

Vergleichende Untersuchungen zur Veränderlichkeit der Blattmerkmale von Schierlings-Wasserfenchel und Gewöhnlichem Wasserfenchel

von Jacqueline Neubecker

Comparative studies on the plasticity of leaf characteristics of the endemic Elbe Water Dropwort (*Oenanthe conioides*) and the common Fine-leaved Water Dropwort (*Oe. aquatica*).

Oenanthe conioides is an endemic species of the tidal freshwater marshes of the Lower Elbe River. It is critically endangered mainly because of the loss of suitable habitats, and is listed in Annex II of the Habitats Directive. The species is closely related to the widespread *Oenanthe aquatica* from which it is traditionally distinguished by the leaf shape in the juvenile stage. In order to ascertain that this character is truly inherited and not shaped by environmental influences, both species were experimentally cultivated in the Hamburg Botanical Garden, both under tidal and non-tidal conditions. The ratio of leaf area to perimeter was utilized as a quantitative measure of the leaf shape. As a result, both species proved to be distinct as to leaf shape in the juvenile stage, which exhibited only a low degree of phenotypic plasticity and no character overlap. Since these findings have been corroborated by further ecological and anatomical evidence, *Oe. conioides* may be considered to be a new species evolving under the special ecological conditions of the tidal regime.

Der Schierlings-Wasserfenchel (*Oenanthe conioides*) ist eine endemische Art des Süßwassergezeitenbereich der Elbe von Glückstadt bis Geesthacht. Die vom Aussterben bedrohte Art zählt zu den prioritären Arten der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie und war Gegenstand eines von 2000 bis 2004 laufenden Erprobungs- und Entwicklungsvorhabens (E+E-Vorhaben). Sie ist nahe verwandt mit dem weit verbreiteten Wasserfenchel (*Oenanthe aquatica*), einer Art der Gräben und Teiche ohne Gezeiteinfluss, von der sie sich vor allem durch den Blattschnitt im Jugend- (Rosetten-) Stadium unterscheidet. Um festzustellen, ob und in welchem Maße der Blattschnitt von äußeren Bedingungen beeinflusst wird, wurden beide Arten experimentell im Botanischen Garten Hamburg kultiviert, und zwar unter simulierten Stillwasser- und Tidebedingungen. Der Blattschnitt wurde quantitativ anhand des Blattindex, d.h. des Verhältnisses von Blattfläche zu Blattumfang, analysiert. Es stellte sich heraus, dass beide Arten im Rosettenstadium nur eine geringe phänotypische Plastizität aufweisen, dass sie also ihre jeweils typischen Blattformen auch unter unterschiedlichen Bedingungen beibehalten. Beide Arten lassen sich daher im Jugendstadium deutlich und ohne Überschneidungen im Blattschnitt voneinander unterscheiden. Gemeinsam mit weiteren ökologischen und blattanatomischen Untersuchungen legen die vorliegenden Ergebnisse nahe, dass es sich bei *Oe. conioides* um ein Beispiel für eine Artbildung unter den besonderen Bedingungen des Tideregimes der Elbe handelt.

1 Einleitung

1.1 Der Schierlings-Wasserfenchel, eine seltene Art der Unterelbe

Der Schierlings-Wasserfenchel (*Oenanthe conioides* [Nolte] Lange) ist eigentlich ganz unauffällig: Er sieht aus wie die meisten Doldenblütler, mit gefiederten Blättern und weißen Blütendolden. Aber er ist im Freiland schwer zu finden. Die Pflanze wächst nämlich im Elbvorland am Rand des Tideröhrichts im knöcheltiefen Schlick. Trotzdem interessieren sich dafür nicht nur viele Biologen, sondern auch Politiker.

Der Schierlings-Wasserfenchel kommt nur im Süßwassergezeitenbereich der Elbe von Geesthacht bis Glückstadt vor und sonst nirgendwo auf der Welt und ist somit eine endemische Art. Anfang des 20. Jahrhunderts war die Sippe am Elbufer im Hamburger Raum noch weit verbreitet (Junge 1912). Vor 15 Jahren war sie nur noch verstreut anzutreffen (Below 1997, Kurz et al. 1997). Vor allem der Verlust geeigneten Lebensraums in den letzten Jahrzehnten durch Deichbau (insbesondere nach der Sturmflut von 1962), Flussregulierungen und Hafenausbau haben zum starken Rückgang der Populationen geführt (vgl. Below et al. 1996, Below & Hobohm 1998, Below 1999). 1814 hatten die tidebeeinflussten Vorländereien Hamburgs eine Fläche von ca. 4500 ha. Um 1990 betrug die Fläche nur noch etwa 500 ha (Preisinger 1991).

Heute gilt der Schierlings-Wasserfenchel nach den Roten Listen gefährdeter Pflanzen Deutschlands (Korneck et al. 1996), Hamburgs (Poppendieck et al. 1998), Schleswig-Holsteins (Mierwald & Romahn 2007) und Niedersachsens (Garve 2004) als vom Aussterben bedroht. *Oenanthe conioides* zählt zu den prioritären Arten der europäischen Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie (FFH-Richtlinie). Weitere prioritäre Pflanzenarten in Deutschland sind Böhmischer Enzian (*Gentianella bohemica*), Sand-Silberscharte (*Jurinea cyanoides*) und Bayerisches Federgras (*Stipa pulcherrima*). Da der Schierlings-Wasserfenchel nur in Deutschland vorkommt, legt dies der Bundesrepublik die besondere Verantwortung auf, ihn zu schützen. Das Vorkommen prioritärer Arten oder geschützter Lebensraumtypen bildet die Grundlage für die Ausweisung von FFH-Gebieten. Der Schierlings-Wasserfenchel hat bei der Ausweisung von FFH-Gebieten an der Unterelbe eine wichtige Rolle gespielt. Hier haben die Länder Hamburg, Schleswig-Holstein und Niedersachsen eine Reihe von FFH-Gebieten ausgewiesen, die durch Strombaumaßnahmen und Industrieanlagen nicht erheblich beeinträchtigt werden dürfen.

Ende der 1990er Jahre war die Freie und Hansestadt Hamburg in dem Dilemma, dass einerseits eine Elbvertiefung geplant war, andererseits aber die Europäische Kommission verstärkte Bemühungen um den Schutz des Schierlings-Wasserfenchels anmahnte. Über die Lebensraumansprüche und die Ökologie der Art war bis dahin aber nicht genug bekannt, um effektive Schutzmaßnahmen ergreifen zu können. So wurde im Rahmen einer Arbeitsgruppe aus Behördenvertretern und Naturschützern die Idee entwickelt, gemeinsam ein Projekt zum Schutz der bedrohten Pflanzenart zu entwickeln. Die Projektleitung übernahm der Botanische Verein zu Hamburg.

1.2 Das Erprobungs- und Entwicklungsvorhaben

Von 2000 bis 2004 führte der Botanische Verein ein Erprobungs- und Entwicklungsvorhaben (E+E-Vorhaben) zum Schutz des Schierlings-Wasserfenchels durch (vgl. Neubecker 2002). Es wurde vom Bundesamt für Naturschutz mit Mitteln des Bundesministeriums für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit und von der Behörde für Stadtentwicklung und Umwelt Hamburg gefördert. Ziel des Vorhabens war es, geeignete Maßnahmen zur Ansiedlung des Schierlings-Wasserfenchels zu entwickeln und zu erproben. Hierfür wurde im Hamburger Elbvorland südlich vom Hafen Oortkaten ein etwa 250 m langer und 40 m breiter Priel gebaggert. An seinen Ufern wurde *Oe. conioides* mit verschiedenen Methoden – Aussaat, Pflanzung und Ausbringen von samenhaltigem Schlick – angesiedelt (vgl. Neubecker et al. 2005). Ansiedlungen an weiteren Stellen im Elbvorland folgten. Neben dem Monitoring der Ansiedlungsversuche wurde auch die Bestandesdynamik ausgewählter natürlicher Populationen dokumentiert. Über die Biologie von *Oe. conioides* war bis dahin nur wenig bekannt. Um weitere Erkenntnisse für einen nachhaltigen Schutz der Art zu gewinnen, wurden daher Untersuchungen zur Populationsbiologie und Ökologie, zur Evolution und Systematik, zur Diasporenbank und Keimungsökologie sowie zur Anatomie und Morphologie durchgeführt.

Projektteilnehmer waren freiberufliche Hamburger Biologen (Planula, Büro für Biologische Bestandsaufnahmen, Büro für Biologisch-Ökologische Gutachten und Planung), die Universität Hamburg (Biozentrum: Herbarium Hamburgense und Botanischer Garten), die Universität Mainz (Institut für Spezielle Botanik), die Universität Marburg (Fachbereich Biologie) und die eigens hierfür angestellten Mitarbeiter des Botanischen Vereins. Informationen zum E+E-Vorhaben finden sich auf der Homepage des Botanischen Vereins¹. Die zusammenfassende Darstellung des E+E-Vorhabens befindet sich zum Zeitpunkt der Drucklegung dieses Aufsatzes im Druck und wird in der vom Bundesamt für Naturschutz herausgegebenen Reihe „Naturschutz und Biologische Vielfalt“ erscheinen.

1.3 Lebensraum und Biologie des Schierlings-Wasserfenchels (*Oenanthe conioides*) im Vergleich zum Gewöhnlichen Wasserfenchel (*Oenanthe aquatica*)

Süßwassertidegebiete sind relativ selten, weil Sturmflutwehre und Sperrwerke den Tideeinfluss der Meere oft schon in den Flussmündungsbereichen abwehren. Die Elbe gehört zu den wenigen europäischen Flüssen, die an der Mündung kein Sperrwerk hat. Der Tideeinfluss der Nordsee reicht daher bis hundert Kilometer weit ins Binnenland in den Hamburger Raum. Hier ist das Wasser schon ausgesüßt, aber die Gezeiten sind noch wirksam und verstärken die ohnehin schon starke Dynamik des Lebensraumes Elbtalau. Zusammen mit *Oe. conioides* leben an der Tideelbe besondere Pflanzen-

¹ <www.botanischerverein.de> oder <www.schierlingswasserfenchel.de>

und Tiergemeinschaften, die sich an diesen dynamischen Lebensraum mit der Tide, mit Sturmfluten, Eisgang in kalten Wintern und mit einem charakteristischen Gleichgewicht von Erosion und Sedimentation angepasst haben. Der Standort von *Oe. coniooides* liegt unterhalb der Mittleren Tidehochwasserlinie (MThw). Die Art ist also dem täglichen Wechsel von Ebbe und Flut ausgesetzt. An ihrer unteren Verbreitungsgrenze stehen die Individuen bei jeder Flut ungefähr vier Stunden unter Wasser, die hoch gelegenen Individuen dagegen nur etwa anderthalb bis zwei Stunden. Die Populationen finden sich oft an strömungsberuhigten Prielen, die mit der Elbe in Verbindung stehen. Hier wachsen die Pflanzen am schlickigen Ufer im Bereich der Tideröhrichte (Abb. A1, Seite **).

Der Schierlings-Wasserfenchel ist in der Regel zweijährig. Er bildet im ersten Jahr eine Grundrosette und kommt im zweiten Jahr zur Blüte und Samenbildung. Einige Individuen kommen schon im ersten Jahr zur Blüte. Die Samen werden über das Wasser verdriftet und können dann entweder geeignete Standorte kolonisieren und unter günstigen Bedingungen neue Populationen bilden, oder sie gelangen durch die tidebedingt ständig stattfindende Bodenumlagerung in die Erde und bilden dort eine langlebige Samenbank.

Der in Deutschland weit verbreitete, nah verwandte Wasserfenchel (*Oe. aquatica*) wächst überwiegend am Ufer von nicht tidebeeinflussten Gräben und Teichen. Im Urstromtal der Elbe findet er sich hauptsächlich an Gräben. *Oe. aquatica* kann ebenfalls entweder einjährig oder zweijährig sein, bildet aber oft schon im ersten Jahr Blütenstände. Hroudova et al. (1992) stellen verschiedene Formen von *Oe. aquatica* dar. Eine detaillierte Beschreibung der formenreichen Art gibt Bertova (1973).

Eine grundlegende Frage im Rahmen des E+E-Vorhabens war, ob es sich bei *Oe. coniooides* tatsächlich um eine eigenständige Sippe handelt und wie sie sich gegen *Oe. aquatica* abgrenzen lässt. Das Haupt-Unterscheidungsmerkmal ist der Blattschnitt, wobei die Teilblättchen von *Oe. coniooides* flächiger und größer sind als bei *Oe. aquatica*. Da dieses Merkmal jedoch variiert, kam und kommt es immer wieder zu Unsicherheiten bei der Ansprache der beiden Arten bzw. Schwierigkeiten bei der Abgrenzung.

Dass es sich bei *Oe. coniooides* um eine eng mit *Oe. aquatica* verwandte und möglicherweise von ihr abstammende Sippe handelt, war schon den ersten Bearbeitern klar. Ein grundsätzliches Problem besteht allerdings darin, dass von der Art nur wenig Herbarmaterial verfügbar war, und dass bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts außer E.F. Nolte, H.G. Reichenbach, C.T. Timm und P. Junge kaum ein weiterer Botaniker die Art am Standort gesehen haben dürfte. H. Glück, der Material von *Oe. coniooides* durch P. Junge erhalten hatte, beobachtete die Sippe in experimenteller Kultur (Glück 1911, 1936), aufgrund derer er *Oe. coniooides* als Varietät von *Oe. aquatica* klassifizierte. Da die von ihm gewählten experimentellen Bedingungen jedoch nicht den Lebensbedingungen der Sippe unter natürlichen Bedingungen entsprechen, sind seine Befunde schwer zu interpretieren. Glück beschrieb innerhalb seiner „*Oenanthe aquatica* var. *coniooides*“ unter anderem eine „Typische Form“ sowie die „forma terrestris Junge“ (eine durch Kultur erzielte Landform) und die „forma submersa Glk.“ (aus Zucht in einem Kalt-

haus in einem Becken mit 20-40 cm Wassertiefe).

Oe. aquatica hat laut Glück (1936) ebenfalls u.a. eine „Typische Form (halbsubmers)“, eine „forma terrestris Glk.“ und eine „forma submersa Glk.“. Für *Oe. aquatica* beschreiben Hroudova et al. (1992) ebenfalls verschiedene Blattformen und interpretieren sie als temporär und als Anpassungen an verschiedene Umweltbedingungen. Auch Glück dürfte seine „Formen“ als Modifikationen verstanden haben.

Die Variabilität verschiedener Merkmale – hier der Blattformen – ist ein bekanntes Phänomen, das als „phänotypische Plastizität“ bezeichnet wird. Darunter versteht man die Fähigkeit eines individuellen Organismus, seine Gestalt (Morphologie) oder seinen Stoffwechsel als Reaktion auf Umweltbedingungen zu ändern. Insbesondere bei Wasserpflanzen spielt die phänotypische Plastizität eine große Rolle (Schlichting 1986, Bradshaw 1965, Sculthorpe 1985). Bekannte Beispiele sind die Wasserhahnenfuß- und Laichkraut-Arten.

Die Frage im vorliegenden Fall ist, ob die beiden nahe verwandten *Oenanthe*-Arten ebenfalls eine ausgeprägte phänotypische Plastizität zeigen und ob sich im Rahmen dieser Plastizität ihre Merkmalsausprägungen so weit überlappen, dass eine sichere Unterscheidung nicht möglich ist. In diesem Fall handelte es sich bei *Oe. coniooides* lediglich um eine tidebedingte Modifikation von *Oe. aquatica*.

2 Untersuchungen zur phänotypischen Plastizität von *Oenanthe coniooides* und *Oe. aquatica*

Im Rahmen des E+E-Vorhabens sollte daher geklärt werden, ob und in welchem Ausmaß der Schierlings-Wasserfenchel eine phänotypische Plastizität aufweist und ob diese – in Abgrenzung zum gewöhnlichen Wasserfenchel – charakteristisch für die Art ist.

Es wurde untersucht, ob die morphologischen Unterschiede zwischen *Oe. coniooides* und *Oe. aquatica* als Reaktion auf Tideeinfluss bzw. konstanten Wasserstand erhalten bleiben oder ob sich die Arten gleichermaßen an das jeweilige Wasserregime anpassen. Im Folgenden wird die Untersuchung des zur Unterscheidung der Sippen wichtigen Merkmals „Blattform“ näher dargestellt. Bezüglich der Blattform wird die Hypothese aufgestellt, dass sich beide Sippen im Rosettenstadium unter beiden Wasserführungen und bei unterschiedlicher Überflutungsdauer klar voneinander unterscheiden.

2.1 Material und Methode

Samenherkunft und Vorzucht

Für die vorliegende Untersuchung wurde eine Auswahl von Samenmaterial aus verschiedenen Herkünften von phänotypisch charakteristischen Pflanzen ausgewählt, d.h. „breitblättrige“ *Oe. coniooides* und „feinblättrige“ *Oe. aquatica*. Mit dieser Auswahl



Abb. 1:

Tideanlage im Botanischen Garten Hamburg, April 2001. Foto: G. Obst

des Materials sollte eine relativ große, repräsentative Bandbreite an Genotypen erfasst werden, die sich aber phänotypisch gut unterscheiden lassen. Die Samen wurden im Herbst 1999 bzw. 2000 gesammelt und im Mai 2001 im Gewächshaus des Botanischen Gartens der Universität Hamburg in Kultursubstrat ausgesät. Die Keimlinge wurden ohne Tideeinfluss vorgezogen, bis die Entwicklung von Primärblättern einsetzte (etwa nach drei Wochen) und dann in die Versuchsanlage eingesetzt.

Die Versuchsanlage

Im Rahmen des E+E-Vorhabens wurde, ebenfalls im Botanischen Garten der Universität Hamburg, eine Anlage mit vier Becken konstruiert, in denen der Tiderhythmus der Elbe mit Hilfe von drei großen Wassertanks und vier Pumpen nachgebildet wurde. Die Tidebecken wurden zur Hälfte in die Erde eingelassen (Abb. 1). In jedes Tidebecken wurde ein Metallgestell mit fünf Stufen im Abstand von 20 cm eingesetzt. Die Dauer der Überflutung wurde durch die fünf Stufen variiert, so dass die Individuen wie auch am natürlichen Standort bei jeder Flut zwischen 1,5 - 2 Std. (auf der obersten Stufe Nr. 1) und etwa vier Std. (auf der untersten Stufe Nr. 5) unter Wasser standen. Die Versuchsanlage war frostsicher konstruiert, so dass der Tiderhythmus während der gesamten Versuchsdauer gewährleistet war.

Neben den Tidebecken wurden sechs flache Wasserbecken (Flachbecken) in die Erde eingelassen und mit Wasser befüllt. Hier wurden die ökologischen Bedingungen einer konstanten Überflutung am Wuchsort von *Oe. aquatica* simuliert.



Abb. 2:
Versuchsanlage mit Tidebecken und Flachbecken, August 2001 (Foto: J. Neubecker)

Oe. conioides und *Oe. aquatica* wurden jeweils sowohl in die Tidebecken (Abb. 3) als auch in die Flachbecken gesetzt und über zwei Vegetationsperioden in ihrem Entwicklungsverlauf beobachtet.

Einrichten der Versuchsanlage

Ende Mai 2001 wurden die vorgezogenen Jungpflanzen einzeln in rechteckige Plastiktöpfe umgetopft und in die Versuchsanlage gesetzt. Als Substrat für die Pflanzen diente Elbschlick, der bei 121 °C 20 Minuten autoklaviert wurde, um eventuelle Schädlinge im Substrat zu eliminieren und das Keimen anderer Pflanzenarten zu verhindern, die den Versuchspflanzen Konkurrenz machen könnten. Der Elbschlick wurde zur Vergleichbarkeit der Versuchsbedingungen sowohl für *Oe. conioides* als auch für *Oe. aquatica* verwendet, da beide Sippen im Bereich von wasserbeeinflussten Böden vorkommen. Die Gitterroste der Stufen in den Tidebecken wurden mit zugeschnittenem Vliesmaterial bedeckt, um ein Auswaschen des Elbschlicks aus den Töpfen zu reduzieren. Sowohl in der Tideanlage als auch bei den Flachbecken wurde Leitungswasser verwendet. Es war davon auszugehen, dass sich die Zusammensetzung des Wassers durch gelöste Nährstoffe aus dem Elbschlick an das Wasser der Elbe angleicht. Bei der durchschnittlichen Füllhöhe der Tidebecken bei Flut standen die Töpfe auf der obersten Stufe noch ca. 5-10 cm unter Wasser. In den Flachbecken wurde der Wasserstand dergestalt konstant gehalten, dass die Töpfe mit den Pflanzen maximal 8 cm (Oberkante Becken) unter Wasser standen, mindestens jedoch mit Wasser bedeckt waren.

Insgesamt wurden 196 *Oenanthe*-Individuen beider Arten auf die Tidebecken und die Flachbecken verteilt. In die vier Tidebecken wurden je Stufe zwei oder drei Töpfe jeder Art gestellt (Fehler: Referenz nicht gefunden). Um diese Ungleichverteilung abzumildern sowie Einflüsse möglicher Unterschiede zwischen den Becken und Einflüsse durch Nachbarpflanzen zu nivellieren, wurden die Töpfe in den Tidebecken und in den Flachbecken nach jeder monatlichen Dokumentation innerhalb des jeweiligen Wasserregimes umgesetzt; in den Flachbecken also von einem Becken in ein anderes, bei den Tidebecken ebenfalls, aber auf der gleichen Stufe. Jede Pflanze erhielt ein Schildchen mit einer individuellen Nummerierung und einem Kürzel für die Art und die Pflanzserie. Jungpflanzen, die in den ersten zwei Wochen in der Versuchsanlage abgestorben waren, wurden bei der ersten Dokumentation im Juli 2001 durch Jungpflanzen aus gleicher Anzucht ersetzt. Später wurden bei jeder monatlichen Dokumentation die abgestorbenen Pflanze durch Jungpflanzen der gleichen Art aus weiteren Anzuchten ersetzt, um während des Untersuchungszeitraums den Platz in der Versuchsanlage optimal zu nutzen und so viele Daten wie möglich für eine umfassende Auswertung zu erhalten. Jedes Individuum wurde während seiner gesamten Lebensspanne bzw. bis zum Versuche fortlaufend in seiner Entwicklung dokumentiert. Die Töpfe wurden bei jeder monatlichen Aufnahme von Unkraut befreit und bei Bedarf mit Schlick aufgefüllt.

Messungen und weitergehende Auswertungsschritte

Die morphologischen Merkmale der beiden Sippen wurden folgendermaßen miteinander verglichen:

- a. unter Tideeinfluss bzw. bei konstantem Wasserstand, also im Vergleich der Tidebecken (alle Stufen) mit den Flachbecken und
- b. bei verschiedenen Überflutungshöhen, also auf den fünf Stufen der Tidebecken.

Für die morphologische Charakterisierung von *Oe. coniooides* und *Oe. aquatica* wurde eine Auswahl derjenigen Merkmale zusammengestellt, für die aufgrund des bisherigen Kenntnisstandes eine Charakterisierung der jeweiligen Sippe und eine mögliche Abgrenzung gegenüber der anderen Sippe zu erwarten war. Es sollten somit auch Merkmale erfasst werden, die in Bezug auf eine Anpassung an die jeweilige ökologische Nische aussagekräftig sind. Daneben sollte auch untersucht werden, ob sich bei den ausgewählten Sippen die große Plastizität der vegetativen Strukturen und die geringere Plastizität der generativen Strukturen bestätigen lässt. Eine Ermittlung der Biomasse (vgl. Sultan 2000 und Poschlod et al. 2000) wurde nicht durchgeführt, da es das Ziel war, Pflanzen über ihren gesamten oberirdischen Lebenszyklus zu verfolgen, ohne zerstörerisch einzugreifen.

Bei jeder monatlichen Dokumentation während der beiden Vegetationsperioden wurden an den einzelnen Individuen die im Aufnahmebogen zusammengestellten morphologischen Merkmale erfasst:

- Pflanzenhöhe, -länge, -breite, Blattlänge, -breite, Umfang Sprossbasis [cm];
- Blattwinkel (steil/flach);

- Keim-, Primär-, Rosetten-, Sprossblätter, knospende -, blühende -, fruchtende Dolde, Strahlen je Dolde / Früchte je Döldchen [Anzahl];
- Zustand / Schäden [textliche Beschreibung].

Für die Zuordnung des phänologischen Status und die Beschreibung von Zustand und Schäden an den Pflanzen wurde der Phänologieschlüssel verwendet, der auch für das Monitoring der Freilandpopulationen Anwendung fand (Below, Obst et al. in Botanischer Verein 2004).

Aus der Aufnahme wurden folgende weitere Merkmale rechnerisch ermittelt:

- Pflanzenvolumen (Pflanzenhöhe x -länge x -breite) [cm^3];
- Blattfläche (Blattlänge x Blattbreite) [cm^2];
- Summe Blätter [Anzahl];
- Pflanzenvolumen x Summe Blätter [Maßzahl].

Weiterhin wurde von mindestens je einem typischen Blatt jedes Individuums im Rosettenstadium ein Foto angefertigt, das als Grundlage für die Ermittlung des sogenannten Blattindex diene. Zusätzlich wurde von der ganzen Pflanze ein Habitusfoto gemacht, um neben der schriftlichen Dokumentation bei Bedarf einen Gesamteindruck der Pflanze bzgl. Habitus, Vitalität, Verzweigung u.a. vorliegen zu haben.

Die morphologischen Merkmale der einzelnen Pflanzen wurden während der Vegetationsperiode in jeweils sechs Aufnahmen in monatlichen Abständen festgehalten. Im Winter fand keine Aufnahme statt. Die Ergebnisse der monatlichen Dokumentationen wurden in einer Diplomarbeit ausgewertet (Brandt 2007).

Beispielhaft ist im Folgenden die Auswertung des Blattindex (= Verhältnis von Blattfläche zu Blattumfang) dargestellt. Der Blattindex zeigt den Unterschied in der Blattgestalt zwischen beiden Sippen, unabhängig von der absoluten Blattgröße. Je Pflanze wurden bis zu drei Blätter zur Ermittlung der Blattmerkmale aufgenommen und fotografiert. Hiervon wurde ein Foto zur Auswertung ausgewählt. Die Auswahl fiel auf ein typisch ausgebildetes Blatt, meist war dies das zweitjüngste Blatt. Das Blatt



Abb. 3:

Tidebecken, mit Töpfen bestückt, Juni 2001.

Foto: J. Neubecker)

wurde für die Messung auf weißes Papier gelegt und so weit wie möglich auf die Ebene des Papierblatts gedrückt, sodass auf diese Weise die gesamte Ausdehnung des Blattes gemessen wurde (Abb. 3).

Das digitale Blattfoto wurde mit Hilfe eines von Matthias Schwanz² entwickelten Softwareprogramms ausgewertet. Das Farbfoto wurde in ein Schwarzweißfoto umgewandelt und die Anzahl der Pixel der Blattfläche resp. des Blattrandes ermittelt. Aus diesen Angaben wurde der Blattindex ermittelt.

Da die Individuen unterschiedlich schnell wuchsen, wurde zur besseren Vergleichbarkeit für die Auswertung statt das gleiche Alter der gleiche phänologische Status zu Grunde gelegt. Hierfür wurden die Individuen im Rosettenstadium (Rosette > 30 cm Durchmesser) und als adulte Pflanze (mit Mittelspross, aber noch ohne Dolden) ausgewählt. Um Pseudoreplikationen zu vermeiden, wurde jedes Individuum des gleichen phänologischen Status je Stufe in den Tidebecken bzw. in den Flachbecken nur einmal ausgewertet. Es wurde also beispielsweise ein Individuum, das über mehrere Monate hinweg als Rosette >30 cm aufgenommen worden war, nur in einem ausgewählten Monat zur Auswertung herangezogen.

Für die Auswertung der Rosetten wurden bevorzugt Individuen von etwa vier Monaten Alter ausgewählt, da diese eine Vegetationsperiode lang dem jeweiligen Wasserregime unterlagen und noch nicht die herbstlichen Alterungen zeigten. Bei den adulten Pflanzen, bevorzugt fünf bis sechs Monate alt, gab es in der Versuchsreihe einige Individuen, die trotz einer Höhe von unter 10 cm bereits einen oder mehrere Sprosse bildeten. Da diese geringe Höhe am Wuchsort der Pflanzen nicht zu beobachten ist, wurden diese Individuen so weit wie möglich nicht berücksichtigt. Alle Individuen wurden aus möglichst vielen Becken, den räumlichen Wiederholungen, ausgewählt. Unter Berücksichtigung dieser Auswahlkriterien verblieben für die Auswertung des Rosettenstadiums 8 Wiederholungen und für die adulten Exemplare 5 Wiederholungen. Die statistische Auswertung erfolgte als mehrfaktorielle Analyse (ANOVA). Daten, die nicht normalverteilt waren, wurden vor der Analyse transformiert (log).

2.2 Ergebnisse

Blattindex im Vergleich von konstantem Wasserstand zu Tideregime

Die Plastizität der Blätter beider Arten ist im Rosettenstadium relativ gering. Der Vergleich der Rosetten zeigt, dass der Blattindex von *Oe. conioides* in beiden Wasserführungen größer ist als der Blattindex von *Oe. aquatica*, der Unterschied ist signifikant ($p < 0,001$). Der Schierlings-Wasserfenchel hat also eine größere Blattfläche als der Wasserfenchel, der feiner gefiedert ist. Der Unterschied des Blattindex von *Oe. aquatica* zwischen konstantem Wasserstand und Tideeinfluss ist deutlich: unter Tideeinfluss werden die Blätter des Wasserfenchels besonders fein gefiedert. Der Schierlings-Wasserfenchel dagegen bildet im Tideregime besonders flächige Blätter aus. Die-

² <www.netzfische.de>

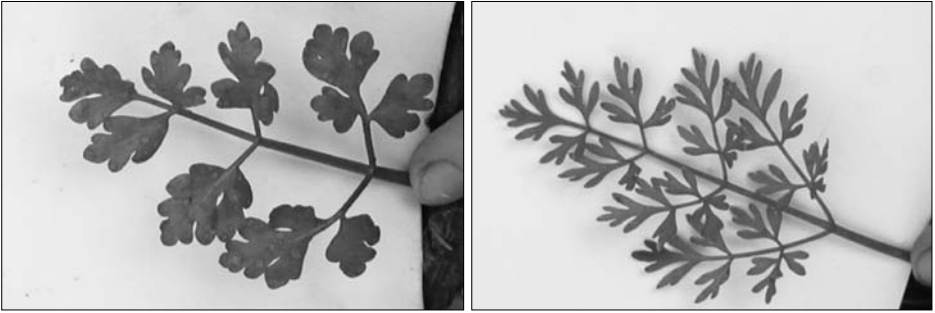


Abb. 4

Links: Blattschnitt von *Oe. coniooides*, Blattfoto der Pflanze Nr. 27 aus der unten beschriebenen Versuchsreihe, Juni 2001.

Rechts: Blattschnitt von *Oe. aquatica*, Blattfoto der Pflanze Nr. 33 aus der unten beschriebenen Versuchsreihe, Juni 2001. Fotos: J. Neubecker)

se unterscheiden sich aber kaum von den in den Flachbecken ebenfalls flächig ausgebildeten Blättern (Abb. 5).

Bei den adulten Individuen zeigt sich der Unterschied zwischen den Arten nicht mehr so deutlich. Hier ist die Spannweite der unterschiedlichen Blattindices und damit die phänotypische Plastizität bei beiden Sippen viel größer. Die Unterschiede zwischen den Arten sind bei den adulten Pflanzen nicht signifikant. Nach wie vor hat der Schierlings-Wasserfenchel flächigere Blätter als der Wasserfenchel. In den Flachbecken, bei konstantem Wasserstand, ist der Unterschied zwischen den Arten noch recht deutlich. Da allerdings bei den Flachbecken beim Wasserfenchel auch mit weiterem Transformieren keine Normalverteilung erreicht werden konnte, kann dieses Ergebnis nicht weitergehend interpretiert werden. Unter Tideeinfluss zeigen sich insgesamt kaum noch Unterschiede (Abb. 6). Der Blattindex beider Arten liegt mit 0,6 bis 0,8 in etwa zwischen den Blattindices der Rosettenblätter, letztere sind entweder feiner gefiedert oder flächiger als die Stängelblätter.

Blattindices bei unterschiedlicher Überflutungsdauer

Die unterschiedliche Überflutungsdauer innerhalb des Tideregimes zeigt bei den Rosetten ebenfalls deutliche Auswirkungen auf beide Arten. Die Plastizität beider Arten ist hier im Rosettenstadium wiederum relativ gering. Die Rosetten von *Oe. coniooides* haben auf allen Höhenstufen flächigere Blätter als die Rosetten von *Oe. aquatica*, der Unterschied ist signifikant ($p < 0,001$). Tendenziell haben beide Arten mit zunehmender Überflutungsdauer feiner gefiederte Blätter ausgebildet (Abb. 7).

Wie auch beim Vergleich der beiden Sippen zwischen Tide- und Flachbecken weisen die adulten Pflanzen eine relativ große Plastizität bei beiden Arten auf. Die Unterschiede zwischen beiden Arten sind bei den adulten Pflanzen im Tideregime noch signifikant ($p < 0,05$), zeigen sich aber auf den obersten Stufen am deutlichsten. Auf den

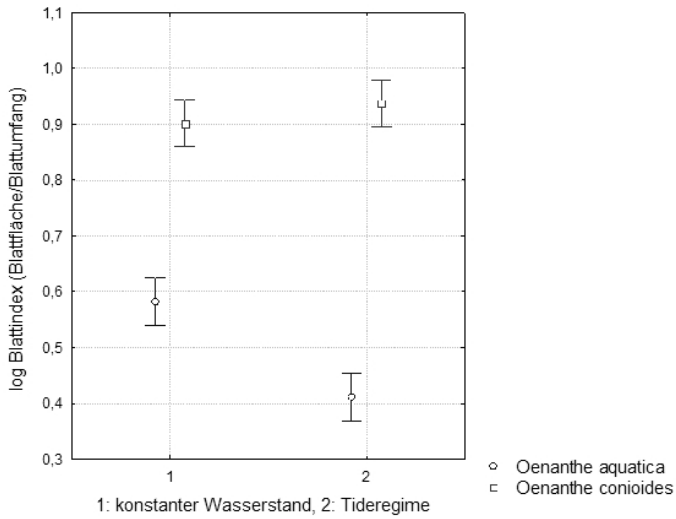


Abb. 5

Vergleich der Rosettenblätter von *Oe. conioides* und *Oe. aquatica* in beiden Wasserführungen, Blattindex transformiert (log).

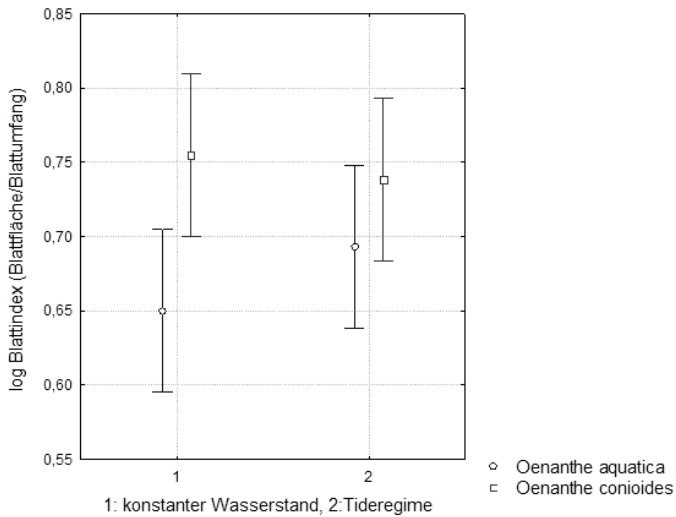


Abb. 6

Vergleich der adulten Pflanzen von *Oe. conioides* und *Oe. aquatica* in beiden Wasserführungen, Blattindex transformiert (log).

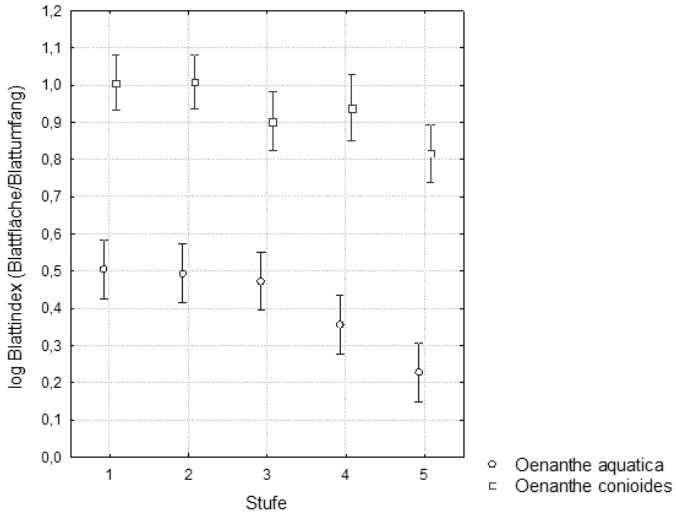


Abb. 7

Vergleich der Rosetten von *Oe. conioides* und *Oe. aquatica* auf der jeweiligen Tidestufe, Blattindex transformiert (log).

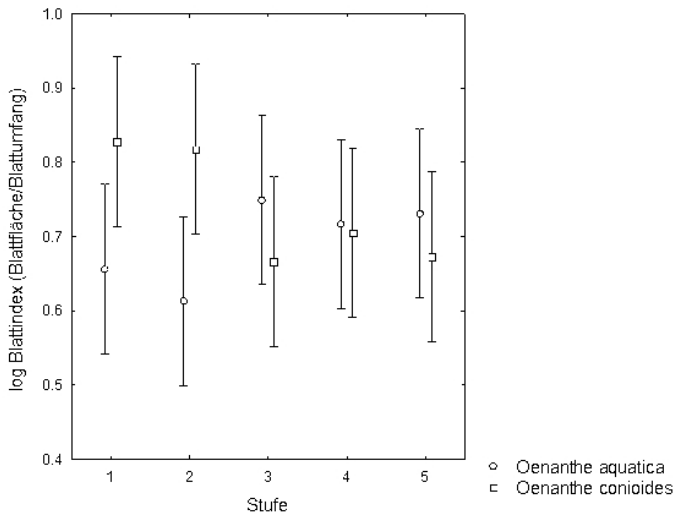


Abb. 8

Vergleich der adulten Pflanzen von *Oe. conioides* und *Oe. aquatica* auf der jeweiligen Tidestufe, Blattindex transformiert (log).

untersten Stufen liegt der Blattindex beider Arten sehr nahe beieinander. *Oe. aquatica* hat mit zunehmender Wassertiefe flächigere Blätter, *Oe. conioides* dagegen feiner gefiederte. (Abb. 8).

2.3 Diskussion

Die phänotypische Plastizität des Schierlings-Wasserfenchels (*Oenanthe conioides*) ist im Rosettenstadium, in dem sich die typische flächige Ausbildung der Teilblättchen zeigt, gering. Die phänotypische Plastizität des Wasserfenchels (*Oe. aquatica*) ist bei den Rosettenblättern vergleichbar gering, die Blätter sind aber viel feiner gefiedert. Die Eingangshypothese, dass beide Arten sowohl unter Tidebedingungen als auch bei konstantem Wasserstand die ihnen eigene, charakteristische Blattform der Rosettenblättern haben, konnte also bestätigt werden. Die Sprossblätter zeigen dagegen eine viel größere Plastizität, hier überschneiden sich die morphologischen Ausprägungen beider Arten: Es gibt sowohl recht feinblättrige *Oe. conioides* als auch *Oe. aquatica* mit flächigeren Teilblättchen.

Im Rosettenstadium

- sind die Blattformen der beiden Arten deutlich voneinander unterschieden,
- ist die Variationsbreite innerhalb der Arten gering,
- ist keine Überlappung der Variationsspannen der Blattindices beider Arten zu beobachten, ganz gleich, ob sie unter Tidebedingungen oder bei konstantem Wasserstand kultiviert werden.

Mit anderen Worten: *Oe. conioides* und *Oe. aquatica* sind anhand der Form des Blattschnittes im Rosettenstadium eindeutig und zweifelsfrei voneinander zu unterscheiden. *Oe. conioides* ist also nicht, wie die Arbeiten von Glück (1911, 1936) nahelegen, eine Tide-Modifikationsform von *Oe. aquatica*, deren Abweichung als Varietät oder Form zu fassen wäre.

Die für Wasserpflanzen typische Heterophyllie, das Ausbilden von ausgeprägt unterschiedlichen Unterwasser- und Überwasserblättern findet sich nur bei *Oe. aquatica*. Neben den oben dargestellten fein zerteilten Blättern finden sich bei *Oe. aquatica* auch haarfeine Unterwasserblätter. Der Schierlings-Wasserfenchel dagegen bildet weder im Experiment noch in der freien Natur Unterwasserblätter aus. Das beobachtete schon Junge (1912) im Freiland, vermutete aber, dass Unterwasserblätter vorhanden seien, die durch den Tidewasserstrom abgerissen oder durch Sedimentation überschlickt würden.

Die größere Blattfläche, die sich insbesondere bei den Rosettenblättern zeigt (Abb. A2, Seite **), könnte für *Oe. conioides* verschiedene ökologische Vorteile haben. Der Schierlings-Wasserfenchel ist einem täglich wechselnden Wasserstand ausgesetzt, bei Flut befinden sich die Rosettenblätter komplett unter Wasser. Die starke Trübung der Elbe führt zu einer schnellen Abnahme der Lichtintensität bei zunehmender Überflu-

tungshöhe, eine größere Blattfläche bietet hier zusätzlich Photosynthesefläche. Und das flächige Blatt gibt bei Ebbe Stabilität; die Blätter fallen über Wasser nicht in sich zusammen, wie man das bei Unterwasserblättern amphibischer Pflanzen beobachten kann. *Oe. aquatica* bildet dagegen an ihren natürlichen Wuchsorten neben den Überwasserblättern auch haarfeine Unterwasserblätter aus. Junge (1912) interpretierte die Charakteristika von *Oe. coniooides* als Anpassung an die Austrocknungs- und Überschlückungsgefahr.

Weitere Ergebnisse des E+E-Vorhabens zeigen, dass *Oe. coniooides* als Sippe ökologisch und morphologisch in einigen Details klar von *Oe. aquatica* unterschieden werden kann. Versuche der Universität Marburg ergaben, dass *Oe. coniooides* bei größeren Tag-Nacht-Unterschieden besser keimt als *Oe. aquatica*. Dies könnte dem Schierlings-Wasserfenchel eine Keimung später im Herbst oder zeitiger im Frühjahr ermöglichen. Auch bei 12 h Überstauung und 12 h Trockenfallen – einer Simulation der Tidebedingungen – keimt *Oe. coniooides* deutlich besser als *Oe. aquatica* (Jensch & Poschlod 2008, Ergebnisse des E+E-Vorhabens). Untersuchungen zur Morphologie und Anatomie des Schierlings-Wasserfenchels im Vergleich zum Wasserfenchel haben ergeben, dass sich beide Arten ähnlich sind. Eine Besonderheit zeigte sich jedoch nur bei *Oe. coniooides*, die bisher relativ selten beobachtet wurde: eine Ölführung in den Epidermiszellen der Blattepidermis (Schirarend, in: Botanischer Verein zu Hamburg 2004). Diese hat möglicherweise die Funktion, den Schlick von der Blattoberfläche abperlen zu lassen. Bei Kartierungen ist der Schierlings-Wasserfenchel leicht an den meist frischgrünen, etwas glänzenden Blättern zu erkennen.

Angesichts der nahen Verwandtschaft zwischen den beiden *Oenanthe*-Arten kann es nicht verwundern, dass die Unterschiede relativ gering sind. Zusammen mit den hier dargestellten Ergebnissen zur Blattgestalt ergeben sie das Bild einer schwach, aber dennoch deutlich differenzierten Sippe, die als Beispiel der Artbildung unter den besonderen Lebensumständen des Tideregimes gelten kann.

3 Literatur

- Below, H. (1997): *Oenanthe coniooides* (Nolte) Lange – Ökologische und pflanzensoziologische Untersuchungen zum Vorkommen einer stark bedrohten Pflanzenart im Tideelbegebiet. Unveröff. Magisterarbeit Univ. Lüneburg, 79 S., Lüneburg.
- Below, H. (1999): Der Schierlings-Wasserfenchel (*Oenanthe coniooides*) – Anmerkungen zur Ökologie und Biologie einer endemischen Pflanzenart der Tideelbe. In: Härdtle, W. (Hrsg.): Die Elbtalau – Geschichte, Schutz und Entwicklung einer Flußlandschaft. Festschrift aus Anlaß der Emeritierung von Prof. Dr. Ulf Amelung: 137-144, Halle.
- Below, H., Poppendieck, H.-H. & Hobohm, C. (1996): Verbreitung und Vergesellschaftung von *Oenanthe coniooides* (Nolte) Lange im Tidegebiet der Elbe.- Tuexenia 16: 299-310, Göttingen.
- Below, H. & Hobohm, C. (1998): Fahrwasservertiefungen in der Tideelbe und mögliche Auswirkungen auf den Bestand des Schierlings-Wasserfenchels (*Oenanthe coniooides*).- Jb. Naturw. Verein Fstm. Lbg. 41: 103-115, Lüneburg.

- Bertova, L. (1973): Taxonómia druhov rodov *Phellandrium* L. a *Oenanthe* L. na Slovensku (Taxonomy of taxa *Phellandrium* L. and *Oenanthe* L. in Slovakia). – Biol. Pr. SAV, Bratislava, 19(4): 1-73.
- Begon, M.R., Harper, J.L., Townsed, C.R. (1998): Ökologie - Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Bradshaw, A.D. (1965): Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants – Adv. Genet. 13: 115-155.
- Briggs, D. & S. M. Walter (1997): Plant Variation and Evolution. – 3rd. Edition, 512 S. Cambridge University Press.
- Botanischer Verein zu Hamburg e.V. (Hrsg.) (2004): Endbericht zum E+E-Vorhaben Schierlings-Wasserfenchel (*Oenanthe coniooides* [Nolte] Lange) – unveröffentlicht.
- Brandt, A. (2007): Untersuchungen zur morphologischen und ökologischen Differenzierung der nah verwandten Arten *Oenanthe coniooides* (Nolte) Lange und *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. – Diplomarbeit Universität Hamburg, unveröff.
- Cook, C.D.K. (1966): A monographic study of *Ranunculus* subgenus *Batrachium* – Mitt. Bot. Staats., München, 6: 47-237.
- Cook, C.D.K. (1968): Phenotypic Plasticity with Particular Reference to Three Amphibious Plant Species; in: Heywood, V.H. (ed.): Modern Methodes in Plant Txonomie – S.97-111. Academic Press, London.
- Eriksson, G. (1998): Evolutionary forces influencing variation among populations of *Pinus sylvestris* – Silva Fennica 32 (2): 173-184.
- FFH-Richtlinie: Richtlinie 92/43/EWG des Rates vom 21. Mai 1992 zur Erhaltung der natürlichen Lebens-räume sowie der wildlebenden Tiere und Pflanzen (Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie) - ABI EG Nr. L 206. S. 7.
- Garve, E. (2004): Rote Liste der gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen, 5. Fassung, Stand 01.03.2004. – Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen (Hildesheim) 24 (1): 1-76.
- Glück, H. (1911): Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. III. Die Uferflora.- Verlag von Gustav Fischer, Jena.
- Glück, H. (1936) in Pascher (Hrsg.): Die Süßwasserflora Mitteleuropas. Heft 15: Pteridophyten und Phanerogamen, bearbeitet von Prof. Dr. H. Glück.
- Hroudova, Z., P. Zakravsky, L. Hrouda & I. Ostry (1992): *Oenanthe aquatica* (L.) Poir.: Seed reproduction, Population structure, Habitat conditions and Distribution in Czechoslovakia. - Folia Geobot. Phytotax. 27: 301-335. Praha.
- Jensch, D. & Poschlod, P. (2008): Germination ecology of two closely related taxa in the genus *Oenanthe*: fine tuning for the habitat? - Aquatic Botany 89/4: 345-351
- Junge, P. (1912): Über die Verbreitung von *Oenanthe coniooides* (Nolte) Garcke im Gebiete der Unterelbe.- Jahrb. Hamburgisch. Wiss. Anstalten 19 (3). Beih. Mitt. Bot. Staatsinst. Hamburg, 123-128, Hamburg.
- Kalisz S.M., Purugganan M.D. (2004): Epialleles via DNA methylation: consequences for plant evolution – Trends in Ecology and Evolution 19 (6): 309-314.
- Korneck, D.; Schnittler, M. & Vollmer, I. (1996): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta et Spermatophyta) Deutschlands.- In: Bundesamt für Naturschutz (Hrsg.): Rote Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands. Schr.-R. f. Vegetationskde. (28), 21-187. Bonn-Bad Godesberg.
- Kurz, H., Küver, B., Bullmer, E., Bracht, H., Hentschel, H.-H., Lindner-Effland, M., Billerbeck, K., Stiller, G. (1997): Umweltverträglichkeitsuntersuchung zur Anpassung der Fahrinne der Unter- und Außenelbe an die Containerschifffahrt – Schutzgut Tier und Pflanzen, terrestrische Lebensgemeinschaften. Materialband 6, Anhang 1: 431 S. + 306 Karten. Hamburg.
- Mierwald, U. & K. Romahn (2006): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen in Schleswig-Holstein. - LANU SH - Natur - RL 18-1, 122 S.
- Neubecker, J. (2002): Das E+E-Vorhaben Schierlings-Wasserfenchel – eine Projektevaluation. - Schr.-R. f. Vegetationskde. (36), 125-129. Bundesamt für Naturschutz, Bonn.
- Neubecker, J.: Köhler, S.; Obst, G. & Jensen K. (2005): Der Schierlings-Wasserfenchel – Erfolgreiche Ansiedlung einer prioritären FFH-Art an der Elbe – Naturschutz und Landschaftsplanung, Heft 8, S. 248 ff.

- Poppendieck, H.-H.; Kallen, H. W.; Brandt, I. & Ringenberg, J. (1998): Artenhilfsprogramm. Rote Liste und Florenliste der Farn- und Blütenpflanzen von Hamburg. - In: Naturschutz und Landschaftspflege in Hamburg, Schriftenreihe der Umweltbehörde Hamburg (48). 114 S.
- Poschlod, P., Kleyer, M. & O. Tackenberg (2000): Databases on life history traits as a tool for risk assessment in plant species. - Z Ökologie u. Naturschutz 9: 3-18.
- Preisinger, H. (1991): Strukturanalyse und Zeigerwert der Auen- und Ufervegetation im Hamburger Hafen- und Hafенrandgebiet – Dissertationes Botanicae 174, Berlin, Stuttgart: J. Cramer.
- Richards, E.J. (1997): DNA methylation and plant development – Trends in Genetics 13: 319-323.
- Schlichting, C.D. (1986): The evolution of phenotypic plasticity in plants – Ann.. Rev. Ecol. Syst. 17: 667-693.
- Sculthorpe, C.D. (1985): The Biology of Aquatic Vascular Plants – 2. Aufl., Koeltz Scientific Books.
- Sultan (2000): Phenotypic Plasticity for plant development, function and life history – Trends in Plant Science, Vol.5, No. 12.

Danksagung

Vielen Dank an den Botanischen Verein für die Bereitschaft, die Projektleitung des E+E-Vorhabens zu übernehmen und vielen Dank an meine Projektpartner für die schöne, anregende Arbeitszeit. Herr Prof. Dr. Peter Poschlod hat hilfreiche Anregungen zur Konzipierung des Versuchs zur phänotypischen Plastizität und Herrn Prof. Dr. Kai Jensen wertvolle Ratschläge zur Auswertung des Versuchs gegeben. Für die kritische Durchsicht des Manuskripts danke ich Herrn Dr. Poppendieck und Herrn Dr. Preisinger.

Anschrift der Verfasserin

Dipl.-Biol. Jacqueline Neubecker
Diekskamp 1 L
22949 Ammersbek
<jacqueline.neubecker@web.de>