

Vorkommen der Kleinen Teichrose *Nuphar pumila* und des Hybrids *N. x intermedia* in der Schweiz

Gregor Kozłowski¹ und Stefan Eggenberg²

¹ Departement Biologie und Botanischer Garten, Universität Freiburg, Chemin du Musée 10, CH-1700 Freiburg; e-mail: gregor.kozłowski@unifr.ch

² UNA – Atelier für Naturschutz und Umweltfragen, Mühlenplatz 3, CH-3011 Bern; e-mail: eggenberg@unabern.ch

Manuskript angenommen am 22. Juli 2005

Abstract

Kozłowski G. and Eggenberg S. 2005. Distribution of the least water-lily (*Nuphar pumila*) and the hybrid *N. x intermedia* in Switzerland. Bot. Helv. 115: 125–136.

The least water-lily (*N. pumila* (TIMM.) DC) is very rare and endangered in Switzerland and Central Europe. To provide a basis for its conservation, we present a distribution map with all natural, re-introduced and extinct populations in Switzerland. Only four natural populations of *N. pumila* still exist in Switzerland: Lac de Lussy and Lac des Joncs (FR), Gräppelensee (SG), and Kämmoosteich (ZH). These populations and their sites (lakes) are described, and the co-occurring plant species are listed. Results suggest that the populations from Kämmoosteich and Lac de Lussy are affected by hybridisation and competition with *N. lutea*. In these two lakes, the hybrid *N. x intermedia* was very abundant. The presence of *N. lutea* and *N. intermedia* in Kämmoosteich and Lac de Lussy should be regarded as one of the most serious threats of pure *N. pumila* populations. To facilitate further investigation and conservation field work, a detailed morphological description of the two taxons is presented and illustrated by original drawings. To escape extinction in Switzerland, *N. pumila* needs further appropriate action plans for all natural and newly re-introduced sites as well as an improved knowledge of its genetic structure and habitat preferences.

Key words: Conservation biology, distribution map, endangered plant species, hybridisation, *Nupharetum pumili*, Nymphaeaceae.

Einleitung

Während des letzten Jahrhunderts hat sich unsere Landschaft in vielen Regionen stark verändert; damit wurde auch die Pflanzenwelt erheblich beeinträchtigt. Besonders bedroht sind Arten feuchter Standorte, deren natürliche Lebensgrundlagen durch Entwässerung, Torfausgrabungen und Intensivierung der Landwirtschaft weitgehend

zerstört wurden (Käsermann und Moser 1999). Die Erhaltung der wenigen verbleibenden naturnahen Lebensräume und Restpopulationen seltener Pflanzenarten ist eines der Hauptziele des Naturschutzes. Die vorhandenen Grundlagen reichen jedoch für zielorientiertes und effektives Arbeiten oft nicht aus. So fehlen zum Beispiel genaue und vor allem aktuelle Angaben zur Verbreitung und Ökologie vieler seltener Pflanzenarten. Die sehr seltene Kleine Teichrose (*Nuphar pumila* (TIMM.) DC) stellt hier leider keine Ausnahme dar (Kozłowski 2001). Dies verhindert sachgerechte Schutzmassnahmen für die verbleibenden Bestände.

Die wichtigsten Informationen über die Situation der Kleinen Teichrose in der Schweiz sind in den Merkblättern Artenschutz zusammengestellt (Käsermann und Moser 1999). Dort findet man auch eine Auflistung der potentiellen Gefährdungsursachen und Vorschläge für entsprechende Schutzmassnahmen. Weitere Informationen über Systematik, Morphologie, Ökologie und Verbreitung der Kleinen Teichrose befinden sich auch in allen Standardwerken zur Schweizer Flora (z.B. Lauber und Wagner 2003) und zur Flora Mitteleuropas (z.B. Oberdorfer 1994), doch die Grundinformationen in diesen Werken entstammen nicht den Schweizer Populationen. Zahlreiche Aspekte der Populationsbiologie, der Populationsgenetik, der Autökologie, der Vergesellschaftung und damit des Schutzstatus von *N. pumila* bleiben in der Schweiz weitgehend unerforscht.

Nahezu alle Untersuchungen zur Gattung *Nuphar* wurden in den nördlichen Gebieten von Nordamerika und Eurasien durchgeführt, da dort die meisten *Nuphar*-Arten vorkommen. Die Blütenbiologie der *Nymphaeaceae* und die Interaktionen zwischen Bestäuber und Teichrosenblüten beispielsweise wurden hauptsächlich in Nordamerika (Schneider und Moore 1977; Wallace und O'Hop 1985; Wiersema 1988; Schneider et al. 1995; Ervik et al. 1995; Lippok et al. 2000) oder in Nordeuropa (Kouki 1993) untersucht. Auch ökologische Grundlagen wurden entweder in Nord- und Nordosteuropa (Kłosowski et al. 1996; Szankowski und Kłosowski 1999; Murphy 2002) oder in den USA (Hart und Cox 1995) erarbeitet. Eine der wenigen Arbeiten aus Mitteleuropa ist diejenige von Barrat-Segretain (1996) über das Keimen und die Besiedlungsdynamik von *N. lutea* in Frankreich. Ausführlichere Publikationen kommen aus Baden-Württemberg (Roweck und Reinöhl 1986; Roweck 1988) und aus Grossbritannien (Heslop-Harrison 1955).

Nuphar pumila ($2n = 34$) bildet mit *N. lutea* ($2n = 34$) fertile Hybride, die als *N. x intermedia* (Intermediäre Teichrose) bezeichnet werden (Meusel et al. 1965, Käsermann und Moser 1999). Die Verbreitung von *N. x intermedia* in der Schweiz, wie auch die Problematik der Abgrenzung zwischen *N. lutea*, *N. pumila* und *N. x intermedia* wurden bisher in der Schweiz nicht genauer untersucht und beschrieben.

Mit dieser Untersuchung wollen wir diese Lücke schliessen, und die Verbreitung von *N. pumila* und *N. x intermedia* in der Schweiz genau dokumentieren. Diese Publikation soll eine Grundlage für weitere Untersuchungen mit *N. pumila* und anderen gefährdeten Wasserpflanzen darstellen.

Material und Methoden

Die untersuchte Art

Nuphar pumila (TIMM.) DC ist eine ausdauernde Schwimmblattpflanze, die der häufigen Art *N. lutea* ähnlich, aber in allen Teilen kleiner ist (Abb. 1). Dort, wo die beiden *Nuphar*-Arten zusammen vorkommen, bilden sie praktisch immer einen Hybrid,



Abb. 1. Oben: Nahaufnahme von *N. pumila*. Unten: Vergleich zwischen *N. pumila* (kleine Blätter) und *N. x intermedia* (grössere Blätter) im Lac de Lussy FR (Fotos: E. Gerber).

der als *N. x intermedia* Lebed. bezeichnet wird (Roweck und Reinöhl 1986; Roweck 1988). Die Hybriden sind fertil. Die Pollenfertilität soll stark vermindert sein, die Pflanzen bilden auch weniger Samen, die jedoch schneller wachsen (Sebald 1993). *Nuphar pumila* wächst im stehenden, kühlen und schwach sauren Wasser. Sie gedeiht meist auf Torf- oder Teichschlammböden und nur selten auf Mineralböden. Die Art bevorzugt flache Gewässerpartien mit maximaler Tiefe von 2.5–3.0 m. Ab ca. zwei Meter Tiefe bleiben die Pflanzen steril. Die Pflanze bildet zwei Typen von Blättern aus: die normal entwickelten und derben Schwimmblätter und die leicht gekräuselten und fast durchsichtigen „Salatblätter“, die kurzgestielt immer unter Wasser bleiben. Die Pflanze blüht zwischen Juni und September. Es wird nur wenig Nektar produziert. Die Bestäubung erfolgt durch Insekten (Käfer, Fliegen). Selbstbestäubung ist möglich (Meusel et al. 1965). Nach der Bestäubung neigt sich die Frucht zum Ausreifen ins Wasser. Samenverbreitung erfolgt durch Wasservögel und Fische. Die Pflanze vermehrt sich auch sehr stark vegetativ durch kriechende Rhizome im Seegrund (Maximum bis 2-3 Meter Tiefe).

Nuphar pumila ist ein eurosibirisches Florenelement und hat seinen Verbreitungsschwerpunkt im Nordosten Europas und in Nord-Asien. In westlichen und südlichen Gebieten Europas kommt sie an wenigen und oft sehr isolierten Stellen vor (Meusel et al. 1965; Roweck 1988). In Frankreich beispielsweise wächst sie noch im Zentralmassiv, in den Vogesen und im Sundgau; in Süddeutschland im Südschwarzwald, im Oberrheinischen und Westallgäuischen Hügelland und im Bayrischen Alpenvorland; in Österreich bei Kitzbühl, Lingau und in Kärnten (Käsermann und Moser 1999). *Nuphar pumila* ist ein späteiszeitliches Relikt und kommt hauptsächlich in Gebieten vor, die in der letzten Eiszeit von Gletschern überdeckt waren. *N. pumila* wurde als Charakterart der artenarmen, subarktischen Reliktassoziation des *Nupharetum pumili* Obered. 1957 zugeschrieben (Oberdorfer 1977, Oberdorfer 1994), die in der Klassifikation von Delarze (Delarze et al. 1998) in den Lebensraumtyp 1.1.4. (Nymphaeion) fällt.

Verbreitungsangaben

Für die Erstellung einer neuen Verbreitungskarte der Kleinen Teichrose in der Schweiz wurden die aktuellsten Angaben aus der Datenbank des ZDSF (Genf) und aus der Datenbank der Merkblätter Artenschutz von Ch. Käsermann benutzt (Käsermann und Moser 1999). Zahlreiche weitere Felduntersuchungen wurden in den Jahren 1998-2003 unternommen, insbesondere in den potentiellen Gewässern der Kantone Freiburg, Zürich, Schwyz und Luzern. Alle Angaben zu den laufenden und früheren Wieder- und Neuansiedlungen wurden zusätzlich gesammelt (bis Ende 2003).

Identifikation von *Nuphar pumila*

Die genaue Abgrenzung zwischen *N. pumila*, *N. lutea* und dessen Hybride *N. x intermedia* ist nicht immer eindeutig. Aus den wichtigsten Publikationen und Schlüsseln zur Schweizer Flora und zur *Nuphar*-Gattung wurden möglichst alle morphologischen Unterschiede ermittelt (Heslop-Harrison 1953, 1955; Meusel et al. 1965; Hess et al. 1980; Roweck und Reinöhl 1986; Roweck 1988; Aeschmann und Burdet 1989; Binz und Heitz 1990; Oberdorfer 1994; Lauber und Wagner 2003). Die ausführlichsten Informationen und Schlussfolgerungen sind in den Werken von Roweck und Reinöhl (1986) und Roweck (1988) zu finden. Zusätzlich wurden auch alle weiteren ökologischen Unterschiede zwischen den beiden *Nuphar*-Arten ermittelt. Zudem wurden mehrere „reine“ Pflanzen beider Arten aus den Ex situ-Kulturen der Botanischen Gärten Freiburg (CH) und Lausanne verglichen und die Unterschiede untersucht. Auch bei meh-

renen Feldbegehungen im Lac des Jones und im Gräppelensee (wo die Populationen nur aus *N. pumila* bestehen), konnten weitere praktischen Merkmale zur besseren Abgrenzung der beiden Arten gewonnen werden.

Begleitarten und ökologische Zeigerwerte

Für die vier autochthonen Schweizer Populationen wurden alle Begleitpflanzen notiert. Die Aufnahmen beziehen sich jeweils auf die gesamte durch *N. pumila* bewachsene Fläche. Danach wurden für jede Aufnahme die mittleren ökologischen Zeigerwerte berechnet (Landolt 1977).

Ergebnisse

Identifikation von Nuphar pumila

Tabelle 1 fasst die wichtigsten morphologischen und ökologischen Unterschiede zwischen *N. pumila* und *N. lutea* zusammen. Für die Identifikation der Arten im Rahmen dieser Untersuchung wurden neun Merkmale verwendet, die im Feld einfach erkennbar und/oder messbar sind, nämlich drei Blattmerkmale (Blattlänge, Form des Blattstiels unter der Blattscheide, Behaarung der Blattunterseite), fünf Blütenmerkmale (Form der Narbenschleibe, Durchmesser der Narbenschleibe, Anzahl der Narbenstrahlen, Fruchtknotenlänge, Petallänge), sowie die Tatsache, dass die Treffstelle zwischen dem Blattstiel und der Blattscheide bei *N. pumila* auf der Blattoberfläche deutlich gelb verfärbt ist (ein gelber Fleck von ca. 5 mm Durchmesser).

Abbildung 2 zeigt die wichtigsten morphologischen Merkmale der beiden „reinen“ *Nuphar*-Arten: *N. pumila* und *N. lutea*. Das Variationsspektrum der morphologischen Merkmale der Hybride *N. x intermedia* zeigt alle Übergänge von *N. pumila* zu *N. lutea*. Bei den gemischten Populationen aus dem Lac de Lussy und dem Kämmoosteich war die Identifikation von reinen *N. pumila*-Beständen aus diesem Grund sehr aufwändig und in einigen Fällen zweifelhaft (Verwischung der Artgrenzen durch Introgression und Rückkreuzungen mit der einen oder anderen Elternart). Sehr wahrscheinlich ist die eindeutige Abgrenzung der beiden Arten nur mit molekularen Methoden möglich.

Vorkommen von Nuphar pumila und Nuphar x intermedia in der Schweiz

In der Schweiz gibt es Angaben zu 17 Fundorten, die sich alle im nördlichen Alpenvorland befanden. Man kannte früher zwei Fundorte aus dem Kanton Freiburg (Lac des Jones und Lac de Lussy), fünf aus dem Kanton Zürich (Hüttensee, Egelsee, Kämmoosteich, Lützelsee und bei Wädenswil), sechs aus dem Kanton Luzern (Manansee, Baldeggersee, Soppensee, Wauwillermoos, Sempachersee und Rothsee) und je eine Angabe aus den Kantonen St. Gallen (Gräppelensee), Obwalden (Sarnersee), Schwyz (Lauerzersee) und Zug (Aegerisee). Von diesen konnten lediglich 4 Fundorte aktuell bestätigt werden: zwei Freiburger Gewässer (Lac des Jones und Lac de Lussy), der Zürcherische Kämmoosteich und der Sanktgallische Gräppelensee (Abb. 3; Tab. 2). *Nuphar x intermedia* wurde im Kämmoosteich und im Lac de Lussy gefunden. Auf der Verbreitungskarte (Abb. 3) wurden auch alle bekannten Ansiedlungsgebiete angegeben (bis Ende 2003): Allschwil BL, Rathvel FR, Egelsee ZH, Robenhuserriet ZH, Utziker Riet ZH und Hanfländer bei Wetzikon ZH (Brodbeck et al. 1997). Es bleibt jedoch unsicher, ob sich *N. pumila* in diesen Seen und Teichen langfristig etablieren kann.

Tab. 1. Morphologische und ökologische Unterschiede zwischen *Nuphar pumila* und *Nuphar lutea* (Hess et al. 1980; Lauber und Wagner 2003; Meusel et al. 1965; Roweck und Reinöhl 1986; Roweck 1988 und eigene Beobachtungen).

	<i>Nuphar pumila</i>	<i>Nuphar lutea</i>
Bestimmungsmerkmale im Feld¹		
Blätter (Länge)	5–10 (–15) cm	12–40 cm
Blattstiel (im oberen Teil)	fast zweikantig	stumpf dreikantig
Blattunterseite	+/- behaart	unbehaart
Narbenscheibe (Rand)	am Rande wellig	ganzrandig
Narbenscheibe (Durchmesser)	6–8.8 mm	10–15 mm
Narbenstrahlen (Anzahl)	6–13	12–25
Frucht (Länge)	2–4 cm	3–6 cm
Perigonblätter (Länge)	1–2 cm	2–3 cm
Ansatzstelle Blattstiel/Scheide	gelber Fleck	keine gelbe Verfärbung
Weitere morphologische Unterschiede		
Narbenscheibe (Zentrum)	+/- flach	trichterförmig vertieft
Narbenstrahlen	den Rand erreichend	den Rand kaum erreichend
Blüten (Durchmesser)	2–3 cm	(3–) 4–5 cm
Blütenduft	schwach duftend	stark duftend
Rhizom (Dicke)	1–2 cm	3–8 cm
Blattstiel (Länge)	50–150 (–350) cm	50–250 (–500) cm
Frucht (Form)	gekrümmt	nicht gekrümmt
Frucht (Oberfläche)	gefurcht	nicht gefurcht
Ökologische Unterschiede		
Blütezeit (Monate)	VI – VIII	VII – IX
Gewässer	stehend	stehend und träge fließend
Trophie der Gewässer	dystroph bis mesotroph, kühl, schwach sauer	meso- bis eutroph
Substrat	Torf- und Teichschlamm, (sehr selten Mineralboden)	humoser Schlamm-, Sand- und Kiesboden
Maximale Tiefe	3.5 m	6 m
Steril	ab 2 m Tiefe (opt. < 2 m)	ab 4–5 m?
Ökologische Amplitude	klein	weit
Allgemeine Verbreitung südwärts	bis Alpen (boreal)	bis Nordafrika
Max. Höhe ü.M.	bis 1700 m	bis 1100 m

¹ Merkmale, die im Rahmen dieser Arbeit zur Artabgrenzung verwendet wurden.

Begleitarten und ökologische Zeigerwerte

Insgesamt wurden 15 begleitende Moos- und Blütenpflanzen in allen vier Seen festgestellt (Tab. 2). Nur sehr wenige Schwimmblattpflanzen haben sich mit *N. pumila* vergesellschaftet (1–3 Arten); sie gehören alle zu den Schwimmblatt- und Leichkrautgesellschaften (Klasse Potametea, Ordnung Potametalia). Nur im Kämmoosteich wurden 7 Schwimmblatt-Arten festgestellt. Im Randbereich wurden zusätzlich einige Vertreter anderer Gesellschaften (hauptsächlich Flachmoorpflanzen, Klasse Phragmitetea, Ord-

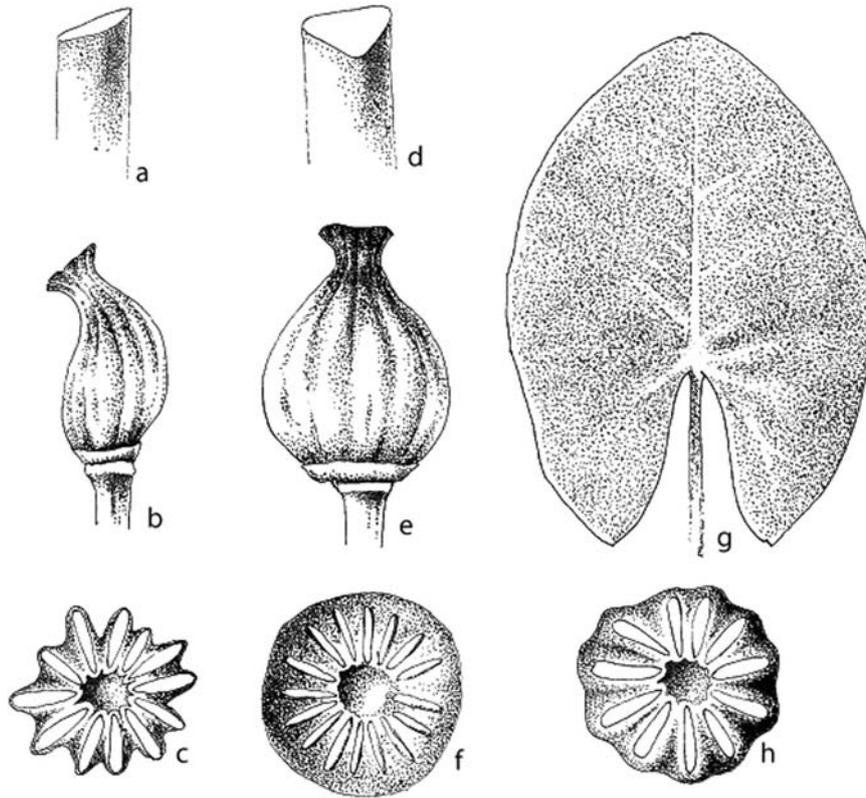


Abb. 2. Morphologische Unterschiede zwischen *N. pumila* und *N. lutea*. Oberer Teil des Blattstieles, der Narbenschleibe und der Fruchtkapsel von (a, b, c) *N. pumila* und (d, e, f) *N. lutea*; (g) Schwimmblatt von *N. pumila* und (h) Narbenschleibe der Zwischenform *N. x intermedia* (Originalzeichnung: S. Eggenberg).

nung Phragmitetalia) beobachtet. Die mittleren Zeigerwerte der Begleitarten weisen auf mässig saure ($R = 2.7-2.8$) und nährstoffarme ($N = 2.4-2.9$) Verhältnisse hin (Tab. 2).

Diskussion

Nuphar pumila gehört mit vier, teilweise sehr kleinen Populationen, zu den seltensten Pflanzen unseres Landes (Käsermann und Moser 1999; Kozłowski 2001). Die Art war in der Schweiz nie häufig, es existierten jedoch vor ca. hundert Jahren ungefähr 17 Populationen (Welten und Sutter 1982, ZDSF-Datenbankangaben, unveröff.). Bei der Erarbeitung des Artenschutz-Merkblattes für diese Art (Käsermann und

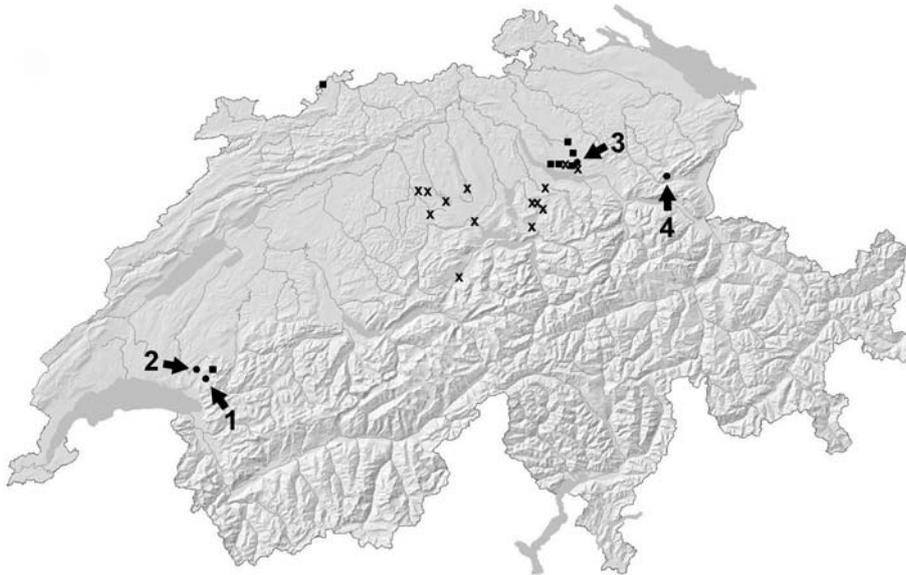


Abb. 3. Aktuelle und historische Verbreitung von *N. pumila* in der Schweiz: Punkte: aktuell bestätigte Populationen. Quadrate: Ansiedlungsversuche. Kreuze: historische, aktuell nicht bestätigte Populationen. Aktuelles Vorkommen: 1 – Lac des Jones FR, 2 – Lac de Lussy FR, 3 – Kämmosteich ZH, 4 – Gräppelensee SG (© Swisstopo – Bundesamt für Landestopographie).

Moser 1999) wurden im Jahre 1999 nur noch drei sichere Fundorte angegeben. Im Jahre 2001 wurde jedoch die Population im Lac de Lussy (FR) wiederentdeckt (Kozłowski 2001). Nach mehrjährigen Untersuchungen haben wir keine weiteren autochtone Populationen gefunden. In Deutschland und Österreich wurde *N. pumila* in den Roten Listen als eine vom Aussterben bedrohte Art bezeichnet (IUCN-Kategorie CR) (Roweck 1988; Käsermann und Moser 1999; IUCN 1994, 2001). In der neusten Ausgabe der Schweizer Rote Liste (Moser et al. 2002) ist sie als „stark gefährdet“ angegeben (IUCN-Kategorie EN).

Eine der schwierigsten Fragestellungen bei der *Nuphar*-Gattung ist die Erforschung der Arten-Abgrenzung und Arten-Verwandtschaft. Mit Hilfe von morphologischen und molekularen Methoden wird diese allmählich entschlüsselt (Padgett 1998, 1999; Padgett et al. 1998, 1999). Das Entstehen von Hybriden von *N. pumila* und *N. lutea* (*N. x intermedia* Lebed.) ist ein bekanntes Phänomen in allen Regionen, wo die Arten zusammen vorkommen oder vorkamen (Heslop-Harrison 1953; Roweck und Reinöhl 1986; Roweck 1988). Auch in der Schweiz hybridisieren die beiden *Nuphar*-Arten, und die Hybrid-Bestände bilden grosse Populationen. Im Lac de Lussy ist sogar die Hybride dominierend, die reinen Arten (*N. pumila* und *N. lutea*) bilden nicht mehr als 5% der gesamten Individuenzahl und könnten längerfristig ganz verdrängt werden (Kozłowski 2001).

Eine solche natürliche Hybridisierung innerhalb der Gattung *Nuphar* wurde auch für andere Arten-Paare gefunden. Auf diese Weise entstand beispielsweise *N. x rubro-*

Tab.2. Charakteristika der vier Gewässer mit aktuellem autochthonem Vorkommen von *Nuphar pumila* in der Schweiz: allgemeine Angaben, Artenzusammensetzung der Bestände, mittlere ökologische Zeigerwerte der Vegetation (ohne *N. pumila*) nach Landolt (1977).

	Lac des Jones	Lac de Lussy	Kämmoosteich	Gräppelensee
Allgemeine Angaben				
Kanton	FR	FR	ZH	SG
Gemeinde	Châtel-St-Denis	Châtel-St-Denis	Bubikon	Alt St. Johann
Meereshöhe (m ü.M.)	1'230	820	496	1'307
Grösste Tiefe (m)	21	ca. 5	2	ca. 10
Gesamtfläche (m ²)	6'700	33'000	5'300	22'300
Nährstoffhaushalt	eutroph	eutroph	eutroph	oligotroph
Status des Naturschutzgebietes	Kantonal	Kantonal	Gemeinde	Gemeinde
Besitz	Privat	Gemeinde	Gemeinde	Gemeinde
Artenzusammensetzung				
<i>Nuphar pumila</i>	x	x	x	x
<i>Nuphar x intermedia</i>		x	x	
<i>Nuphar lutea</i>		x	x	
Schwimblatt-Pflanzen				
<i>Fontinalis antipyretica</i>			x	
<i>Myriophyllum spicatum</i>			x	
<i>Myriophyllum verticillatum</i>			x	
<i>Nymphaea alba</i>	x	x	x	
<i>Polygonum amphibium</i>	x		x	
<i>Potamogeton lucens</i>	x			
<i>Potamogeton praelongus</i>				x
<i>Ranunculus trichophyllus</i>				x
<i>Utricularia minor</i>			x	
im Randbereich				
<i>Carex rostrata</i>				x
<i>Equisetum fluviatile</i>				x
<i>Menyanthes trifoliata</i>	x		x	x
<i>Phragmites australis</i>	x	x	x	x
<i>Potentilla palustris</i>	x			x
<i>Schoenoplectus lacustris</i>		x		
Mittlere ökologische Zeigerwerte der Begleitarten¹				
F = Feuchtigkeitszahl	5.0	5.0	4.5	5.0
R = Reaktionszahl	2.9	2.8	2.7	2.8
N = Nährstoffzahl	2.9	2.8	2.4	2.4
L = Lichtzahl	3.7	4.0	3.5	3.8
T = Temperaturzahl	3.1	3.4	2.9	2.8
K = Kontinentalitätszahl	2.7	2.6	2.4	2.8

¹ Zum Vergleich: Zeigerwerte von *N. pumila*: F5, R2, N2, L4, T3, K2

disca (*N. microphylla* x *N. variegata*) in Nordamerika (Padgett et al. 1998) oder *N. x saijoensis* (*N. japonica* x *N. pumila*) in Japan (Padgett et al. 2002). Die Hybridisierung ist ohne Zweifel einer der wichtigeren Motoren der Evolution (Petit et al. 1999; Rieseberg et al. 2000). Dennoch wird die Hybridisierung zwischen nahe verwandten Arten als eine mögliche Gefährdungsursache betrachtet (Vilà et al. 2000; Allendorf et al. 2001), besonders wenn sie erst durch von Menschen verursachte Arten-Arealverschiebungen ermöglicht wurde (Wolf et al. 2001). Andererseits werden für die natürlichen und selteneren Hybriden auch Schutzmassnahmen erarbeitet (z. B. für die endemische *N. x saijoensis* in West-Japan, Padgett et al. 2002). Solche Schutzmassnahmen sind nur dort begründet, wo *N. pumila* bereits ausgestorben ist, und nur noch Hybride vorkommen (Heslop-Harrison 1955; Roweck 1988).

Aufgrund der Höhenlage und der Begleitarten (Tab. 2) kann man die vier Schweizer Fundorte in zwei Gruppen einteilen. In den hoch gelegenen Seen (> 1200 m ü.M.) kommt nur *N. pumila* vor (ohne *N. lutea*); in den tiefer gelegenen Seen (< 900 m. ü.M.) kommen beide *Nuphar*-Arten und deren Hybride vor. Im Gegensatz zur Schweiz wurden in Baden-Württemberg die 3 *Nuphar*-Taxa nie zusammen gefunden (in 21 untersuchten Seen und Teichen), und nur einmal wuchs *N. pumila* mit *N. x intermedia* zusammen (Hengelesweiher, Roweck und Reinöhl 1986). Im bayerischen Alpenvorland hat Oberdorfer (1977) eine Subassoziation des *Nupharetum pumili* mit *Potamogeton lucens* beschrieben (6 Aufnahmen), wo *N. pumila* nie mit *N. x intermedia* vorkommt. In der typischen Subassoziation des süddeutschen *Nupharetum pumili* (17 Aufnahmen) kommen in ca. 25% der Aufnahmen beide Taxa vor (Oberdorfer 1977). Die Situation in der Schweiz scheint damit aussergewöhnlich zu sein, da die Hälfte der Populationen durch die Hybridisierung betroffen ist. Da in der Schweiz jedoch nur noch vier, teilweise sehr kleine Populationen existieren, ist ein genauer Vergleich nicht möglich.

Die Artenzusammensetzung der *N. pumila*-Bestände in der Schweiz ähnelt derjenigen in anderen Ländern Mitteleuropas (Oberdorfer 1977; Runge 1980; Willmans 1989; Roweck und Reinöhl 1986). Wir finden Charakterarten der Klasse Potametea und der Ordnung Potametalia (Willmans 1989): *Myriophyllum verticillatum*, *M. spicatum*; wie auch Charakterarten des Verbandes *Nymphaeion albae*: *Nymphaea alba*, *Polygonum amphibium*. Auch weitere Schwimmblatt-Begleitarten wurden in anderen Gebieten Mitteleuropas in den phytosoziologischen Aufnahmen von *N. pumila*-Gesellschaften aufgelistet (ausser *Ranunculus trichophyllus*): *Potamogeton lucens* und *Utricularia minor*. Da einige Bestände von *N. pumila* sehr nah am Ufer wachsen, gesellten sich zu den typischen Schwimmblattpflanzen auch einige Ufer- und Sumpfpflanzen aus anderen pflanzensoziologischen Einheiten (insbesondere *Phragmites australis*, *Menyanthes trifoliata* und *Potentilla palustris*). Auch dieses Phänomen wurde bei allen *N. pumila*-Aufnahmen festgestellt und bildet damit in der Schweiz keine Ausnahme.

Die mittleren ökologischen Zeigerwerte der Begleitpflanzen zeigen, dass an den Fundorten von *N. pumila* (R = 2, N = 2) auch zahlreiche Arten mit höheren Nährstoffansprüchen (R = 3, N = 3) vorkommen. Diese Arten könnten *N. pumila* weiter verdrängen, falls die Gewässerqualität abnimmt und die Vegetation dichter wird. Wieweit dies bereits eingetreten ist, kann jedoch nicht aufgrund der Zeigerwerte bestimmt werden, da Arten mit R = 3 und N = 3 auch an sauren, nährstoffarmen Standorten vorkommen können (Landolt 1977).

Weitere Untersuchungen, insbesondere zur Wasser- und Substratqualität, sind deshalb notwendig, um die genauen ökologischen Ansprüche dieser Art in der Schweiz besser zu definieren. Zu den notwendigsten Forschungsarbeiten, die in näherer Zukunft folgen sollten, gehören deshalb unter anderen: (1) Definition der Habitatsan-

sprüche der Kleinen Teichrose in der Schweiz und in Mitteleuropa; (2) Untersuchung der genetischen Vielfalt dieser Art in Mitteleuropa; (3) Erarbeitung einer effizienten Methode zur eindeutigen Abgrenzung zwischen *N. pumila* und *N. lutea* (beispielsweise mit modernen molekularen Techniken); (4) Erarbeitung einer einfachen und effizienten Vermehrungs- und Ansiedlungsmethode für Wieder- und Neuansiedlungen in Mitteleuropa.

Der *Coordination régionale pour la protection de la flore FR-NE-VD*, der Fachstelle Naturschutz des Kantons Zürich und des Kantons Freiburg und dem Forschungsfonds der Universität Freiburg (Projekt 223) danken wir für die finanzielle und organisatorische Unterstützung der Feld- und Wiederansiedlungsarbeiten. Den Naturschutzämtern danken wir für die Bewilligung zum Betreten der betroffenen Naturschutzgebiete (Kantone Zürich, Freiburg, Schwyz, St-Gallen). Mitarbeiterinnen und Mitarbeiter des Botanischen Gartens Fribourg und Lausanne und des Ateliers für Naturschutz und Umweltfragen (UNA, Bern) haben uns bei den Arbeiten unterstützt. Weiter bedanken wir uns bei Herrn André Fasel und Dr. Emanuel Gerber (Direktion des Naturhistorischen Museums Freiburg) für die logistische Unterstützung der Feldarbeiten und Fotoaufnahmen sowie bei Herrn Nicolas Wyler (ZDSF-Genf) für die Erstellung der Verbreitungskarte.

Literatur

- Aeschmann D. et Burdet H. M. 1989. Flore de la Suisse et des territoires limitrophes. Le nouveau Binz. Editions du Griffon, Neuchâtel.
- Allendorf F.W., Leary R.F., Spruell P. and Wenburg J.K. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends Ecol. Evol.* 16: 613–622.
- Barrat-Segretain M.-H. 1996. Germination and colonisation dynamics of *Nuphar lutea* (L.) Sm. in a former river channel. *Aquat. Bot.* 55: 31–38.
- Binz A. und Heitz Ch. 1990. Schul- und Exkursionsflora für die Schweiz. Bestimmungsbuch für die wildwachsenden Gefäßpflanzen. 19. Aufl. Schwabe & Co., Basel.
- Brodbeck T., Zemp M., Frei M., Kienzle U. und Knecht D. 1997. Flora von Basel und Umgebung. Sonderdruck der Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft beider Basel.
- Delarze R., Gonseth Y. et Galland P. 1998. Guide des milieux naturels de Suisse. Ecologie – Menaces – Espèces caractéristiques. Delachaux et Niestlé, Lausanne.
- Ervik F., Renner S. and Johanson K.A. 1995. Breeding system and pollination of *Nuphar lutea* (L.) Smith (Nymphaeaceae) in Norway. *Flora* 190: 109–113.
- Hart K.H. and Cox P.A. 1995. Dispersal ecology of *Nuphar luteum* (L.) Sibthorp & Smith: abiotic seed dispersal mechanisms. *Bot. J. Linn. Soc.* 119: 87–100.
- Heslop-Harrison Y. 1953. *Nuphar intermedia* Lebed., a presumed relict hybrid, in Britain. *Watsonia* 3: 7–25.
- Heslop-Harrison Y. 1955. *Nuphar* Sm. *J. Ecol.* 43: 342–364.
- Hess H.E., Landolt E. und Hirzel R. 1976–1980. Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Band 2. 2. Aufl. Birkhäuser, Basel.
- IUCN 1994. The World Conservation Union. IUCN Red List Categories. Prepared by the IUCN Species Survival Commission. Gland, Switzerland.
- IUCN 2001. The World Conservation Union. IUCN Red List Categories and Criteria. Version 3.1. IUCN Species Survival Commission. Gland, Switzerland and Cambridge.
- Käsermann Ch. und Moser D.M. 1999. Merkblätter Artenschutz, Blütenpflanzen und Farne. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft (BUWAL), Bern.
- Klosowski S., Krzewalska I. and Tomaszewicz. 1996. Habitat conditions of the phytocenoses of *Nupharetum pumili* in Poland. *Fragm. Flor. Geobot.* 41: 707–715.
- Kouki J. 1993. Herbivory modifies the production of different leaf types in the yellow water lily, *Nuphar lutea* (Nymphaeaceae). *Funct. Ecol.* 7: 21–26.
- Kozłowski G. 2001. Une plante rarissime dans le canton de Fribourg: le Nénuphar nain [*N. pumila* (Timm.) DC.]. *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.* 90: 60–71.

- Landolt E. 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröffentlichung des Geobotanischen Instituts der ETH Zürich. Stiftung Rübel 64: 1–208.
- Lauber K. und Wagner G. 2003. Flora Helvetica. Haupt, Bern.
- Lippok B., Gardine A.A., Williamson P.S. and Renner S.S. 2000. Pollination by flies, bees, and beetles of *Nuphar ozarkana* and *N. advena* (Nymphaeaceae). *Am. J. Bot.* 87: 898–902.
- Meusel H., Mühlberg H. und Fuchs H.P. 1965. In: Illustrierte Flora von Mitteleuropa von G. Hegi. Band III. Teil 3. Hanser, München.
- Moser D.M., Gygas A., Bäumler B., Wyler N. et Palese R. 2002. Liste rouge des espèces menacées de Suisse. Fougères et plantes à fleurs. OFEFP, Bern.
- Murphy K.J. 2002. Plant communities and plant diversity in softwater lakes of northern Europe. *Aquat. Bot.* 73: 287–324.
- Oberdorfer E. 1977. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil I. 2. Aufl. Fischer, Stuttgart.
- Oberdorfer E. 1994. Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 7. Aufl. Ulmer, Stuttgart.
- Padgett D.J. 1998. Phenetic distinction between the dwarf yellow water-lilies: *Nuphar microphylla* and *N. pumila* (Nymphaeaceae). *Can. J. Bot.* 76: 1755–1762.
- Padgett D.J., Les D.H. and Crow G.E. 1998. Evidence for the hybrid origin of *Nuphar x rubrodisca* (Nymphaeaceae). *Am. J. Bot.* 85: 1468–1476.
- Padgett D.J., Les D.H. and Crow G.E. 1999. Phylogenetic relationships in *Nuphar* (Nymphaeaceae): evidence from morphology, chloroplast DNA, and nuclear ribosomal DNA. *Am. J. Bot.* 86: 1316–1324.
- Padgett D.J. 1999. Nomenclatural novelties in *Nuphar* (Nymphaeaceae). *SIDA.* 18: 1823–826.
- Padgett D.J., Shimoda M., Horky L.A. and Les D.H. 2002. Natural hybridization and the imperiled *Nuphar* of Western Japan. *Aquat. Bot.* 72: 161–174.
- Petit C., Bretagnolle F. and Felber F. 1999. Evolutionary consequences of diploid-polyploid hybrid zones in wild species. *Trends Ecol. Evol.* 14: 306–311.
- Rieseberg R.H., Baird S.J.E. and Gardner K.A. 2000. Hybridization, introgression, and linkage evolution. *Plant Mol. Biol.* 42: 205–224.
- Roweck H. und Reinöhl H. 1986. Zur Verbreitung und systematischen Abgrenzung der Teichrosen *Nuphar pumila* und *N. x intermedia* in Baden-Württemberg. *Veröff. Landesstelle Naturschutz Baden-Württemberg* 61: 81–151.
- Roweck H. 1988. Ökologische Untersuchungen an Teichrosen. *Archiv für Hydrobiologie. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele und Obermiller), Stuttgart. Supplementband. 81 Heft 2/3.*
- Runge F. 1980. Die Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. 6/7. Aufl. Aschendorff, Münster.
- Schneider E.L. and Moore L. 1977. Morphological studies on the Nymphaeaceae. VII: the floral biology of *Nuphar lutea* ssp. *microphylla*. *Brittonia* 29: 88–99.
- Schneider E.L., Carlquist S., Beamer K. and Kohn A. 1995. Vessels in Nymphaeaceae: *Nuphar*, *Nymphaea*, and *Ondinea*. *Int. J. Plant Sci.* 156: 857–862.
- Sebald O. 1993. Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Ulmer, Stuttgart.
- Szankowski M. and Klosowski S. 1999. Habitat conditions of nymphaeid associations in Poland. *Hydrobiologia* 415: 177–185.
- Vilà M., Weber E. and D'Antonio C.M. 2000. Conservation implications of invasion by plant hybridization. *Biol. Invasions* 2: 207–217.
- Wallace J.B. and O'Hop J. 1985. Life on a fast pad: waterlily leaf beetle impact on water lilies. *Ecology* 66: 1534–1544.
- Welten M. und Sutter R. 1982. Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen der Schweiz. Birkhäuser, Basel.
- Wiersema J.H. 1988. Reproductive biology of *Nymphaea* (Nymphaeaceae). *Ann. Missouri Bot. Garden* 75: 795–804.
- Willmanns O. 1989. Ökologische Pflanzensoziologie. 4. Aufl. Quelle & Meyer, Heidelberg.
- Wolf D.E., Takebayashi N. and Rieseberg L.H. 2001. Predicting the risk of extinction through hybridization. *Conserv. Biol.* 15: 1039–1053.