

Ludwig Leiner (1830-1901), sein schönstes Herbarblatt und *Utricularia australis* R. Brown (syn. *U. mutata* Leiner)

ROLF RUTISHAUSER

Zusammenfassung

Der folgende Bericht schildert den Stand der taxonomischen Bearbeitung der Karnivorengattung *Utricularia* (Wasserschlauch, Fam. Lentibulariaceae) in Mitteleuropa vor 100 bis 150 Jahren im Vergleich zu heute. Der deutsche Apotheker und Naturforscher Ludwig Leiner beschrieb 1852 *U. mutata* als neue Art. Später zeigte sich, dass es sich um eine lokale Form des weitverbreiteten Südlichen Wasserschlauchs (*U. australis* R. Brown) handelt. Vorgestellt werden schließlich einige morphologische Besonderheiten von *Utricularia*, insbesondere von *U. australis*.

1 Einleitung

In einer Abhandlung über die Gattung *Utricularia* und ihre Vertreter in der heimischen Flora ermuntert LUDWIG LEINER (1873) nach boshafteren Vorbemerkungen seine Apotheker-Kollegen zum Botanisieren: „Ich aber möchte gerne dazu auffordern, ... das neben Physiologie, Chemie und Mikroskop vernachlässigte Botanisieren wiederum mehr aufzunehmen. Ist doch manche Gattung unserer deutschen Flora noch nicht der Gestalt nach genugsam gekannt, ist es doch so schön und gesund, den Dampf lufttrüber Laboratorien dann und wann zu tauschen mit dem freien wilden Wald und Riede.“ Er schließt seine Wasserschlauch-Abhandlung mit den Worten: „Wie bei allen Pflanzen, die in Sümpfen, Gräben und Tümpeln wachsen, ist der Formen-Reichthum auch bei den Utricularien groß, und ich bitte meine deutschen Kollegen, dieser Gattung wieder neue Aufmerksamkeit zu schenken.“

Ludwig Leiners Aufruf, auch in Mitteleuropa noch unbeschriebene Utricularien zu entdecken, entspringt dem damaligen Zeitgeist. Seit Linnés Auftakt im Jahre 1753 waren erst der Echte Wasserschlauch (*Utricularia vulgaris* L.) und der Kleine Wasserschlauch (*U. minor* L.) bekannt. Weitere vier in Mitteleuropa vor-

kommende Arten wurden zwischen 1800 und 1857 beschrieben: im Jahre 1800 der Mittlere Wasserschlauch (*U. intermedia* Hayne), 1810 der Südliche Wasserschlauch (*U. australis* R. Brown), 1830 Bremis Wasserschlauch (*U. bremii* Heer ex Koell.) und 1857 noch der Blassgelbe Wasserschlauch (*U. ochroleuca* R. Hartman) (vgl. TAYLOR 1989). In dieser Euphorie kam es auch zu Neubeschreibungen von Artnamen, die nachher als Synonyme eingezogen werden mussten. So wurde die heute als *U. australis* akzeptierte Art im vorletzten Jahrhundert zum Beispiel unter folgenden Namen beschrieben: im Jahre 1828 als *U. neglecta* Lehmann, in den Jahren 1852 (beziehungsweise 1873) als *U. mutata* Leiner, dann 1859 als *U. vulgaris* L. var. *mutata* (Leiner) Döll, 1861 als *U. vulgaris* L. var. *neglecta* (Lehmann) Cosson et Germain, und schließlich 1871 als *U. pollichii* F. Schultz (vgl. DÖLL 1859, GLÜCK 1906, BAUMANN 1911, CASPER 1974, TAYLOR 1989).

2 Die einheimischen Arten der Gattung *Utricularia*

Die Gattung *Utricularia* umfasst weltweit mindestens 220 Arten (BARTHOLOTT & al. 2004). In Europa kommen neun Arten vor. Ausführliche Darstellungen der sieben in Mittel- und Nordeuropa heimischen Wasserschlauch-Arten finden sich in BUCHENAU (1865), GLÜCK (1906, 1936), CASPER (1974), THOR (1988), TAYLOR (1989), KLEINSTEUBER (1996) sowie AICHELE & SCHWEGLER (2000). Diese lassen sich drei Sammelarten zuordnen: *U. vulgaris* agg. (mit *U. vulgaris* L. sensu stricto und *U. australis* R. Brown), *U. minor* agg. (mit *U. minor* L. s.str. und *U. bremii* Heer ex Koell.) und schließlich *U. intermedia* agg. (mit *U. intermedia* Hayne s.str., *U. ochroleuca* R. Hartman und *U. stygia* Thor). Von den 24 *Utricularia*-Belegen in Leiners Herbarium (KONL) gehören 14 Bogen zu

U. australis, sieben Bogen zu *U. minor* s.str., ein Bogen zu *U. bremii* und die restlichen zwei Belege zu *U. intermedia* s.str.

Es ist hier nicht der Platz, die differenzierenden Merkmale zwischen den sieben erwähnten Arten aufzuzählen. Interessant ist, dass bei vier Arten, nämlich bei *U. australis*, *U. bremii*, *U. ochroleuca* und *U. stygia* die Samenbildung fast immer unterbleibt (KLEINSTEUBER 1996, SCHLEGEL 1999, ARAKI & KADONO 2003). Schon MEISTER (1900) hat den Verdacht geäußert, dass die meist sterilen Arten Kreuzungsprodukte mit Meiosestörungen seien (vgl. auch CASPER 1974, S. 536). Leider existieren bis heute keine eindeutigen Beweise für diese Bastardhypothese. *Utricularia australis* zeigt starke Störungen in der Pollenreifung (CASPER & MANITZ 1975). Dazu TAYLORS (1989, S. 604) Kommentar: „It seems possible that *U. australis* could be, not one, but a series of several dysploid vegetative apomicts.“ [Möglicherweise besteht *U. australis* nicht nur aus einem, sondern aus einer ganzen Reihe vegetativer Apomikten mit Abweichungen in der Chromosomenzahl.] Die Ausbreitung und Bestandesvermehrung erfolgt bei den sterilen Arten vegetativ, insbesondere durch Verdriften von Winterknospen (Turionen, vgl. Tafel 1, ARAKI & KADONO 2003).

3 *Utricularia mutata* Leiner: Taxonomische Probleme mit einem schönen Exemplar aus Leiners Herbarium

Ludwig Leiner sammelte wohl 1852 in einer Lehmgrube zwischen Konstanz und Gottlieben eine für ihn neue Wasserschlauch-Art, die er *Utricularia mutata* nannte und erst 1873 als neue Art publizierte (LEINER 1873). Aus dieser Lehmgrube existieren drei Herbarbelege (KONL 13.839, 13.841 und 13.842). Zwei davon erregen unsere Aufmerksamkeit (Tafel 1 und 2). Auf dem einen Herbarbogen (KONL 13.841) ist zusätzlich eine Buchdruck-Farbzeichnung mit einer Übersicht und fünf Details aufgeklebt (Tafel 1, oben links). Diese Skizzen hat Leiner selbst angefertigt („*Utricularia mutata* mihi, Leiner fec. 1852“). Die Übersichtszeichnung entspricht zumindest im Blütenstandsbereich

genau der Pflanze des Herbarbelegs KONL 13.839 (Abb. 2). Zumindest für Leiner (1873, S. 47) scheint klar zu sein, dass seine *Utricularia mutata* eine „gute“ Art ist, die er wie folgt charakterisiert: „Stengel 13 – 18 Centim. hoch, 2 bis 7 Blumen in lockerer Aehre tragend. Blätter vieltheilig, alle flottierend, dichotom, selten zu drei haarförmig. Bläschen auf kaum sichtbaren Stielchen. Sporn konisch, etwas länger als die Unterlippe. Oberlippe seicht gespalten, eingebuchtet, länger als der Gaumen. Krone geschlossen am Schlund. Antheren verwachsen. Kelch gelblichgrün, ohne Streifen der Bremii. Blume wie die ganze Tracht der der vulgaris ähnlich, dottergelb, Gaumen bis in die Lippe herab mit orangefarbenen undeutlichen Streifen. Deckblättchen halbstengelumfassend geöhrelt. Vereint in der Tracht der vulgaris Eigenschaften der intermedia und Bremii.“

Unklar ist, ob Leiner *Utricularia mutata* je als neue Art gültig publiziert und mit einer lateinischen Artdiagnose versehen hat. Der Geh. Hofrath J. CH. DÖLL (1859, S. 645) lieferte in seiner Flora des Grossherzogthums Baden das erste publizierte Dokument, in dem Leiners neue Art erwähnt ist und zwar mit folgenden Worten: „*Utricularia mutata* L. Leiner in Briefen“. Für Döll selber ist Leiners neue Art jedoch nur eine Varietät von *U. vulgaris* L. Er schreibt zu *U. mutata*: „Diese auffallende Varietät ist von Apotheker Leiner bei Gottlieben, unweit Constanx, ganz nahe an der Gränze unseres Gebietes entdeckt worden und dürfte wohl auch noch auf badischem Gebiet aufzufinden sein.“ In Leiners Herbarium findet sich auch noch ein vierter Beleg von *U. mutata* aus dem Jahre 1860 und zwar aus dem „St. Katharina-Moor unweit Constanx“ (KONL 13.840). Wie bereits oben erwähnt, wurde die von Leiner beschriebene *U. mutata* bereits von H. GLÜCK (1906) eingezogen und zu *U. neglecta* Lehmann gestellt. Spätere Bearbeiter (z.B. CASPER 1974, TAYLOR 1989) haben dann auch *U. neglecta* als eigene Art verschwinden lassen, indem sie diese mit *U. australis* R. Brown vereinigten. Diese Art weist nun ein weites Areal auf, das von Europa bis Ostasien (inkl. Japan), Südost-Australien und Neuseeland reicht. *Utricularia australis* kommt auch in Zentral- und Südafrika vor, fehlt aber in Amerika (CASPER 1974, TAYLOR 1989).

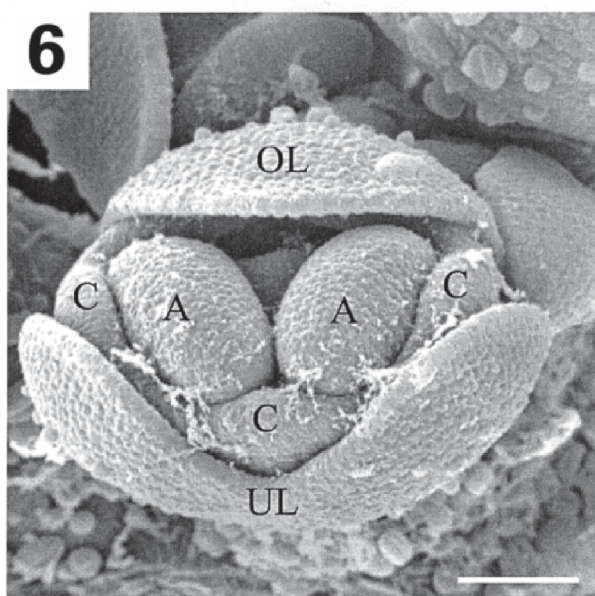
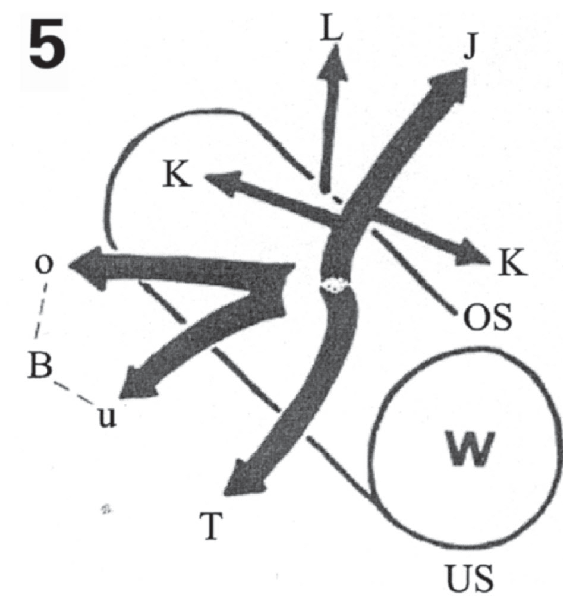
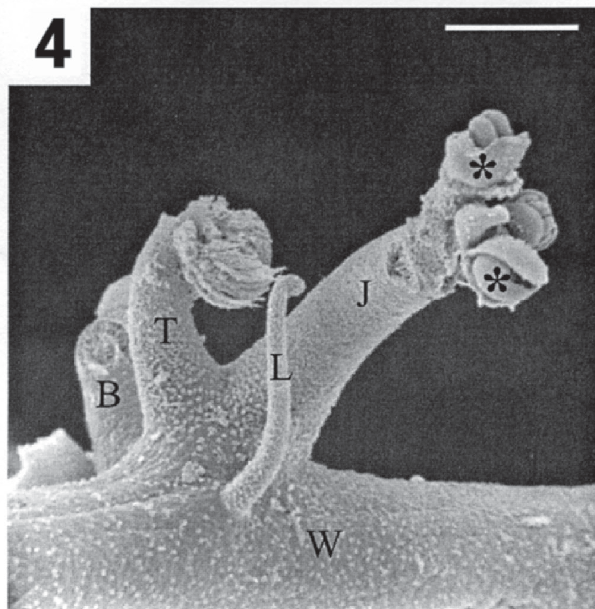
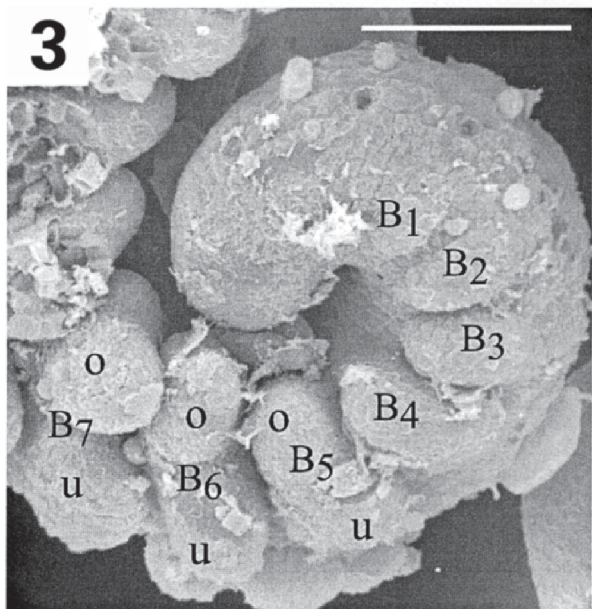
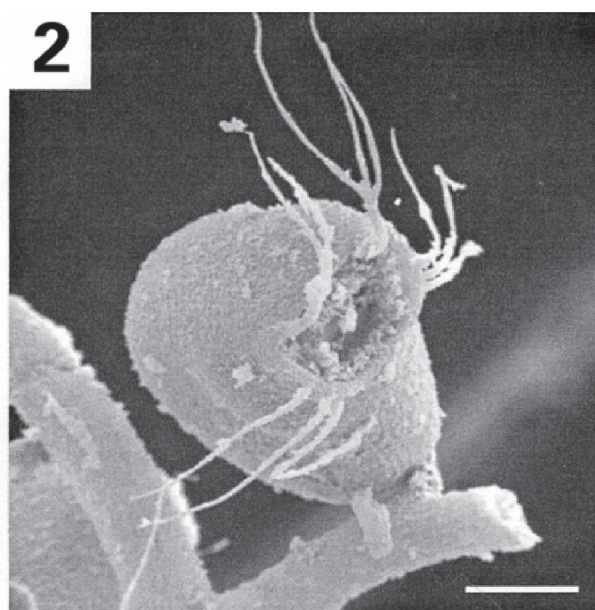
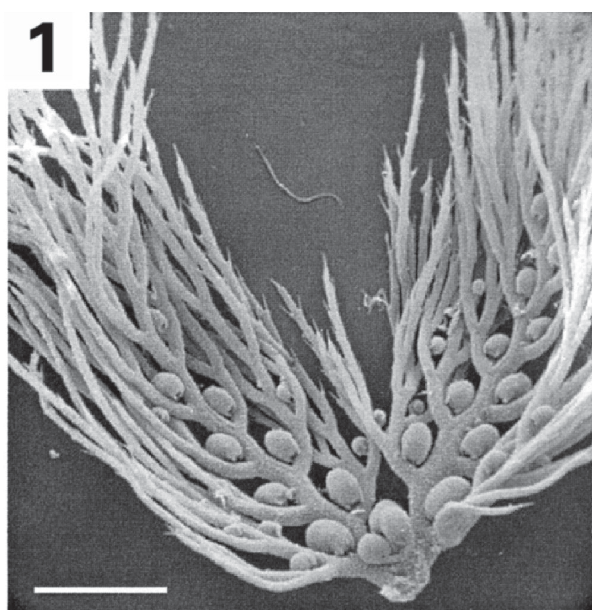
4 Die außergewöhnliche Morphologie der Wasserschlauch-Arten am Beispiel von *Utricularia australis* (syn. *U. mutata*, *U. neglecta*)

Die Wasserschläuche (*Utricularia*) sind schon lange dafür bekannt, dass ihr Bau völlig von dem Muster abweicht, das andere Blütenpflanzen auszeichnet (BUCHENAU 1865, GOEBEL 1891). Wurzeln scheinen ganz zu fehlen. Allen Utricularien gemeinsam ist der Besitz von Fangblasen (Abb. 3, 4). Der vegetative Aufbau der Utricularien wird von dem eigentümlichen Prinzip beherrscht, dass bei ihnen „alles aus allem“ entstehen kann (GOEBEL 1928). Dies trifft für die einheimischen aquatischen Arten ebenso zu wie für die auf die Tropen und Subtropen beschränkten terrestrischen und epiphytischen Arten (BRUGGER & RUTISHAUSER 1989, TAYLOR 1989, SCHLEGEL 1999, RUTISHAUSER & ISLER 2001). Schon HUGO GLÜCK (1906) und EUGEN BAUMANN (1911) haben auf Unschärfen in der Abgrenzung von Blatt und Stängel (Sprossachse) bei Utricularien aufmerksam gemacht. Der weitgehende Polymorphismus der vegetativen Organe weist nach Glück (1906, zitiert nach BAUMANN 1911, S. 437) „mit unabwiesbarer Notwendigkeit zu der Erkenntnis hin: Die Anschauung, dass Blatt und Achse unbedingt getrennte Gebilde sein müssen, ist ein von der Morphologie aufgestellter Glaubenssatz. *Utricularia* liefert den unzweideutigen Beweis, dass eine wirkliche Grenze zwischen Blatt und Achse nicht existiert.“

Am Beispiel des Südlichen = Verkannten Wasserschlauchs (*Utricularia australis*, syn. *U. neglecta*, *U. mutata*) werden die obigen Aussagen illustriert. Weiterführende Informationen finden sich zum Beispiel bei SATTLER & RUTISHAUSER (1990). Typisch für die meisten aquatischen Utricularien der Sektion *Utricularia* (vgl. TAYLOR 1989) sind zweilappige Blätter, deren Hälften gefiedert und mit Fangblasen versehen sind (Abb. 1, 2). Die zweilappigen Blätter stehen in zwei Zeilen an den Achsen sogenannter „Wassersprosse“ (Abb. 5). Die embryonalen Spitzen dieser Wassersprosse sind eingerollt (Abb. 3). Deren konkave Seite wird im ausgewachsenen Zustand zur Oberseite des im Wasser schwebenden Wassersprosses. Diese

trägt bei *U. australis* und anderen Vertretern der *U.-vulgaris*-Gruppe fädige „Luftsprosse“ (L), die ohne Tragblatt der Oberseite der Wasserspross-Achse entspringen (W in Abb. 4, 5). Der Name „Luftspross“ für diese mit Schuppen versehenen Fäden ist gebräuchlich, wenn auch etwas irreführend (GLÜCK 1906, CASPER 1974). Diese „Luftsprosse“ erreichen zwar die Wasseroberfläche und mögen wohl auch den Gasaustausch fördern, sie treten aber im Gegensatz zu den Blütenständen nicht über die Wasseroberfläche empor. Die Blütenstände (J in Abb. 4, 5) entstehen wie die Luftsprosse ebenfalls entlang der Oberseite der Wasserspross-Achsen (W). Häufig finden sie sich in der Nähe eines seitlich stehenden Blattes (B in Abb. 4, 5). Jeder Blütenstand bildet an seiner Basis mindestens einen tragblattlosen Tochterspross, der wiederum zu einem langen Wasserspross werden kann oder als kurzer „Krallenspross“ zur Stabilisierung des aus dem Wasser ragenden Blütenstands dient. Ein 1cm langer Krallenspross (mit winzigen krallenförmigen Blättchen) lässt sich schön am Herbarbogen KONL 13.840 in Leiners Herbarium beobachten. Gewisse nicht-europäische Arten der aquatischen Sektion *Utricularia* (z.B. *U. aurea* Lour.) können anstelle von Krallensprossen auch aufgeblasene Schwimmkörper tragen, welche den Blütenstand noch effizienter stabilisieren (RUTISHAUSER 1993).

Am Anfang dieses Kapitels wurde darauf hingewiesen, dass im vegetativen Bau der Utricularien „alles aus allem“ werden könne. Dies trifft aber nicht zu für die reproduktiven Teile (Blütenstände, Blüten), was bereits BUCHENAU (1865) erkannt hat. Die Blütenstände der Utricularien scheinen sich daran zu „erinnern“, dass sie als Mitglieder der Dikotylen eigentlich Sprosssysteme mit Tragblättern und Achseltrieben bauen sollten. Nach einigen leeren Schuppen folgen an der Blütenstandsachse Blüten, die je einem schuppenförmigen Tragblatt entspringen (Tafel 1 oben links, Abb. 4). Der junge Blütenkelch zeigt neben dem ungeteilten Oberlappen (OL) bereits den für *Utricularia* typischen zweizipfligen Unterlappen (UL in Abb. 6). Dazwischen entwickeln sich die fünf basal verwachsenen Kronblätter (C) und die beiden für alle Lentibulariaceae charakteristischen Staubblätter (A). Hinter den sich



frühzeitig vergrößernden Staubblattprimordien bleibt der embryonale Fruchtknoten anfangs noch verborgen (Abb. 6).

5 Schlusswort

Zu Ludwig Leiners Zeiten und auch heute wurden und werden die Wasserschläuche als sonderbare karnivore Gewächse bewundert. Mit Peter Taylors Monographie (1989) fand die taxonomische Bearbeitung der Gattung *Utricularia* einen vorläufigen Abschluss. Die Erforschung der Vertreter dieser Gattung geht aber auf verschiedenen Ebenen weiter, auf der molekular-systematischen ebenso wie auf der ökologischen und morphologisch-entwicklungsbiologischen Ebene (vgl. dazu ARAKI & KADONO 2003, JOBSON & al. 2003, MÜLLER et al. 2004, SIROVA & al. 2003, BARTHLOTT & al. 2004, RUTISHAUSER 2004).

6 Literatur

- AICHELE, D. & SCHWEGLER, H.-W. 2000: Die Blütenpflanzen Mitteleuropas, Band 4, 2. Aufl.: 528 S.; Franckh-Kosmos, Stuttgart.
- ARAKI, S. & KADONO, Y. 2003: Restricted seed contribution and clonal dominance in a free-floating aquatic plant *Utricularia australis* R. Br. in southwestern Japan. – *Ecological Research* 18(5): 599-609.
- BARTHLOTT, W., POREMBSKI, S., SEINE, R. & THEISEN, I. 2004: Karnivoren. Biologie und Kultur Fleischfressender Pflanzen. – 224 S.; Eugen Ulmer, Stuttgart.
- BAUMANN, E. 1911: Die Vegetation des Untersees (Bodensee). Eine floristisch-kritische und biologische Studie. – Archiv Hydrobiol., Supplementband 1: 554 S.; Stuttgart.
- BRUGGER, J. & RUTISHAUSER, R. 1989: Bau und Entwicklung landbewohnender *Utricularia*-Arten. – Bot. Helvet. 99: 91-146.
- BUCHENAU, F. 1865: Morphologische Studien an deutschen Lentibularieen. – Botan. Zeit. 23 (8-12): 61-66, 69-71, 77-80, 85-91, 93-99 (+ Tafeln III, IV); Leipzig.
- CASPER, S.J. 1974: Lentibulariaceae. – In: HARTL D. & WAGENITZ G. (Hrsg.), G. Hegis Illustrierte Flora von Mitteleuropa: 506-550; C. Hanser, München.
- CASPER, S.J. & MANITZ, H. 1975: Beiträge zur Taxonomie und Chorologie der mitteleuropäischen *Utricularia*-Arten. II. – Feddes Repert. 86: 211-232.
- DÖLL, J.C. 1859: Lentibularieen – In: Flora des Großherzogthums Baden 2: 643 – 647; G. Braun'sche Hofbuchhandlung, Karlsruhe.
- GLÜCK, H. 1906: Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse 2: Untersuchungen über die mitteleuropäischen *Utricularia*-Arten, über die Turionenbildung bei Wasserpflanzen, sowie über *Ceratophyllum*. – 644 S.; G. Fischer, Jena.
- GLÜCK, H. 1936: Pteridophyten und Phanerogamen. – In: PASCHER A. (Hrsg.), Die Süßwasser-Flora Mitteleuropas 15: 463 S.; G. Fischer, Jena.
- GOEBEL, K. 1891: Morphologische und biologische Studien. 5. *Utricularia*. – Ann. Jardin Botan. Buitenzorg 9: 41-119.
- GOEBEL, K. 1928: Organographie der Pflanzen 1, 3. Aufl. – 651 S.; Fischer, Jena.
- JOBSON, R.W., PLAYFORD, J., CAMERON, K.M. & ALBERT, V.A. 2003: Molecular phylogenetics of Lentibulariaceae inferred from plastid rps16 intron and trnL-F DNA sequences: Implications for character evolution and biogeography. – System. Bot. 28: 157-171.
- KLEINSTEUBER, A. 1996: Lentibulariaceae. – In: SEBALD, O., SEYBOLD, S., PHILIPPI, G. & WÖRZ, A. (Hrsg.). Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-

Abb. 1-6: *Utricularia australis* (syn. *U. neglecta*, *U. mutata*), rasterelektronenmikroskopische Darstellungen aus dem REM-Labor der Botanischen Institute (Universität Zürich). **1** Zweilappiges Laubblatt mit gefiederten Lappen und Fangblasen an der Basis der Fiedern zweiter Ordnung. Maßstab = 1 mm. **2** Fangblase mit Öffnung und Antennen aus der Nähe betrachtet. Maßstab = 0,5 mm. **3** Eingerollte embryonale Spitze eines Wassersprosses mit sich verlängernder Blattzeile: B1 = jüngstes gut sichtbares Blattprimordium, B7 = ältestes noch abgebildetes Blatt mit Oberlappen (o) und Unterlappen (u). Maßstab = 50 µm. **4** Oberer Sektor einer Wasserspross-Achse (W) mit fädigem „Luftspross“ (L) und dicker Blütenstandsachse (J), an der basal und ohne Tragblatt ein Tochterspross (T) entspringt. Maßstab = 1 mm. **5** Schematische Darstellung eines dorsiventral gebauten Wassersprosses (OS = Oberseite, US = Unterseite). Dargestellt sind die seitliche Lage des zweilappigen Blattes (B) mit Oberlappen (o) und Unterlappen (u). Die „Luftspresse“ (L) entspringen exakt dem oberen Sektor (OS), während die schief dazwischen erscheinende Blütenstandsachse (J) mit einem basalen Tochter-Wasserspross (T) und weiteren extra-axillären Krallensprossen (K) versehen sein kann. **6** Aufsicht auf Blütenanlage mit Kelch-Oberlappen (OL) und Kelch-Unterlappen (UL), dazwischen Kronzipfel (C) und zwei Staubblätter (A). Maßstab = 100 µm.

- Württembergs, Band 5: 398-416; E. Ulmer, Stuttgart.
- LEINER, L. 1873: Die Gattung *Utricularia*. – Archiv der Pharmacie, 3. Reihe, 2 (1): 46-48.
- MEISTER, F. 1900: Beiträge zur Kenntnis der europäischen Arten von *Utricularia*. – Mémoires de l'Herbier Boissier 12: 1-40 (+ Tafeln III, IV).
- MÜLLER, K., BORSCH, T., LEGENDRE, L., POREMBSKI, S., THEISEN, I. & BARTHOLOTT, W. 2004: Evolution of carnivory in Lentibulariaceae and the Lamiales. – Plant Biology 6: 477-490.
- RUTISHAUSER, R. 1993: The developmental plasticity of *Utricularia aurea* (Lentibulariaceae) and its floats. – Aquat. Bot. 45: 119-143.
- RUTISHAUSER, R. 2004: Der Bauplan abweichend gebauter Blütenpflanzen (Misfits). Kontinuumsmodell (FAM) ergänzt Klassisches Modell (ClAM). – 20 S., 9 Tafeln; Galunder-Verlag, Elsenroth. [im Druck]
- RUTISHAUSER, R. & ISLER, B. 2001: Fuzzy Arberian Morphology: *Utricularia*, developmental mosaics, partial shoot hypothesis of the leaf and other Famous ideas of Agnes Arber (1879-1960) on vascular plant bauplans. – Ann. Bot. 88: 1173-1202.
- SÄTTLER, R. & RUTISHAUSER, R. 1990: Structural and dynamic descriptions of the development of *Utricularia foliosa* and *U. australis*. – Canad. Jour. Bot. 68: 1989-2003.
- SCHLEGEL, M. 1999: Zwei Wasserschlaucharten im Vergleich: *Utricularia bremii* Heer und *Utricularia minor* L. – Diplomarbeit, 48 S.; Institut für Systematische Botanik der Universität Zürich.
- SIROVA, D., ADAMEC, L. & VRBAJ, J. 2003: Enzymatic activities in traps of four aquatic species of the carnivorous genus *Utricularia*. – New Phytologist 159 (3): 669-675.
- TAYLOR, P. 1989: The genus *Utricularia* – a taxonomic monograph. – 735 pp.; HMSO, London (Kew Bulletin Additional Series XIV).
- THOR, G. 1988: The genus *Utricularia* in the Nordic countries with special emphasis on *U. stygia* and *U. ochroleuca*. – Nordic Jour. Bot. 8: 219-225.

Anschrift des Autors:

Rolf Rutishauser
Institut für Systematische Botanik
der Universität Zürich
Zollikerstraße 107
CH-8008 Zürich