfassend können wir sagen, daß die Land- und Wasserform von *Hottonia palustris*, so verschieden beide in ihrem äußeren Habitus dem flüchtigen Beschauer sich darbieten, lediglich quantitative, auf verschiedener Internodienlänge und Wuchsrichtung der Sproßachsen beruhende Abwandlungen einer gemeinsamen Organisation sind, in der die Umwelt keine tiefgreifenden Veränderungen hervorruft.

Literaturnachweis

- Brockschmidt, O., Morphologische, anatomische und biologische Untersuchungen über *Hottonia palustris*. Diss. Erlangen 1904.
- Glück, H., Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse, Bd. 4. Jena 1924.
- Hegi, G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. IV, 3, München.
- Pranker, T. L., On the structure and the biology of the Genus *Hottonia*, Annals of Botany 25 (1911).
- Troll, W., Vergleichende Morphologie der Fiederblätter. Nova Acta Leopoldina N. F. 2 (1935).
- Troll, W., Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Bd. 1, 1. Teil. Berlin 1937.
- Weber, H., Vergleichend-morphologische Untersuchungen über sproßbürtige Bewurzelung. Nova Acta Leopoldina N. F. 4 (1936).