letztgenannten Art im Herbste, sondern erst im Laufe des Winters erfolgen. Th. Schmucker stellte auf experimentellem Wege fest, dass in sandigen, trockenen Böden alle oberirdischen Stengel-Verzweigungen unterbleiben, die Pflanzen 1-achsig und völlig aufrecht werden und frühzeitig die Laubblätter verlieren, während unterirdisch die Bildung von regelmässig ausgebildeten Ausläufern mit Knöllchen regelmässig, wenn auch in verminderter Zahl vor sich geht. Gut genährte Pflanzen hingegen verzweigen sich sehr reichlich und ihre Nebenachsen, bisweilen auch die meist schrägwachsende Hauptachse, zeigen deutlich eine Neigung zu Plagiotropie und Ausläuferform. Gegen die Lichtentziehung ist die Pflanze sehr empfindlich und antwortet auf eine längere Verdunkelung des photophilen Hauptsprosses mit der Aufrichtung der Nebenachsen. Dieselbe Erscheinung tritt ein, wenn die Pflanze ihres Gipfelsprosses beraubt wird. Nach Goebel bilden die Keimpflänzchen zunächst nur einen oberirdischen Spross. In den Achseln der unteren Laubblätter bilden sich Zweige, die sich nach der Erde zu wenden (Geotropismus), kleiner werdende Laubblätter tragen, zuletzt in den Boden eindringen und dort zur Bildung von Schuppenblättern gelangen. Werden die gewöhnlich im Frühling austreibenden Knöllchen, deren sich entwickelnder Spross regelmässigerweise bis zur Bildung eines Blütenstandes gelangen sollte, in warm gehaltenen Räumen bereits im Winter zur Weiterentwicklung angeregt, so wird der austreibende Spross, nachdem er mehrere Zentimeter Höhe erreicht hat, durch die scharfe Einkrümmung der Spitze nach unten wieder zu einem in den Boden eindringenden Ausläufer. Bisweilen unterbleibt auch ein Austreiben über den Erdboden vollständig und es bildet sich nur ein unterirdischer Ausläufer. Die Erklärung dieser eigenartigen Erscheinungen sucht Goebel in stofflichen Verschiedenheiten. Die Regenerationsfähigkeit der Pflanze ist sehr gross. Ueber solche bei den Knöllchen vgl. R. Dostál und V. Morávek (Das Sachssche Phänomen bei Knollen. Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft. 1925. Bd. XLIII). Die Blüteneinrichtung ist dieselbe wie bei den beiden anderen heimischen Arten. Die Pollenübertragung geschieht vorwiegend durch Schwebfliegen.

95. Fam. **Hydrocaryáceae**[1]). Wassernussgewächse.

Als einzige Gattung gehört Trápa hieher.

CCCCLXXXXII. **Trápa**[2]) L. Wassernuss.

Einjährige Wasserpflanzen mit quirlständigen, assimilierenden Nebenwurzeln und mit Schwimmblattrosetten treibenden Langsprossen. Submerse Laubblätter wechselständig, lineal, vergänglich. Schwimmblätter mit meist aufgeblasenem, lufterfülltem Stiel, rautenförmiger bis kreisrunder Spreite und kleinen, scheinbar mehrteiligen, hinfälligen Nebenblättern. Blüten einzeln in den Blattachseln, zwitterig, strahlig (eigentlich krypto-dorsiventral), 4-zählig (vgl. Fig. 2268 d). Blütenachse den unteren Teil des Fruchtknotens becherförmig, doch ohne Bildung einer freien Hypanthiumröhre umschliessend. Kelchblätter 4, in der Knospe klappig, postfloral alle oder nur die seitlichen in Dornen auswachsend. Kronblätter 4, frei, klein, in der Knospe dachig. Staubblätter 4, mit einwärts gewendeten Staubbeuteln. Pollenkörner (Taf. 190, Fig. 1 c) dünnwandig, 3-warzig, vergänglich. Diskus zwischen den Staubblättern und dem Fruchtknoten krönchenförmig, wellig gefaltet und gezähnelt, postfloral zu einem Borstenkranz auswachsend. Fruchtknoten halbunterständig, 2-fächerig, in jedem Fach mit einer umgewendeten, hängenden, apotropen Samenanlage (von denen reift jedoch nur 1); Griffel pfriemlich, mit kopfiger Narbe, postfloral abfallend. Frucht eine einsamige, steinfruchtartige Nuss, von der vergrösserten Blütenachse und dem erhärtenden Kelch mit seinen meist 2 oder 4 Dornen umschlossen, mit

[1]) Bearbeitet von Dr. H. Gams unter Benützung von Manuskripten von Prof. Dr. O. v. Linstow und Dr. Emil Schmid. — Das Wort Wassernuss ist die wörtliche Uebersetzung des griech.: ὑδροκάρυον [hydrokáryon].

[2]) Das ursprünglich wohl germanische, Falle bedeutende Wort ist über das Italienische (tráppola usw.) und Französische (trape, chausse-trape) ins Spätlatein (calcitrapa = Fussangel) eingedrungen und wurde auf unsere Pflanze erst von Linné übertragen, da die bis dahin allgemein üblich gewesenen antiken Namen tribulus und griech. τρίβολος (tríbolos], die bereits im Altertum ausser für Trapa (tribulus aquaticus, als τρίβολος ἔνυδρος [tríbolos énydros] schon bei Theophrast) auch für eine Zygophyllacee (Bd. V/1, pag. 42) gebräuchlich waren, für diese vorbehalten blieben (einige vorlinnéische Autoren wie Lonitzer brauchten ihn auch für Caucalis und Xanthium). Ob diese Namen ursprünglich Klettpflanzen oder Fanggeräte aus Metall bezeichnet haben, für die sie ebenfalls gebraucht wurden, ist ungewiss. Tribulus wurden auch Hagebutten genannt.

Universitäts- und Landesbibliothek Düsseldorf
urn:nbn:de:hbz:061:2-170692-p0220-7
DFG

runder Scheitelöffnung. Samen eckig-herzförmig, glatt, hellbraun, ohne Endosperm. Keimling gerade, mit sehr ungleichen Keimblättern (das eine zu einem in der Frucht bleibenden, diese fast ganz erfüllenden, gestielten Stärkespeicher umgebildet, das andere viel kleiner, sitzend, schuppenförmig); Würzelchen kegelförmig, aufwärts gerichtet.

Die von vielen Autoren zu den Oenotheraceae oder Onagraceae gestellte und wohl auch von deren Tribus Jussieueae abzuleitende Gattung ist trotz ihren hohen Alters doch nicht primitiv, sondern ähnlich wie die gleichfalls verwandten, teilweise in Anpassung an das Wasserleben stärker reduzierten Halorrhagidaceae so hochgradig spezialisiert, dass sich die Aufstellung einer eigenen Familie rechtfertigt. Franziska Stein (Oesterr. Botan. Zeitschrift. Bd. LXV [1915] nr. 2) hat in den Epidermiszellen der Blattunterseite und des Stengels von Trapa natans die bei vielen Oenotheraceen und bei den Hippuridaceen festgestellten „Oelkugeln" gleichfalls nachgewiesen.

Die ältesten bisher bekannten Trapa-Arten treten in der nordamerikanischen Oberkreide auf: Trapa boreális Heer (Fig. 2262 a, b) von der Emscherstufe Westkanadas bis ins Alttertiär von Alaska, Sachalin, Japan und Sibirien, die auf Blattrosetten begründeten T. microphýlla Lesqu. (wohl mit voriger zu vereinigen) und T. cuneáta im nordamerikanischen Senon (erstere bis ins Untereozän, wo die gleich den vorigen 2-dornige T. Wilcoxénsis dazukommt). Im Miozän war die Gattung in Amerika noch durch 2 Arten (T. Americána, T. occidentalis) spärlich vertreten, im Pliozän nur noch durch 1 (T. Alabaménsis in Südalabama) und starb in der Neuen Welt ähnlich wie die Wildpferde zu Beginn des Diluviums aus. In Europa erscheinen die ältesten Reste im Mitteleozän: die wohl sehr ursprüngliche T. Crednéri Schenk in der Braunkohle von Leisnig in Sachsen (vgl. Schenk in Botan. Zeitung Nr. 25, 1877), zweifelhafte Blattreste (Trapophýllum) in Oberitalien, im Obereozän T. Pomélii (Sap.) Boulay in Frankreich. Vielleicht haben sich diese aus noch unbekannten Stammformen im Gebiet der heutigen Arktis entwickelt. Von den mitteltertiären Arten war T. Silesíaca Goeppert (Fig. 2262 e, f) über einen grossen Teil von Europa verbreitet, wogegen andere, ebenfalls den heutigen recht nahestehende Arten nur von vereinzelten Fundorten bekannt sind (T. Assmanniána Goepp. in Schlesien, T. ceretána Rér. in Frankreich, T. Yokoyámae Nath. in Japan). Im Pliozän und ältesten Diluvium Portugals (Mealhada), Oberitaliens (Leffe, Morla) und Thüringens (Rippersroda bei Arnstadt) tritt mit T. Héeri[1]) Fritsch (inkl. T. bituberculáta Heer) nochmals eine altertümliche, kleinfrüchtige Art (Fig. 2262 d) auf; daneben ist aber auch schon T. natans bis England (glazial erloschen), Holland, Brandenburg und Oberschlesien verbreitet.

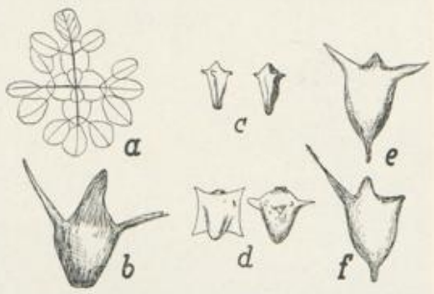


Fig. 2262. Trapa-Arten aus der Kreide und dem Tertiär. *a* Rosette von Tr. borealis Heer var. microphylla (Lesqu.) aus der Kreide (Laramie-Schichten) von Nordamerika. *b* Frucht von Tr. borealis Heer aus dem Alttertiär von Alaska. *c* Früchte von Tr. Credneri Schenk aus dem Oligozän von Leisnig in Sachsen, *d* der Tr. Heeri Fritsch aus dem Pliozän von Rippersroda (Thüringen), *e* und *f* der Tr. Silesiaca Goeppert aus dem Miozän der Lausitz (nach Lesquereux, Heer, Schenk, Fritsch, Goeppert und Menzel).

Die heutigen Trapa-Formen, von denen über 100 beschrieben, aber grossenteils von sehr umstrittenem Wert sind, verteilen sich auf 3 oder 2 Gruppen: die der Trapa natans im weitesten Sinn, welche in der kleinfrüchtigen T. Maximoviczii Kosh. des Amurlandes und der Mandschurei einen verhältnismässig primitiven, in der japanischen T. anténnifer Lév. mit 5 (ob immer?) in lange Fäden auslaufenden Stacheln dagegen einen extrem spezialisierten Vertreter besitzt, und 2 asiatische Gruppen mit 2-stacheligen Früchten, die jedoch sonst nach Nakano und Makino von T. natans nicht spezifisch zu trennen sind. Besonders nah den zweistacheligen Natans-Rassen (vor allem der subsp. Verbanensis) steht T. bispinósa Roxb. (in Japan Ibobishi, in China und Südasien Singhara, paniphal, gaunri geheissen), in Ost- und Südasien und im tropischen Ostafrika (T. Africána Fleroff). Ihre Früchte sollen als Kräftigungsmittel und gegen Diarrhöe dienen. Durch ihre 6 1/2 cm breiten Früchte mit stark zurückgebogenen Hörnern stärker abweichend ist T. bicórnis L. f. (in China Kichi, king, ling, leng geheissen) in China, Cochinchina (neben der vielleicht nur als Rasse zu bewertenden T. Cochinchinénsis Loud.) und Nordostafrika (kaum spontan). Die grossfrüchtigen Arten werden in Asien nicht nur allgemein gesammelt und auf den Markt gebracht, sondern auch in mit Bambusstreifen begrenzten Wasserfeldern angebaut. T. bicornis soll nach Wilson jährlich gegen 1200 Zentner Nüsse liefern und zur Erntezeit 2000 Menschen mit 500 Kähnen beschäftigen.

---

[1]) Benannt nach Oswald Heer, geb. 1809 in Niederuzwil (Kt. St. Gallen), gest. 1883 als Professor der Botanik in Zürich, dem hervorragenden Paläontologen, der sich ausser durch seine grossen Werke über die „Urwelt der Schweiz" und das heutige Pflanzen- und Tierleben der Alpen vor allem auch durch seine „Flora fossilis arctica" (Zürich 1868—83) einen unvergänglichen Namen gemacht hat.

Universitäts- und Landesbibliothek Düsseldorf urn:nbn:de:hbz:061:2-170692-p0221-3 DFG

1996. Trapa nátans L. (= T. quadrispinósa Roxb.). Wassernuss, Hornnuss. Franz.: Cornue, cornuelle, châtaigne d'eau, marron d'eau, macre, saligot; dän.: Hornnöd; schwed.: Vattenöt, sjönöt; ital.: Tribolo aquatico, castagna d'acqua o di lago, trapa, im Tessin auch Tabaccher.

Taf. 190, Fig. 1 und Fig. 2262 bis 2270.

Die meisten Namen beziehen sich entweder auf den Standort: Wassernuss (auch volkstümlich), Seenuss (Kärnten), Weihernuss (z. B. Oberrhein), Weiherhörnli (Aargau) oder auf die Form der Frucht: Spitznuss (Oesterreich), Stachelnuss (an der Elbe), Stickwort (niederdeutsch), Stechkrallen (Schwaben), Stupfate Nuss (Kärnten). Häufig wird die essbare Frucht mit der der Kastanie verglichen: Wasserkäste, Wasserkest (Elsass, Niederösterreich, Steiermark, Kärnten), seltener mit Kletten und Disteln: Wasserklette, Meerdistel, oder mit Trüffeln: Wassertrüffeln. Andere Vergleiche enthalten: Ochsenköpfe, Teufelsköpfe (vielfach, z. B. Wittenberg), Teufelsköpfle (Hagenau), Düvelsköpp (Ostpreussen), Diebespfeife (Neuwied), Schellen (Siebenbürgen), Jesuitenmütze, Jesuitennüssle, Jesuitennuss, Hirschkrandl [Vergleich mit Hirschzähnen (Niederösterreich), Strümp, Timpenstuten und Tittenstuten ([nach einem Semmelgebäck] Lauenburg a. d. Elbe), Fussangel usw.; Traben und Traber sind aus dem lateinischen Namen umgebildet.

Fig. 2263. Mosaikfläche von Trapa natans L., bei Roxheim (Rheinpfalz). Phot. A. Brutschy, Seon (Schweiz).

Einjährige, wurzelnde Wasserpflanze. Primärwurzel schwach, früh durch Adventivwurzeln an Hypokotyl und Stengel ersetzt. Stengel oft mehrere (neben dem Haupstengel noch 1 oder 2 aus den Achseln der Keimblätter), unverzweigt, ± 1/2 bis 2 m lang, schlaff, stielrund, unten dünn, mit ± 5 bis 10 cm langen Gliedern, oben bis über 1 cm dick und kurzgliederig, im unteren Teil lineale, sitzende, ganzrandige, mit Ausnahme der untersten wechselständige, früh absterbende Tauchblätter und beiderseits am Grund dieser entspringende, gegen- bis quirlständige, vierzeilig gefiederte Adventivwurzeln treibend (physiognomisch und infolge ihres Chlorophyllgehalts auch physiologisch den Fiederblättern von Myriophyllum ähnlich); am gestauchten Sprossgipfel ± 30 bis 50 mosaikbildende Schwimmblätter. Aeussere Blattstiele ± 7 bis 17 cm lang, die inneren rasch kürzer, die meisten (wenigstens in kräftigeren Rosetten) in der Mitte mit einer Luftkammer führenden Auftreibung, wie die Blattunterseite, Blütenstiele und Kelche ± dicht mit oft gebräunten, ± langen Gliederhaaren besetzt, später oft verkahlend. Nebenblätter (Fig. 2268 b) klein, oft scheinbar mehrteilig, hinfällig. Blattspreite rautenförmig, ± 1 1/2 bis 4 1/2 cm lang und ungefähr ebenso breit bis etwas breiter, am Vorderrand mit bespitzten Zähnen (Fig. 2268 c), fiedernervig, lederig-fleischig, oberseits kahl, glänzend dunkelgrün oder durch Anthozyan ± gerötet, unterseits durch die oft dichten, bei manchen (besonders 2 hörnigen) Formen aber auch sehr schwach entwickelten Gliederhaare bräunlich oder braunfleckig, an den Nerven oft zottig. Blütenstiele einzeln in den Achseln der Schwimmblätter, zottig behaart, kurz, postfloral sich streckend, verdickend und abwärts krümmend. Kelchblätter 4, schmal 3-eckig, gekielt, mindestens am Kiel aussen zottig, postfloral verkahlend und zu starren Dornen auswachsend, nach Abwitterung der äusseren Gewebe meist mit stechender Spitze und Widerhaken versehen. Kronblätter verkehrt-eiförmig bis schmal-3-eckig, ± 8 mm lang,

Universitäts- und Landesbibliothek Düsseldorf urn:nbn:de:hbz:061:2-170692-p0222-8 DFG

wenig länger als die Kelchblätter, weiss, abfallend. Staubblätter mit ihnen alternierend. Diskus wellig-faltig, den halbunterständigen Fruchtknoten umgebend. Griffel (Fig. 2268 e, f) walzlich, mit kopfiger Narbe, abfallend. Steinfrucht ± 2 bis 3 cm hoch und $2^1/_2$ bis 4 cm breit, mit glatter, hellbrauner, meist schon im Jahr der Reife abwitternder und den gerippten, bald schwarzbraun werdenden Steinkern freigebender Hülle; von den 4 Kelchdornen die seitlichen (transversalen) schräg aufwärts gerichtet, die medianen dagegen abwärts, diese

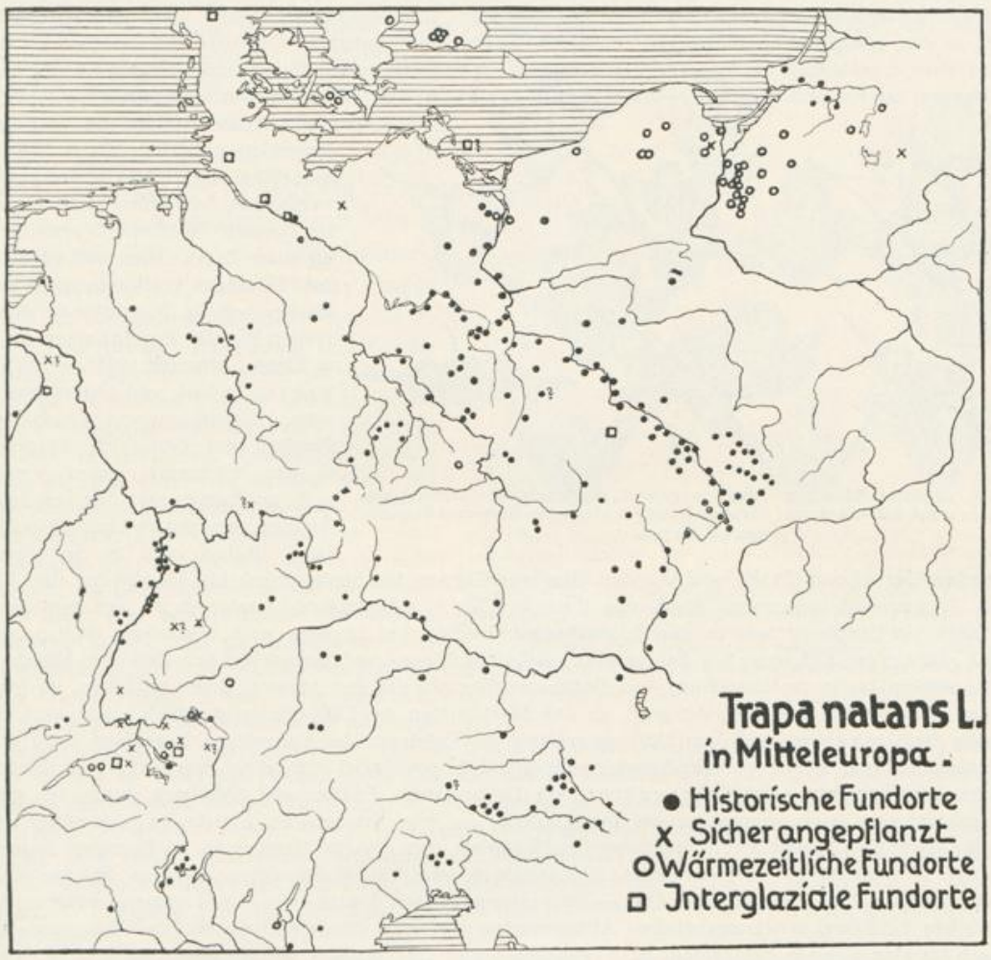


Fig. 2264. Verbreitung der Trapa natans L. in Mitteleuropa. Orig. von H. Gams.

zuweilen gespalten (Fig. 2267 c, d), stumpf oder ganz verkümmert (Fig. 2267 h bis n). Samen mit dünner, brauner Haut, zum grössten Teil aus dem Hohlraum des durch Verkümmerung des einen Fachs die einfächerige Frucht ganz ausfüllenden Speicherkeimblattes bestehend, von ähnlichem Geschmack wie der der Edelkastanie. — VI bis IX.

In kalkarmen, aber nährstoffreichen und sich stark erwärmenden Humusschlammseen, Altwässern und Teichen, meist sehr gesellig, aber nur in einigen klimatisch ± begünstigten Gebieten häufig, anderwärts selten und in vielen Gegenden trotz wiederholter Anpflanzungsversuche verschwunden; fast nur im Tiefland, in den Südostalpen vereinzelt bis zirka 600 m steigend.

Im Rheingebiet heute nur noch in der oberrheinischen Ebene (besonders zwischen Hagenau und Worms, von Dachslanden bei Karlsruhe bis Gernsheim, früher auch im südlichen Teil häufiger, um Basel

Universitäts- und Landesbibliothek Düsseldorf
urn:nbn:de:hbz:061:2-170692-p0223-4
DFG

schon 1820 erloschen, im Saargebiet bis Saarbrücken, im Nahegebiet bei Kreuznach, im Neckargebiet früher im Postsee bei Stuttgart und bei Calw, auch bei Ellwangen längst erloschen) und im Main-, Aisch- und Regnitzgebiet (besonders um Schweinfurt, Bayreuth und Nürnberg, früher auch bei Höchst); im Bodenseegebiet (Mainau bis gegen 1850, an der Lippach bei Immenstaad um 1800, im Oberamt Saulgau angeblich noch nach 1820, im Nestweiher bei St. Gallen und im Rootsee bei Luzern wohl nur versuchsweise eingesetzt, heute erloschen, ebenso im Aare- und Linthgebiet (bei Tuggen und Andelfingen bis ins 16. Jahrhundert, bei Elgg, wo im Guhweiher bei Heurüti anscheinend im 18. Jahrhundert aus Frankreich durch Hauptmann Werdmüller eingesetzt, bei Rheinfelden usw. längst erloschen, bei Roggwil erst 1874, hier und um Wauwyl, Zofingen und Andelfingen neuerdings wieder durch Hermann Lüscher, H. Fischer-Sigwart u. a. eingesetzt); früher auch am Niederrhein bei Cleve; in der postglazialen Wärmezeit im Alpenvorland weit verbreitet (Moosseedorf, Burgäschi, Pfäffiker- und Lützelsee, Litzelstetten am Ueberlingersee, Buchau am Federsee usw.); interglazial von der Schweiz (Gondiswil, Dürnten) bis Holland (Tegelen). — Im Emsgebiet früher bei Vinnen im Bez. Osnabrück. — Im Wesergebiet an 2 Orten bei Salzuffeln in Detmold (von zirka 1800 bis 1880, durch natürliche und künstliche Trockenlegung vernichtet), Schwöbber und Sedemünder bei Hameln, Northeim, Vorsfelde, wohl an allen diesen Orten und schon früher bei Hildesheim, Göttingen und Kassel erloschen (vgl. Fr. Meschede in 39. Jahresber. Westfäl. Provinzialver. für Wiss. u. Kunst. Münster 1911). — Im Elbegebiet in Süd- und Ostböhmen (Budweis, Elbegebiet von Landskron bis Neuhof und Pardubitz, Polzengebiet, in der Wärmezeit weiter verbreitet, z. B. im Kummerner See bei Brüx), in Sachsen zerstreut im Mulden- und Elsterland (früher auch in den Plothener Teichen an der oberen Saale) und an der Elbe von Torgau (im Stadtgraben) bis Magdeburg (bei Leipzig, Düben, Torgau und Wittenberg schon von Valerius Cordus beobachtet, jetzt noch an den meisten dieser Orte, auch bei Eilenburg und in den Moritzburger Teichen bei Dresden und besonders, doch neuerdings weniger reichlich im Kühnauer See bei Dessau), vielfach im Havel- und Spreegebiet von Dalichow, Münchhausen und Neudöbern bis in die Umgebung von Berlin und Templin (an den meisten Orten erloschen, im Mecklenburg seit 1879 bei Schwerin eingebürgert), an den Marienhöfen bei Dahlenburg angeblich noch 1914, in der Delvenau bei Lauenburg noch um 1850; interglazial im Kuhgrund bei Lauenburg, Bavenbeck bei Hamburg, und Grünenthal am Kaiser Wilhelm-Kanal; wahrscheinlich postglazial (vielleicht angepflanzt) im Hechtmoor bei Satrup in Angeln. — Im Odergebiet von Drubomischl, Teschen und Oderberg durch den grössten Teil von Schlesien (auch Interglazial bei Ingramsdorf) und von Krossen bis Küstrin, in historischer Zeit bis Schwedt, Angermünde und Stettin, in Posen bei Wollstein, Szoldry und Tremessen, in Pommern ausser um Stettin bei Nörenberg, in wärmezeitlichen Ablagerungen auch bei Wolfshagen und Jassen, Früchte angeblich auch im Interglazial der Greifswalder Oie. — Im westpreussischen Weichselgebiet nirgends mehr urwüchsig, bei Dirschau kultiviert, in wärmezeitlichen Ablagerungen von etwa 20 Orten bekannt. In Ostpreussen lebend nur noch im Linkehnersee bei Tapiau, an 5 weiteren Orten in Natangen und im Samland erst im 19. Jahrhundert ausgestorben, an zahlreichen weiteren wahrscheinlich schon in prähistorischer Zeit. Jetzt in ganz Preussen und in der Rheinpfalz geschützt. — Im Donaugebiet in Bayern (Deggendorf, Vilsbiburg, Niederaltaich, Bodenwöhr, Unterbürg, Falkenfels, Dinkelsbühl, in Oberbayern bei Scheyern, Breitsamet, Sachenbach, Iffeldorf, Penzberg, an den meisten Orten erloschen, an mehreren Orten wohl nur angepflanzt), in Oberösterreich (Schaumburg bei Efferding, Neuhaus bei Gainberg), im Ennstal (Krumauer Teich bei Admont), Niederösterreich (Neustadt, Feldsberg, jetzt wohl nur noch an der March) und Mähren (um Muschau, Wischau, Chropin, bei Brünn erloschen). — Im Murgebiet bis in die Umgebung von Graz und Stainz, im Draugebiet durch Steiermark bis Kärnten (vielfach im Klagenfurter Becken, bis Kolmitz im Lavanttal, Wörther und Ossiacher See, auch Villach und Mallnitz). — Im Savegebiet bis Krain. — In Venetien bis Cormons, S. Daniele, Mantua, Polada am Gardasee, in Insubrien bis in die Südschweiz (Seen von Muzzano und Origlio, Agno, Tresa, bei Magadino durch das Hochwasser von 1868 vernichtet, auch bei Porlezza erloschen). Vgl. im übrigen die Karte (Fig. 2264).

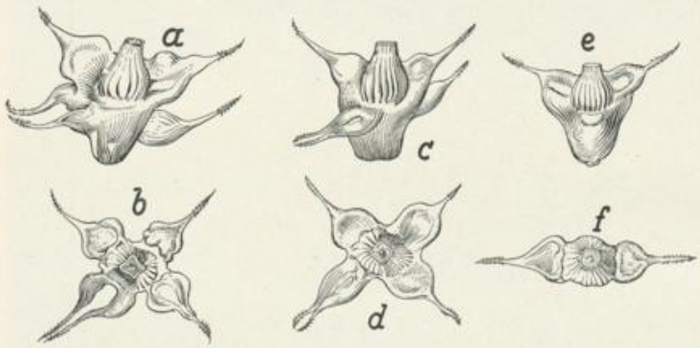


Fig. 2265. Abnorme Nüsse von Trapa natans L. var. coronata Nathorst aus Schlesien: *a* bis *d* f. subcoronata Nathorst, *e* und *f* f. bicornis Mertens et Kemmler (nach F. Kryz).

Universitäts- und Landesbibliothek Düsseldorf
urn:nbn:de:hbz:061:2-170692-p0224-0
DFG

Allgemeine Verbreitung: Mittelmeergebiet von Algerien und Spanien bis Vorderasien, Mittel- und Osteuropa nördlich bis Mittelfrankreich (Loire- und Sarthegebiet, Lothringen, um Paris eingebürgert), Belgien und Holland (kaum urwüchsig; in England nur prä- und altinterglazial), Dänemark (auf Jütland interglazial, postglazial wohl nur vorübergehend eingebürgert, auf Seeland und Lolland in Ablagerungen der postglazialen Wärmezeit), Südschweden (in mehreren småländischen Seen bis gegen 1800, in einem angeblich noch 1916, im Immeln in Schonen bis 1913, an mehreren Orten kultiviert, an über 100 Orten bis in die Gegend von Upsala in wärmezeitlichen Ablagerungen), Ostbaltikum (lebend nur noch im Klauzansee bei Jakobstadt in Kurland, in wärmezeitlichen Ablagerungen auf Åland und an über 40 Orten in Finnland bis zum Maaningasee 63° 10′), Nordrussland bis Mologa 58° 10′ (vgl. Fig. 2269), in mehreren Rassen zerstreut durch Mittel- und Südasien bis in die Mandschurei, Formosa und Japan, Mittelafrika; eingebürgert in Nordamerika und Australien.

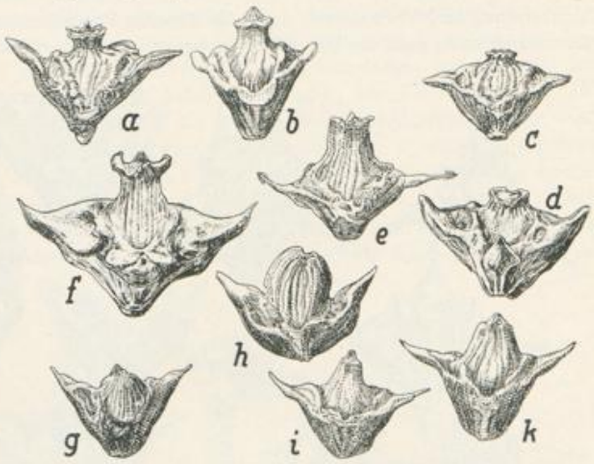


Fig. 2266. Fruchtformen von Trapa natans L. *a* bis *f* Reihe coronata Nathorst. *a* und *b* f. coronata Nath. subfossil aus Schweden, *c* f. subcoronata Nath. desgl., *d* dieselbe aus der subborealen Gyttja des Federsees. *e* f. elongata Nath. subfossil aus Schweden, *f* dieser ähnliche Form rezent aus dem Lago d'Origlio. — *g* bis *k*-Reihe levigata Nathorst subfossil aus Schweden, *g* f. levigata Nath., *h* f. conocarpa Areschoug, aus dem Immeln, *i* f. conocarpoides Nath., *k* f. rostrata Nath. (*a*, *c*, *e* und *g* bis *k* nach Nathorst, *b* nach Malmström, *d* und *f* nach der Natur von Gams).

Eine sichere Abgrenzung und Bewertung der sehr zahlreichen Formen ist noch nicht möglich, da die meisten nur auf einzelne Fruchtmerkmale begründet sind, die sehr stark variieren und an einzelnen, namentlich fossilen Früchten oft nicht sicher festzustellen sind. Bei der sehr disjunkten Verbreitung ähnlicher Formen, die von mehreren Autoren als Arten oder Unterarten bewertet werden, lässt sich auch meist nicht entscheiden, ob das Gemeinsame auf Atavismus (Relikte) oder aber auf polytopen Mutationen (Konvergenz) beruht. Das gilt insbesondere von der Fruchtgrösse, Zahl und Richtung der Hörner, die bei verschiedenen Rassen sehr schwankt. Durch Spaltung medianer Hörner 5- bis 6-hörnige Früchte sind in Schlesien (Fig. 2267 c und d) (vgl. F. Kryž in Oesterr. Botan. Zeitschr. Bd. LVII, 1907), Schweden (vgl. O. Gertz in Botaniska Notiser 1909), Finnland und in Insubrien (Fig. 2267 c, d) wiederholt beobachtet worden, in der Beresina (Paczosky) sogar 8- bis 12-stachelige. Unter Ausschluss der kaukasischen Formen (T. Caucásica Fleroff inkl. Cólchica Albow, T. Maeótica Woronow und T. Hyrcána Woronow) und der meist kleinfrüchtigen nord- und ostasiatischen Kleinarten (T. Maximowiczii Kosh., T. Sibírica Fler., T. Amurénsis Fler. und T. Mandschúrica Fler. in Südsibirien, Amurland und Mandschurei, T. incísa Sieb. et Zucc. u. a. in Japan, T. Chinénsis Fler. in Szetschuan) können die europäischen Formen vorläufig folgendermassen gruppiert werden:

1. Fruchthülle (Epikarp) zwischen den 4 Hörnern mit deutlich vortretender Leiste (Umrahmungslinie). Mindestens die seitlichen Hörner mit Widerhaken . . . . . 2.

1*. Fruchthülle ohne Umrahmungslinie. Hörner fast stets nur 2, meist stumpf oder doch ohne Widerhaken. Sprosse meist wenig behaart. Nur in oberitalienischen Seen. Fig. 2267 h bis l . . . . . 4. Reihe und subsp. Verbanénsis (De Not.) Schinz.

2. Zwischen den 4 (selten 2 bis 5) Stacheln keine Zwischenhöcker (= subsp. natans Schinz) . . 3.

2*. Zwischen den 4 Stacheln deutliche Zwischenhöcker. Selten. Fig. 2267 a bis g. 3. Reihe . . . . . Muzzanénsis (Jäggi).

3. Um das Keimloch ein vortretendes Krönchen oder doch eine scharfe Kante. Verbreitetste Gruppe.
1. Reihe . . . . . coronáta Nath. 4.

3*. Keimloch auf stumpfem Kegel. Selten. 2. Reihe . . . . . levigáta Nath. 7.

4. Meist 4 Hörner (= var. quadrispinósa [Roxb.] Makino) . . . . . 5.

4*. Meist nur 2 Hörner . . . . . f. bicórnis Mertens et Kemmler.

5. Hals und Krönchen gut entwickelt . . . . . 6.

Universitäts- und Landesbibliothek Düsseldorf
urn:nbn:de:hbz:061:2-170692-p0225-6
DFG

5*. Hals sehr kurz, Krönchen schwach. Fig. 2266 c, d . . . . . f. subcoronáta Nath.
6. Hals mittellang. Verbreitetste Form. Fig. 2266 a, b . . . . . f. coronáta Nath.
6*. Hals sehr lang. Fig. 2266 e, f . . . . . f. elongáta Nath.
7. Mit 4 Hörnern . . . . . 8.
7*. Mit 2 Hörnern. Bisher nur subfossil in Schweden. Fig. 2267 m, n . . . f. Suécica Nath.
8. Hals fast fehlend. Fig. 2267 g bis k . . . . . f. levigáta Nath.
8*. Hals deutlich. Fennoskandische Formen . . . . . 9.
9. Hals die halbe Höhe der Frucht einnehmend, gedunsen. Fig. 2266 h. f. conocárpa Areschoug.
9*. Hals kürzer, nicht gedunsen. Fig. 2266 i, k. f. conocarpoídes Nath. und f. rostráta Nath.

1. Reihe coronáta Nathorst. Die die meisten Formen umfassende (Schröter zählte 1899 auch Muzzanensis und Verbanensis dazu, die dieselbe Fruchtkrönung zeigen). Die f. subcoronata Nathorst scheint eine Kümmerform zu sein, die besonders an verschwindenden Fundorten auftritt (vielfach im Alpenvorland, in Kärnten und im Baltikum). Die elongata-Formen erscheinen verschiedener Herkunft, bei denjenigen der insubrischen Seen, z. B. des Lago d'Origlio (Fig. 2266 f) und des Lago di Varese, wo auch 2-hörnige, sehr grossfrüchtige Formen vorkommen, erscheint eine alte Bastardierung mit Verbanensis nicht ausgeschlossen, wogegen die bicornis-Formen nördlich der Alpen (Immenstaad am Bodensee, Pechauer See bei Magdeburg, Grünwalde in der Lausitz, Neuhammer in Schlesien usw.) kaum einen einheitlichen Formenkreis bilden. Wie sich die von Čelakovsky in Böhmen unterschiedenen f. stenacántha mit schmalen und f. platyacántha mit stark verbreiterten Stacheln und die von Fleroff beschriebenen var. Bohémica Fl. und T. Hungárica Fl. zu den Formen von Nathorst verhalten, ist weiter zu untersuchen. Eine zu Muzzanensis überleitende Zwischenform (var. coronata subvar. Muzzanoides Schröter) ist in Montpellier in Kultur (Herkunft unbekannt).

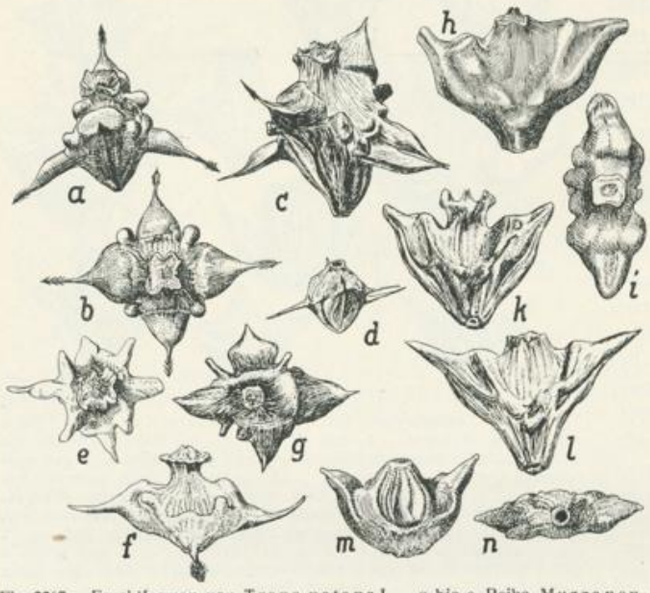


Fig. 2267. Fruchtformen von Trapa natans L. *a* bis *g* Reihe Muzzanensis (Jäggi). *a* bis *d* aus dem Lago di Muzzano (*c* und *d* 5-hörnige Bildungsabweichungen, *d* der var. incisa (Sieb. et Zucc.) ähnliche Kümmerform ohne Zwischenhöcker), *e* und *f* aus der wärmezeitlichen Gyttja des Vasjö in Schweden, *g* rezent von der Beresina im Gouv. Minsk. *h* bis *l* subsp. Verbanensis (De Not.) Schinz von Angera im Langensee, *h* und *i* Normalform mit Epikarp; *k* und *l* Kerne von etwas abweichender Form. — *m* und *n* Reihe levigata Nathorst f. Suecica Nathorst subfossil aus Schweden. *a*, *b*, *h* und *i* nach Jäggi, Originalexemplare, *e* und *f* nach Malmström, *g* nach Dokturowsky, *c*, *d*, *k* und *l* nach der Natur von Gams).

2. Reihe levigáta Nathorst. Diese Gruppe, die hauptsächlich subfossil aus den Ländern um die Ostsee, lebend aus Anhalt (Gross-Kühnauer See), Ungarn, Montenegro (grossfrüchtige var. rostrata am Skutari-See) und Japan (var. Iwasákii Nakano) bekannt ist, scheint vorwiegend Reduktionsformen zu umfassen.

3. Reihe Muzzanénsis (Jäggi als var., Schinz als subsp.). Diese umfasst wahrscheinlich progressive Formen verschiedener Herkunft. Solange sie nur aus dem Lago di Muzzano bei Lugano (Fig. 2267 a bis d) bekannt war, machte sie den Eindruck einer besonderen, vielleicht sogar besonders alten Unterart. Nun liegen aber nicht nur interglaziale Funde (Gondiswil in der Schweiz) und postglaziale Funde (in Ostpreussen bei Tromp, in Westpreussen bei Jakobau, in Schweden im Våsjömosse und Broteggsmosse im Västmanland) vor, sondern auch rezente aus Polen und Russland (Beresina, Pogost bei Pinsk). Die schwedischen und russischen Formen (= T. Europáea Fleroff) unterscheiden sich von der südalpinen durch etwas längere, schmälere Zwischenhöcker. Solche finden sich aber auch bei weiteren Rassen wie den kleinfrüchtigen in Kärnten (var. Carinthíaca Beck von Villach) und Japan (var. incísa [Sieb. et Zucc.] Makino), die, trotzdem sie Kümmerformen von Muzzano sehr ähnlich sind, doch wohl nur Konvergenzformen darstellen.

4. subsp. Verbanénsis (De Notaris als Art, Cesati als var.) Schinz. Sicher festgestellt nur in der Bucht von Angera im Langensee (Lago Maggiore, Lacus Verbanus), angeblich auch in Seen bei Mantua und Verona (sicher nicht in dem von Varese). Die Angaben aus diesem See und von Agno und Tresa am Luganersee beziehen sich wohl durchwegs auf bicornis- und elongata-Formen der coronata-Reihe, dagegen

Universitäts- und Landesbibliothek Düsseldorf
urn:nbn:de:hbz:061:2-170692-p0226-2
DFG

hat G. Andersson fossile Nüsse in den wärmezeitlichen Gyttja von Polada am Gardasee gefunden. Ein Urteil über die Herkunft dieser insubrischen Formen wird vielleicht durch stratigraphische Untersuchungen weiterer Seeablagerungen möglich werden. Sie mit tertiären Arten in Verbindung zu bringen, wie es verschiedentlich versucht worden ist, erscheint verfrüht; hingegen scheinen auffallende Analogien zu der ostasiatischen T. bispinosa Roxb. (= T. natans L. var. bispinosa Nakino) zu bestehen. Wie Andersson schon 1898 bemerkt hat, besitzt fast jeder See seine besonderen Trapa-Formen, ähnlich wie seine besonderen Anodónta- und Cerátium-Formen, und solange keine experimentellen Untersuchungen über die formbestimmenden Einflüsse und die genotypische Verwandtschaft vorliegen, sind alle Systeme künstlich und berühren alle Erklärungsversuche „die Grenze des Ratens" (Malmström).

Die Keimung der auf den Grund gesunkenen Nüsse wird nach W. Kinzel auffallenderweise nicht nur durch Belichtung, sondern auch durch tiefe Temperaturen begünstigt; sie erfolgt nach seinen Versuchen regelmässig erst von Dezember bis Februar, bei völliger Verdunkelung des Keimlochs viel langsamer als bei Belichtung. Von Kerner den ganzen Winter in Wasser von 15 bis 20° gehaltene Nüsse keimten erst im Frühling. Unter günstigen Bedingungen erfolgt aber die Keimung sehr regelmässig. Die Keimfähigkeit bleibt 2 bis 3 Jahre erhalten (nach einer unsicheren Angabe sogar 40 bis 50 Jahre). Der Keimungsvorgang ist von Barnéoud, Gibelli, Kerner, Goebel, Nakano u. a. wiederholt beschrieben worden. Er erinnert insofern an den der Monokotylen, als das eine, viel grössere, scheinbar endständige Keimblatt zu einem Speicherorgan umgebildet ist, das in der Nuss zurückbleibt und dessen sich lang streckender Stiel das zunächst stark negativ geotropische Hypokotyl mitsamt dem kaum differenzierten Würzelchen und dem anderen Keimblatt aus der Frucht herausschiebt. Dieser aufrechte, zunächst weisse, scheinbar ungegliederte Keimspross, an dem das reduzierte Keimblatt, die Plumula und die Achselknospen nur als seitliche Auswüchse erscheinen, dürfte als ganzes sowohl gelöste Nährstoffe wie auch Gase aufnehmen (Goebel). Weitere Beispiele solcher „Anisokotylie" (K. Fritsch in Ber. Deutsch. Botan. Ges. Bd. XXXVIII, 1920) stellen z. B. Ranunculus Ficaria, Corydalis, Bunium und Cyclamen dar. Erst später, nachdem die jungen Trapasprosse schon erst gegen-, dann wechselständige Primärblätter gebildet haben und ergrünt sind (Fig. 2268 a), dringt das Nebenwurzeln treibende, sich schraubig krümmende Hypokotyl in den Schlamm ein und bildet so eine zweite Verankerung. Die aus den Achselknospen auswachsenden Seitensprosse können leicht zu selbstständigen, oft schwächlicheren Pflanzen werden. Die zahlreichen, sowohl am Hypokotyl wie am Grund der durchscheinenden, vergänglichen Wasserblätter entspringenden, infolge ihres Chlorophyllgehalts von einzelnen Autoren für Blätter gehaltenen Adventivwurzeln dienen wohl nicht nur der Nährstoffaufnahme, sondern vor allem auch der Atmung und Photosynthese („Kiemen"), welche Funktion bei der Sauerstoffarmut der meisten Humusschlammgewässer von grösster Wichtigkeit sein dürfte. — Die Stengel enthalten bikonzentrische Leitbündel (mit etwa 20 Tracheensträngen) mit intraxillärem Weichbast und Luftkanäle, die wie bei vielen Wasserpflanzen zunächst der Durchlüftung dienen, in den Auftreibungen der Blattstiele aber auch, wie bei Eichhornia, hydrostatische Funktion übernommen haben (Schwimmblasen). Näheres u. a. bei F. J. Meyer in Ber. Deutsch. Botan. Ges. Bd. XXXV, 1917. Alle Gewebe sind wie bei den verwandten Halorrhagidaceae reich an Oxalatdrusen und speichern ausserdem Eisen- und Manganverbindungen, mit welchen Eigentümlichkeiten vielleicht auch die in Verbindung steht, dass die Pflanze alkalisches Wasser meidet. — Die Schwimmblattrosetten bilden sich erst im Juni an der Wasserfläche unter Verkürzung der Stengelinternodien. Wenn der Spiegel nach Bildung der Rosetten erheblich steigt, so sterben die Schwimmblätter ab und es bilden sich nach weiterem Stengelwachstum neue Rosetten. Der Zusammenschluss der Schwimmblätter zu einem prächtigen Mosaik (Fig. 2263) scheint auf negativem

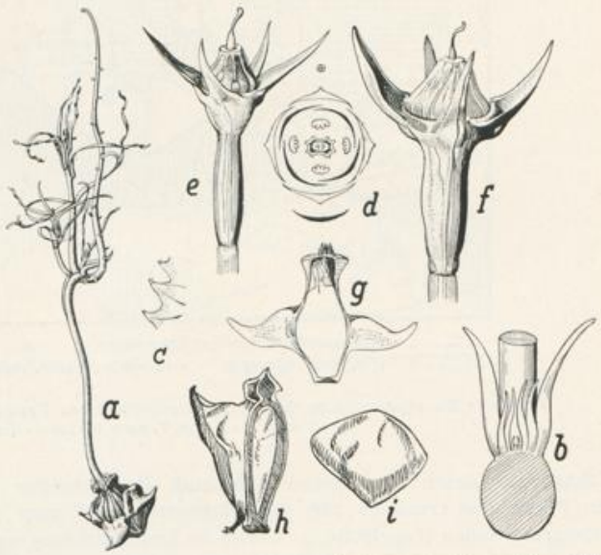
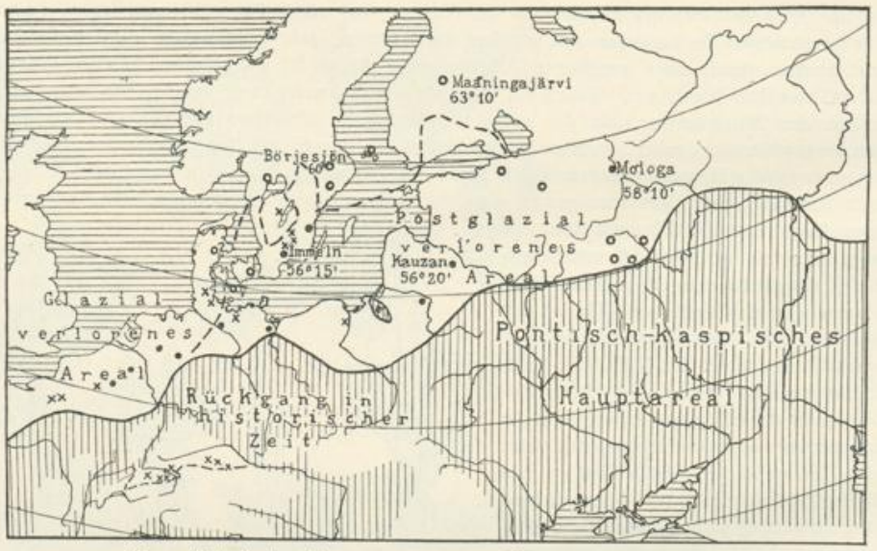


Fig. 2268. Trapa natans L. *a* Auskeimende Nuss mit aufwärts gerichtetem Würzelchen, Spross mit Primärblättern und 2 Axillarsprossen in den Achseln des Keimblattes. *b* Blattgrund mit Nebenblättern (die mittleren Lappen vielleicht Wurzelgebilde). *c* Stück vom Rand eines Schwimmblattes mit Knorpelzähnchen. *d* Blütendiagramm. *e* und *f* Beginn der Fruchtbildung. *g* und *h* Längsschnitte durch Nüsse, bei *g* oben der Stiel des Speicherkeimblatts und rechts das rudimentäre Keimblatt. *i* Samen (*b* nach Glück, *c* nach Jäggi, *d* nach Eichler und Raimann, *g* nach Goebel, *h* und *i* nach Holzschnitten von Leonhard Fuchs 1543).

Universitäts- und Landesbibliothek Düsseldorf
urn:nbn:de:hbz:061:2-170692-p0227-8
DFG

Phototropismus zu beruhen; denn bei künstlicher Verdunkelung erheben sich die Spreiten über das Wasser. — In Südeuropa sollen submerse Formen mit perennierenden, sterilen Wassersprossen vorkommen.

Zur Blütenentwicklung scheinen Wassertemperaturen von über 20° erforderlich zu sein. Die Blütenstiele steigen über die Wasserfläche, und die undeutlich radiären (kryptodorsiventralen) Blüten entfalten sich nur für wenige Stunden, nach Gibelli und Buscalioni in den oberitalienischen Seen schon vor Sonnenaufgang. Die Bestäubung scheint allgemein autogam zu erfolgen; denn auch in geschlossenen, noch unter Wasser entnommenen Blüten werden geöffnete Staubbeutel und belegte Narben gefunden. Möglicherweise liegt aber auch Apogamie vor, wofür das Ausbleiben von Bastardierungen in Kulturen verschiedener Sippen spricht (Nakano). Die zahlreichen sich an den Rosetten aufhaltenden Insekten (Donacia, Galeruca, Chironomiden), Krebse (Sida) und Würmer und die in den Blüten beobachteten Rüsselkäfer und Wasserwanzen (Larven von Mesovélia furcáta) scheinen der Pflanze keinen Nutzen zu bieten, wohl aber den



— — — — — Wärmezeitliche Nord- und Alpengrenze. o o Isolierte wärmezeitliche Fundorte.
Heutiges Trapagebiet. • • Isolierte rezente Fundorte. X Vorübergehende Einbürgerungen.

Fig. 2269. Die wärmezeitliche und heutige Verbreitung von Trapa natans L. in Nord-, Mittel- und Osteuropa. Orig. von H. Gams (z. T. nach Malmström und Dokturowsky).

Teichfischen, denen die Trapabestände auch als Laichplätze willkommen sind. Schon wenige Stunden nach der Bestäubung krümmen sich die Blütenstiele ins Wasser zurück, wo die Früchte unter starker Kelchvergrösserung reifen (Fig. 2268 e, f). Ueber die Embryobildung vgl. Tittmann, J. A. Flora 1918 und Tison, A. in Revue générale de Bot. Bd. XXXI, 1919. Nach letzterem besitzt der Proembryo einen ausserordentlich grosszelligen Suspensor, der den Embryo an die Basis des Embryosacks schiebt und später fast ganz von diesem resorbiert wird. „Sehr interessant gestalten sich die Verhältnisse bei der Reifung der Samen. Die Verbindung des Samens mit dem Fruchtknotengewebe wird nicht nur durch den Funikulus hergestellt; es tritt vielmehr die Samenschale in ihrer ganzen Ausdehnung mit dem Endokarp in Verbindung. Dadurch wird die Stoffzufuhr in den Samen über deren ganze Oberfläche ermöglicht. Während des Heranreifens des Samens führt das ganze Perikarp reichlich Zucker, der in grosser Menge in den Samen einwandert und dort gespeichert wird. Von einem bestimmten Reifestadium an wird aber der gesamte Zuckervorrat innerhalb des Samens und zwar plötzlich zu Stärke kondensiert, während dieser Vorgang im Perikarp nicht eintritt. Der osmotische Wert der Zellen des Perikarpgewebes wird so vermutlich bedeutend höher als derjenige des Kotyledons, der den Hauptteil des Samens ausmacht. Es ist anzunehmen, dass auf diese Weise dem Samen reichlich Wasser entzogen wird. Tatsächlich erfährt der Wassergehalt des Samens im Verlaufe des Reifungsprozesses eine sehr bedeutende Verringerung. Da das Wasser aus dem unter dem Wasserspiegel reifenden Früchten auf keinen Fall durch Transpiration entweichen kann, bleibt kein anderer Weg als der der „Rücksaugung" in die Pflanze. Doch sind die Versuche über diese Vorgänge noch nicht abgeschlossen und es kann ihrer deshalb hier nur hinweisend Erwähnung getan werden" [Dr. Wilhelm Troll briefl.]. Im Spätherbst sterben die

Universitäts- und Landesbibliothek Düsseldorf
urn:nbn:de:hbz:061:2-170692-p0228-4
DFG

Universitäts- und
Landesbibliothek Düsseldorf
urn:nbn:de:hbz:061:2-170692-p0229-2
DFG

Universitäts- und
Landesbibliothek Düsseldorf
urn:nbn:de:hbz:061:2-170692-p0230-2
DFG

Tafel 190.

Fig. 1. *Trapa natans* (pag. 884). Habitus.
„ 1 a. Blüte.
„ 1 b. Fruchtknoten, aufgeschnitten.
„ 1 c. Pollen.
„ 1 d. Frucht.
„ 2. *Myriophyllum spicatum* (pag. 901). Habitus.
„ 2 a. Männliche Blüte.
„ 2 b. Weibliche Blüte.
„ 3. *Hippuris vulgaris* (pag. 906). Habitus.
„ 3a,b. Blüten.
Fig. 3 c. Fruchtknoten.
„ 4. *Hedera Helix* (pag. 915). Blütenspross.
„ 4 a. Unfruchtbarer Zweig.
„ 4 b. Blüte.
„ 4 c. Fruchtknoten, quergeschnitten.
„ 4 d. Samen, längsgeschnitten.
„ 5. *Hydrocotyle vulgaris* (pag. 952). Habitus.
„ 5 a. Blüte.
„ 5 b. Frucht.

Rosetten ab, und auch schon vorher sinken die sich ablösenden reifen Nüsse auf den Grund, wo ihre Hülle meist rasch verwest, wobei die Widerhaken an den Hörnern freigelegt werden und als Anker dienen können (Ankerklettentypus). Erst die leeren, geschwärzten Nüsse steigen wieder empor und werden an den Ufern oft in Menge zusammengeschwemmt. Die Angelhaken scheinen aber auch oft epizoische Verbreitung zu ermöglichen, indem sie an Wasservögeln (nach Areschoug und Nathorst besonders an Graugänsen und Höckerschwänen), Säugern (besonders wohl Fischottern und Bibern; Biberreste werden häufig mit solchen der Wassernuss zusammen fossil gefunden; E. H. L. Krause denkt auch an Wisent und Elch), vielleicht auch an grossen Fischen hängen bleiben. Dass aber auch hydrochore Verbreitung ganzer Sprosse vorkommt, hat besonders Chitrowo betont, und Nathorst, Andersson und Sundelin haben diese Verbreitungsweise namentlich für das Ancylusstadium der Ostsee angenommen.

Ausser der Kalkscheu begrenzt die Verbreitung der Trapa auch das hohe Wärmebedürfnis ihrer Blüten und jungen Früchte. Im nördlichen Alpenvorland und in Südskandinavien entwickeln sich diese gegenwärtig nur noch in besonders warmen Sommern. Enquist hat berechnet, dass die heutige Nordgrenze der Trapa mit derjenigen Linie zusammenfällt, von der an die Tagesmaxima der Luftschattentemperatur an weniger als 63 Tagen im Jahr 22° übersteigen. Malmströms Vergleichung der Mitteltemperaturen an der heutigen und der wärmezeitlichen Trapagrenze ergibt für den Hochsommer nur sehr geringe Differenzen, für den Frühling und Herbst dagegen sehr grosse. Es scheint somit die Dauer der Wassererwärmung, über die leider erst sehr wenig vergleichbare Daten vorliegen, von ausschlaggebender Bedeutung zu sein. — Nach ihrem Nährstoffgehalt sind die meisten Trapagewässer als paraeutroph-oligochalikisch, d. h. reich an Humus- und Nährstoffen, aber arm an Kalk zu charakterisieren. Ihr Plankton ist durchwegs reich an Cyanophyceen, Peridineen, Pediastrum- und oft auch Coelastrum- und Melosira-Arten. Als besonders bezeichnende Begleiter der wärmezeitlichen Trapa in Schweden gelten die heute viel weniger häufigen Surirella Caprónii und Nitzschia scaláris. Von höheren Begleitpflanzen seien Stratiotes aloides, die Najas- und Ceratophyllum-Arten, Nuphar, Nymphaea, Potamogeton natans u. a. genannt, deren Reste man in wärmezeitlichen Gyttjaschichten häufig zusammen mit Trapa findet, ferner Limnanthemum nymphaeoides und in Vorderasien Nelumbium nuciferum. Wo die Gewässer nicht so seicht sind, dass fast die ganze Wasserfläche von Trapa, Stratiotes usw. eingenommen wird, nehmen diese meist denselben Gürtel wie Nuphar und die Potamogetonen ein. Aus dem Wernsdorfer See in Brandenburg wurde eine Verdrängung der Trapa durch Elodea gemeldet. In Anhalt ist sie seit 1923 geschützt.

Dass Trapa sowohl in den interglazialen wie in der postglazialen Wärmezeit viel verbreiteter war als heute und auch noch in den letzten Jahrhunderten zurückgeht, zeigen schon die mitgeteilten Verbreitungsangaben (vgl. Fig. 2269). Im Ostseegebiet hat sie sich, abgesehen von den ziemlich zahlreichen Interglazialfunden auf der kimbrischen Halbinsel und östlich davon bei Grodno usw. schon in der borealen Periode (Ancyluszeit) ausgebreitet (so im borealen Lebertorf von Stangenwalde in Westpreussen), die meisten Standorte in Schweden und Finnland aber erst beim Zurückweichen des Litorinameers (Eunotia Clevei- und Mastogloia-Zone, z. T. auch schon in brackischen Lagunenbildungen mit Campylodiscus echineis, Zannichellia pedunculata, Ruppia) besiedelt. Während Najas flexilis, Cladium und Carex Pseudocyperus schon in der borealen Zeit (?) Skandinavien erreicht haben, war dies bei Trapa wie bei Najas marina, Ceratophyllum u. a. anscheinend erst im Neolithikum und in der Bronzezeit der Fall. Diese späteren Abschnitte der Litorinazeit hat Andersson geradezu als die Zeit der Trapa natans bezeichnet. Dass das Aussterben der Pflanze an sehr vielen Orten mit der Klimaverschlechterung zu Beginn der Eisenzeit zusammenfällt, haben für Schweden besonders Sernander, von Post, Malmström u. a., für Finnland V. Auer, für Mitteleuropa H. Gams und R. Nordhagen gezeigt. Von den anderen, für den Rückgang der Wassernuss verantwortlich gemachten Gründen kommt den meisten keine regionale Bedeutung zu. Es handelt sich da um Erschöpfung von Salzen (Tanfilieff in Revue sc. nat. Petersburg, 1890), Verlandung und Austrocknung von Gewässern (Fleroff u. a.), Hochwasser, Ausrottung des Bibers, Aus-

Universitäts- und Landesbibliothek Düsseldorf
urn:nbn:de:hbz:061:2-170692-p0231-8
DFG

rottung der Trapa durch Fischer und Fruchtsammler und Aufgabe ihrer Kultur als Speisepflanze (Brockmann u. a.), Krankheiten, Degeneration infolge fortgesetzter Selbstbefruchtung usw.

Dass die Wassernüsse schon von den Neolithikern als Speise gesammelt und wohl auch verbreitet worden sind, hat zuerst Heer für die Schweizer Moorbauten von Robenhausen und Moosseedorf und 1876 Steenstrup für Südskandinavien angenommen. Ganze Abfallhaufen aufgebrochener Schalen von Wasser- und Haselnüssen hat der Bearbeiter (Gams) in der Moorsiedlung Dullenried am Federsee gesehen, und ganz ähnliche Funde liegen aus Südostschweden (Sernander, Sundelin) und vom Vanajavesi in Finnland (V. Auer 1924) vor. Ebenso alt dürfte auch die Verwendung in Aegypten sein. Ob Trapa schon in der Steinzeit kultiviert worden ist, wie H. Brockmann (Vergessene Nutzpflanzen. Wissen und Leben, Zürich 1914) und auch Auer annehmen, lässt sich nicht entscheiden; aber auch wenn dies der Fall wäre, würde es die Annahme einer Klimaänderung nicht entbehrlich machen, da künstlich eingesetzte Trapa heute am Federsee, in Finnland usw. überhaupt nicht zur Reife gelangt. — Im klassischen Altertum scheint die Verwendung als Speise in Griechenland und Italien kaum bekannt gewesen zu sein; denn Dioskurides und Plinius melden sie nur aus dem Nilland und aus Thrakien, wo am Strymon aus dem Mehl Brot gebacken wurde. Die älteste Angabe für Italien scheint die des Mattioli zu sein, nach dem die „Wasserkastanien" auf die venezianischen Märkte kamen, wie es noch heute in Venedig, Como, Mailand usw. der Fall ist. Allgemeiner als in Südfrankreich, Oberitalien und Dalmatien ist diese Verwendung in Serbien, im Gebiet der Moldau, in Ungarn und der Slowakei („Wodny orachy") und vor allem in Südrussland, wo ein nach der Wassernuss (russisch Wodjanoj orjech, rogulnik) benannter See im Gouv. Orel (Orechowoje osero) nach Chitrowo jährlich 160 000 kg Früchte liefern soll und wo die Pflanze auch von Nomadenstämmen absichtlich ausgesät worden sein soll. Aehnlich ist es in Südasien, wo mehrere Arten kultiviert werden (pag. 883) und wo allein die Ernte von Kaschmir nach Hooker ausreichen soll, um jährlich 40 000 Menschen 5 Monate lang fast ausschliesslich zu ernähren. In Mittel- und Nordeuropa war der Gebrauch nie so ausgedehnt; aber ein absichtlicher Anbau zu Speisezwecken ist dennoch bis Belgien, Dänemark und Südschweden nachzuweisen. In Krain wurde die Trapa im 18. Jahrhundert von den Zisterziensern des Klosters Sittich angebaut und in Villach in Kärnten soll sie noch heute auf den Markt kommen. Dasselbe war in Oberschlesien, Sachsen (z. B. in Dresden), Dessau, Mannheim und Speyer noch im vorigen Jahrhundert der Fall. Während Trapa am Oberrhein und an der Elbe schon im 16. und 17. Jahrhundert fast nur von der ärmeren Bevölkerung gegessen wurde, soll sie in Mecklenburg aus der Lewitz selbst in die herzogliche Küche gekommen sein. Die meisten Vorkommnisse in Dorf-, Kloster- und Schlossweihern (z. B. Hiltelingen bei Basel, Domnau in Preussen, Scheyern), Feuerweihern (z. B. Roggwil) und selbst Stadtgräben (Torgau an der Elbe schon 1561) gehen wohl auf absichtliche Anpflanzung zurück. In Fischteiche mag die Pflanze auch dadurch gekommen sein, dass ihre Rosetten zum Frischhalten von Fischsendungen verwendet wurden (Jäggi). Wie schon die Thraker das Laub als Pferdefutter gebrauchten (Dioskurides), so wird es noch heute in Südosteuropa bis Ungarn allgemein als Mastfutter gebraucht. Als Schweinefutter wurde es noch 1903 in Dessau verwendet. Der Anbau zu Speisezwecken wurde noch 1875 von Leunis auch für Deutschland empfohlen, wogegen die Pflanze daselbst fast nur noch in botanischen Gärten und als Zierpflanze in Parkteichen gezogen wird. Nach Knez-Milojković ist die ganze Pflanze reich an Aschenbestandteilen (in lufttrockenen Pflanzen 13,7 bis 25,6%, in jungen Früchten 1%, in alten 1,2 bis 1,4, in alten Schalen 7,75, in lufttrockenen Kernen 2,8%). Diese bestehen zu einem grossen Teil aus Kieselsäure (in den Sprossen 27 bis 29%, in der Fruchtschale 4,8%), Eisenoxyd (Fe_2O_3; in den Sprossen 23 bis 30%, in alten Fruchtschalen 68 bis 69%), Manganoxyd (Mn_3O_4; in den Sprossen 7 bis 15%, in Fruchtschalen 9,6%) und Calciumoxyd (in den Sprossen 15 bis 18, in Fruchtschalen bis 10%). Kali, Natron und Magnesia treten stark zurück, SO_3 ist zu 2,3 bis 3,9%, Salz- und Phosphorsäure in viel geringerer Menge vorhanden. Die Früchte enthalten etwa 37 (lufttrocken 10%) Wasser, 8 bis 10% Rohprotein (in lufttrockenen Kernen bis 20%), 1,3 bis 1,4% Rohfaser, etwa 49% stickstofffreie Extraktstoffe (in trockenen Kernen 52% Stärke, 3,2% Dextrose, 9,4% Gerbstoffe u. a.) und 0,7 bis 0,8% Fett. — Die Samen werden meist wie Kartoffeln in Salzwasser abgebrüht oder gebacken oder auch wie Kastanien geröstet, schmecken aber auch roh nicht schlecht.

Schon Hippokrates beschrieb die Verwendung eines kühlenden Getränks aus Trapa bei Entzündungen, ebenso auch Dioskurides, Plinius u. a., die auch den Gebrauch zu Umschlägen, Mund- und Augenwassern usw. empfahlen, was ihnen die meisten Kräuterbuchverfasser nachschrieben, meist ohne zwischen der Wirkung des „Tribulus aquáticus" und des „Tribulus terréstris" zu unterscheiden. Nach Zwinger soll jener „dem geblüt eine gute complexion geben", die Nüsse wurden auch zu „Pulver wider den Stein" vermahlen. Bis gegen 1750 hielten auch mitteleuropäische Apotheken Wassernüsse (Núculae aquáticae) vorrätig; noch um 1800 diente in Württemberg ein Abguss der „Stechkrallen" gegen Seitenstechen und noch später in Kärnten das Mehl gegen Durchfall. Die Verwendung gegen Durchfall soll auf dem Gerbsäuregehalt der Frucht beruhen. In neuester Zeit empfiehlt A. Heiduschka die Wassernuss sogar als Kaffeeersatz. — Die Verwendung der Steinkerne zu Rosenkränzen geht in Oberitalien mindestens bis ins

Universitäts- und Landesbibliothek Düsseldorf
urn:nbn:de:hbz:061:2-170692-p0232-4
DFG

16. Jahrhundert zurück; denn nach Mattioli wurden solche damals von Wallfahrern erworben. Die heute an allen Fremdenorten am Lago Maggiore feilgebotenen Rosenkränze werden aus hellen (frischen) und schwarzen (entleerten) Nüssen der subsp. Verbanensis von Angera zusammengesetzt, ähnliche aber auch aus der f. coronata des Lago die Varese und der f. subcoronata des Lago di Monato. Der Gebrauch zu Halsketten geht vielleicht auf den schon für die Kaiserzeit belegten als Amulett zurück.

Während Theophrast eine ausgezeichnete Schilderung der ganzen Pflanze gegeben hat, wobei er schon erkannte, dass die gefiederten Stengelauswüchse weder Stengel noch Blätter sind und auch schon die Frage nach der Einjährigkeit stellte, und während noch Dioskurides eine zwar kürzere, aber treffende Schilderung gab, ist schon diejenige des Plinius ganz unklar und verworren, und bis ins 16. Jahrhundert scheinen zwar viele Autoren die Früchte, aber nur wenige die Pflanze gekannt zu haben. So bilden Hieronymus Bock und Adam Lonitzer Fruchtstände und Rosetten ab, die von hohen Bambusstöcken über das Wasser gehoben werden, und Ruellius, Matthioli, Camerarius und selbst J. Bauhin liessen sich durch den Namen Tribulus verleiten, der Frucht 3 Hörner zuzuschreiben, wie den ebenfalls Tribulus genannten, schon im Altertum als Kriegsgerät gebrauchten eisernen Fussangeln. Eine Stelle des Vegetius über deren Gebrauch ist zu Unrecht so gedeutet worden, als wären auch Wassernüsse gegen feindliche Kavallerie gebraucht worden. Falls Tribolos wirklich mit Tridens gleichbedeutend ist, kann der Name nur von dem Gerät auf die Pflanze übertragen worden sein. — Gute Abbildungen der Pflanze haben erstmals Valerius Cordus 1561 und Daleschamp 1586 veröffentlicht. — Literatur: Delile, A. R., Monographie du Trapa natans. Journal de Bot. Bd. XVI, Montpellier 1848. — Barnéoud, M. Mémoire sur l'anatomie et l'organogénie du Trapa natans L. Annales Sc. nat. Bd. IX, 1848. — Masé, Fr. Dalle Trapa del lago di Mantova. Atti Soc. Ital. sc. Bd. XXI, Milano 1879. — Jäggi, J. Die Wassernuss Trapa natans L. und der Tribulus der Alten. LXXXVI. Neujahrsbl. der Naturf. Ges. Zürich, 1884. — Ascherson, P. Referat über vorige Arbeit. Botan. Centralblatt. Bd. XXIV, 1884. — Fritsch, K. v. Das Pliocän im Thalgebiete der zahmen Gera in Thüringen. Jahrb. Preuss. geolog. Landesanst. (1884) 1885. — Nathorst, A. G. Om Trapa natans, huvudsakligen angående dess förekomst inom Sverige. Botaniska Notiser 1884. — Derselbe, Untersuchungen über das frühere Vorkommen der Wassernuss. Botan. Centralblatt, Bd. XXVII, 1886. — Derselbe, Om de fruktformer af Trapa natans L., som fordom funnits i Sverige. Bih. k. Vet. Akad. Handl. Bd. XIII 8, 1888. — Jacobasch, E. Mitteilungen über Trapa natans L. Verh. Botan. Ver. Provinz Brandenburg. Bd. XXVI, 1885. — Gibelli, G. e Ferrero. Ricerche di anatomia e morfologia intorno allo sviluppo dell'ovolo e seme della Trapa natans. Malpighia. Bd. V, 1891. — Conwentz. H. Trapa natans L., lebend in Ostpreussen. Naturw. Wochenschr. Bd. X, 1895. — Andersson, G. Studier öfver Finlands torfmossar och fossila kvartärflora. Bull. Comm. géol. Finl. 8, 1898. — Schröter, C. Contribution à l'étude des variétés de Trapa natans L. Arch. Sc. phys. et nat. Bd. CIV. Genf 1899. — Chitrowo, W. Kistorii i biologii Trapa natans L. Kiew 1905. — Lindau, G. Zur Geschichte der Spitznuss und des Kühnauer Sees bei Dessau. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg Bd. XLVII (1905) 1906. — Kryz, F. Ein Beitrag zur Kenntnis der Variation der Frucht von Trapa natans L. Oesterr. Bot. Zeitschr. Bd. LVII, 1907. — Schinz, H. Trapa natans L. in der Schweiz und in Oberitalien. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich Bd. LII, 1907. — Meschede, Fr. Die Wassernuss, Trapa natans L., eine im Aussterben begriffene Pflanze. Jahresber. westfäl. Provinzialver. für Wiss. u. Kunst. Bd. XXXIX, 1911. — Nakano, H. Beiträge zur Kenntnis der Variationen von Trapa in

Fig. 2270. Trapa natans L. subsp. Muzzanensis (Jäggi) Schinz im Lago di Muzzano (Tessin). Phot. Dr. R. Nordhagen, Kristiania.

Universitäts- und Landesbibliothek Düsseldorf
urn:nbn:de:hbz:061:2-170692-p0233-0
DFG

Japan. Englers Bot. Jahrb. Bd. L, 1913. — Sundelin, U. Undersökninger om sjönötens forna geografiska utbredning inom Götaland. Ymer, Stockholm 1919. — Malmström, C. Trapa natans L. i Sverige. Svensk Bot. Tidskrift Bd. XIV, 1920 (enthält Verbreitungskarte und ausführliches Literaturverzeichnis!). — Christiansen, W. Zur Geschichte der Wassernuss (Trapa natans L.) in Schleswig-Holstein. Mitt. Geogr. Ges. u. Naturh. Mus. Lübeck 2. R. H. 29, 1924. — Auer, Vainö. Die postglaziale Geschichte des Vanajavesisees. Helsingfors 1924. — Fleroff, A. Th. Mehrere russische Arbeiten in Herb. Acad. Rossicae Scient., Not. Horti bot. Leningradensis usw. 1925/26.

99. Fam. **Halorrhagidáceae**[1]). Seebeerengewächse.

Kräuter, Stauden oder Halbsträucher von recht verschiedenartiger Tracht und Grösse; Wasser- und Landpflanzen. Laubblätter wechsel- oder gegenständig, lineal- bis breit-nierenförmig, zuweilen sehr gross, ganzrandig oder bei Wasserpflanzen tief fiederteilig. Nebenblätter fehlend; bei Gunnera 6 bis 7 cm lange Axillarstipeln. Blüten strahlig, unscheinbar, zwitterig oder ± vollkommen eingeschlechtig, meist sehr klein, epigyn, aktinomorph, gewöhnlich 4- (seltener 3-)zählig, zuweilen mit stark reduzierter oder hinfälliger Blütenhülle. Vorblätter meist vorhanden, transversal. Kelchblätter klappig, 4 (seltener 2, 3 oder 0). Kronblätter 4 (seltener 2, 3 oder 0), zuweilen kapuzen-, löffelförmig oder schiffskielartig, meist hinfällig. Staubblätter 8 (4, 6, 3, 2 oder 0), obdiplostemonisch, mit gewöhnlich langen Staubfäden und mit 4-fächerigen, meist breitlinealischen, mit 2 Längsrissen sich öffnenden, basifixen Antheren. Fruchtknoten unterständig, eiförmig bis länglich, von einem ± dicken „receptaculum" eingeschlossen (dieses auf der Spitze die Blütenhülle und das Androeceum tragend), aus 4 (3 oder 2) Fruchtblättern gebildet, 4- bis 1-fächerig; in jedem Fach 1 (ausnahmsweise 2) hängende, umgewendete oder gekrümmte, apotrope Samenanlagen tragend; Griffel kurz, getrennt, 4 bis 1, mit papillösen oder federbüscheligen Carinalnarben. Frucht (das Receptaculum vertritt das Perikarp) klein, trocken, kantig, gefurcht oder geflügelt, nuss- oder kapselartig oder eine ± fleischige Steinfrucht, zuweilen in 4 oder 2 einsamige Teilfrüchte (Merikarpien, Kokken) zerfallend. Samen mit häutiger Schale und mit reichlichem, fleischigem und ölhaltigem Nährgewebe. Embryo axil, zylindrisch (bei Gunnera sehr klein).

Die Familie steht verwandtschaftlich den Oenotheraceen am nächsten, unterscheidet sich von ihnen aber vor allem durch die in der Regel 1-eiigen Fruchtblätter, durch das reichliche Nährgewebe, sowie durch anatomische Merkmale (Fehlen der bikollateralen Leitbündel, des intraxylären Phloëms, der Raphiden und eines besonderen Spaltöffnungstypus). Dafür ist für die Halorrhagidaceen der grosse Gehalt an Gerbstoff und an Drusen von oxalsaurem Kalk hervorzuheben, dann das häufige Vorhandensein von Lufträumen im Spross und für Gunnera der merkwürdige, polystele Sprossbau. Die Menge des Endosperms nähert die Familie den Umbelliferen, besonders den Cornaceen. Auf Grund der serodiagnostischen Ergebnisse reiht K. Kohz die Halorrhagidaceen zwischen die Myrtaceae und die Thymelaeaceae (vgl. Bd. IV/3, Fig. 1608) ein. Nach H. Hallier gehört die Familie nicht zu den echten Myrtineae; dagegen sind die Hippuridaceen von ihr abzutrennen. Ebenso existieren mit den Callitrichaceen keinerlei Berührungspunkte. Die Familie umfasst nach Anton K. Schindler (Pflanzenreich. Bd. IV, 225, 1905) 7 Gattungen mit etwa 160 Arten, die sich auf die beiden Unterfamilien der 1. Halorrhagoídeae (Fruchtknoten wenigstens in der Jugend 4- bis 2-fächerig. Blütenstände endständig; untere Tragblätter von den Laubblättern nur durch die Grösse verschieden) mit den beiden Tribus der Halorrhagéae (Carpelle mit gemeinsamer Steinzellenschicht. Land-, Sumpf- oder nicht untergetauchte Wasserpflanzen) und der Myriophylléae mit der Gattung Myriophýllum (Carpelle mit getrennten Steinzellschichten, in 4 oder 2 Teilfrüchte zerfallend. Sumpf- oder oft untergetauchte Wasserpflanzen) und der 2. Gunneroídeae (R. v. Wettstein gibt ihr den Rang einer Unterfamilie) mit der Gattung Gúnnera (Fruchtknoten stets 1-fächerig. Laubblätter mit auffälligen Axillarstipeln. Tragblätter, wenn vorhanden, von den Laubblättern sehr verschieden. Blütenstände rispig, axillär. Stengel mit mannigfaltiger Struktur [polysteler Bau]; Leitbündel z. T. an jene der Monokotylen erinnernd). Alle Gattungen mit Ausnahme von Myriophyllum und Gunnera gehören zur Tribus der Halorrhageae, nämlich Loudónia mit 3 Arten in Australien, Halorrhágis mit 39 Arten, besonders in Australien, auf Tasmanien, Neu-Seeland, wenige

[1]) Benannt nach der australischen Gattung Halorrhágis, welche am Ufer des Meeres (ἅλς [háls] = Salz, Salzflut, Meer) vorkommt und Trauben (ῥάξ [rháx], ῥαγός [rhagós]) ähnliche Früchte trägt.

Universitäts- und Landesbibliothek Düsseldorf
urn:nbn:de:hbz:061:2-170692-p0234-6
DFG