©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tuexenia 19: 211–217. Göttingen 1999.

Das See-Brachsenkraut Isoëtes lacustris L. in einigen deutschen Seen: Blattanzahl und Sporenproduktion

– Margrit Vöge –

Zusammenfassung

Isoëtes lacustris ist in den deutschen Siedlungsgewässern stark gefährdet bzw. vom Aussterben bedroht; daher werden Methoden der Gewinnung biometrischer Daten zur Beschreibung der Population ohne Entnahme oder Beschädigung von Pflanzen diskutiert. Blattanzahl und Sporenproduktion pro Pflanze sind am höchsten im Garrensee bei geringer Bestandsdichte und niedrig in den dichten Populationen im Feldsee. Die im Garrensee gewonnenen Werte sind den optimalen Daten vergleichbar, die im nordeuropäischen Hauptverbreitungsgebiet erhalten wurden. Der Einfluß von Klima, Wasserfarbe und Wassertransparenz werden besprochen.

Abstract: The quillwort Isoëtes lacustris L. in some Germany lakes: number of leaves and spore production

Isoëtes lacustris is a highly endangered or threatened species in Germany. Methods are discussed to establish biometrical data for describing a population without sampling or damaging of plants. The number of leaves per rosette and the spore production per plant are highest in lake Garrensee, in stands of low density, and low in the very dense populations in lake Feldsee. The values gained in lake Garrensee are comparable to the optimal results obtained in the N-European main area of distribution. The influence of climate, water colour and water transparency are discussed.

Keywords: *Isoëtes lacustris*, leaf number, macrospore production, climate, water transparency, water colour

1. Einleitung

Seen, in denen zur Klasse *Littorelletea uniflorae* gehörende Gesellschaften siedeln, fanden von jeher das besondere Interesse der Hydrobotaniker, z. B. BURCHARD (1893), DONAT (1926), JÖNS (1934), ROLL (1939), KUBITZKI (1957). Bereits in den siebziger Jahren wurde auf die zunehmende Vernichtung dieser Biotope in Deutschland hingewiesen (z. B. LÜBBEN 1973, DIERSSEN 1975).

Isoëtes lacustris besiedelt vorzugsweise klare und elektrolytarme Gewässer. Besondere seltene Strategien ermöglichen dem Brachsenkraut das Wachstum in extrem nährstoffarmen Seen, in die viele Wasserpflanzenarten nicht eindringen können: Das Kohlendioxid wird nicht mit den Blättern dem umgebenden Wasser, sondern über die Wurzeln dem Porenwasser des Sediments entnommen, wo die Konzentration höher ist. Auch nachts wird Kohlendioxid aufgenommen und gebunden (CAM); tagsüber wird es freigesetzt und photosynthetisch genutzt (BOSTON 1986). Zusätzlich wird endogenes CO_2, das sich über Nacht in den Luftkanälen der Blätter ansammelt, effizient recycelt (KEELEY & BUSCH 1984).

Bedingt durch die anthropogenen Einflüsse in den letzten Jahrzehnten, insbesondere durch Eutrophierung, wurde die Sichttiefe durch zunehmende Planktonentwicklung herabgesetzt; Nährstoffeintrag ermöglichte die Einwanderung eutraphenter Makrophyten, die die Isoëtiden bedrängen und schließlich ersetzen (VÖGE 1992). So ist das Brachsenkraut nunmehr stark gefährdet (in Baden-Württemberg) bzw. vom Aussterben bedroht (in Schleswig-Holstein und Niedersachsen). Die Pflanzen sind immergrün ausdauernd; von ihrem Kormus entwickeln sich nach oben die Blätter in spiraliger Anordnung, nach unten werden zahlreiche lange Wurzeln ausgebildet. Die Makro- bzw. Mikrosporangien (mit den entsprechenden Sporen) befinden sich an der Basis der Makro- bzw. Mikrosporophylle; diese machen nur einen Teil der Blattrosette aus. MURPHY et al. (1990) bezeichnen das Brachsenkraut als streßtolerant, aber ausgesprochen konkurrenzschwach.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

In den letzten Jahren wurden populationsbiologische und biometrische Daten für *Isoëtes lacustris* in einem Pyrenäen-See (GACIA & BALLESTEROS 1993) sowie in einem polnischen See (SZMEJA 1994a,b) bestimmt. Untersuchungen von VÖGE (1997a,b) in 20 Seen N-Europas, dem Hauptverbreitungsgebiet der Art, und in 15 Seen W-Europas ergaben hochsignifikante Korrelationen zwischen der Blattanzahl pro Rosette und der Sporenzahl pro Makrosporangium bzw. der Sporenproduktion pro Pflanze. Die Blattanzahl kann in der Regel unmittelbar (tauchend) am Standort bestimmt werden, ohne die Pflanze zu beschädigen; der Mittelwert ermöglicht dann eine Aussage zur Makrosporenproduktion. Da die Makrosporenzahl pro Pflanze wesentlich geringer ist als die Anzahl der kleineren Mikrosporen, ist sie für die Reproduktion entscheidend.
Ziele der Untersuchungen waren:

1. Methoden zur schonenden Gewinnung von biometrischen und populationsbiologischen Daten zu erproben
2. Die Charakterisierung der Individuen und Populationen von *Isoëtes lacustris* in deutschen Seen im Vergleich mit Ergebnissen aus dem Hauptverbreitungsgebiet.

2. Material und Methoden

Zwischen 1976 und 1997 wurden alle 9 bekannten deutschen *Isoëtes*-Standorte betaucht. Davon liegen 7 in der norddeutschen Tiefebene. Großes Sager Meer, Silbersee und Wollingster See gehören zu Niedersachsen, Großensee, Ihlsee. Bültsee und Garrensee zu Schleswig-Holstein. Titisee und Feldsee sind Mittelgebirgsseen im Hochschwarzwald, Baden-Württemberg. Die Standortbedingungen werden durch die Leitfähigkeit (WTW), die Sichttiefe (modifizierte Secchischeibe) sowie die Tiefengrenze des Brachsenkrautes charakterisiert (Tab. 1). Gegenstand der Untersuchung waren fertile Pflanzen mit Mikro- und Makrosporen.
Zur Gewinnung der verschiedenen Werte wurden folgende Methoden angewandt:

1. Neben der Rosettenhöhe wurde die Blattanzahl pro Rosette am Standort (unter Wasser) an mindestens 30 Pflanzen bestimmt und zwar im Zentrum der Population, meist um 2 m Tiefe, in der Eisgang und Wellenbewegung ohne Wirkung sind.
2. Es wurde versucht, den Anteil fertiler Pflanzen in der Population unter Wasser abzuschätzen. Meist sind die Makrosporophylle erkennbar; auch Kormusdurchmesser (Fühlen) und Blattanzahl geben Hinweise auf das Vorhandensein von Makrosporophyllen.
3. An Individuen im Uferantrieb können Rosettenhöhe, Blattanzahl und die Anzahl der Makrosporophylle pro Rosette sowie die Sporenzahl pro Makrosporangium bestimmt werden.
4. An Herbarbelegen können , nach mehrstündigem Einweichen in Wasser, die gleichen Parameter wie bei 3. gewonnen werden.
5. Mit Hilfe von Regressionsgleichungen lassen sich aus der (mittleren) Blattanzahl pro Rosette die Sporenzahl pro Makrosporangium und die Sporenproduktion pro Pflanze errechnen.

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Zur Gewässersituation

Fünf Seen sind mäßig elektrolytreich, der Großensee ist sogar als elektrolytreich zu bezeichnen; sie stellen damit keine typischen *Isoëtes*-Standorte (mehr) dar. Ausgesprochen elektrolytarm ist dagegen der Feldsee. In Ihlsee, Garrensee, Titisee und Feldsee sind die Werte für Sichttiefe und Tiefengrenze des Brachsenkrautes am höchsten und den Ergebnissen aus Skandinavien vergleichbar.

Die *Isoëtes*–Populationen im Ihlsee und Titisee sind von *Myriophyllum alterniflorum* durchsetzt; im flacheren Wasser schließen sich im Ihlsee *Lobelia dortmanna* und *Littorella uniflora* an. Im Garrensee bildet das Brachsenkraut Reinbestände im tieferen Wasser; uferwärts gesellt sich der Strandling dazu. Im Feldsee fällt neben *Myriophyllum alterniflorum* stellenweise luxuriöses Wachstum von *Potamogeton pusillus* auf, das sich in den letzten Jahren dort angesiedelt hat und erhöhten Nährstoffeintrag vermuten läßt.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

3.2 Blattanzahl und Makrosporen

Die mittlere Rosettenhöhe beträgt zwischen 5 cm (Silbersee) und 17 cm (Feldsee). Die mittlere Blattanzahl pro Rosette liegt zwischen 8 und 37 (Tab. 1). Im gemäßigten Klima N- und W-Europas (VÖGE 1997a,b) wurde ein Mittelwert (von vier Standorten mit den am besten entwickelten Populationen) von 33,8 Blättern gewonnen. Dieser Wert wird im Garrensee sogar noch übertroffen. Die Rosetten sind im Großensee, Großen Sager Meer und Silbersee besonders blattarm; Makrosporen wurden nicht gefunden. Blattanzahl und Makrosporenzahl sind am geringsten im Feldsee, am höchsten im Garrensee. Die maximal mögliche Sporenzahl pro Makrosporangium dürfte wenig über 100 betragen, wie im Garrensee (110). Der Mittelwert aus den obengenannten vier Standorten ist 111; im polnischen See Krasne wurden maximal 116 Sporen gezählt (SZMEJA 1994a).

Tab. 1: Charakterisierung der Wuchsorte und der Brachsenkraut–Individuen.

See	Jahr der Untersuchung	Leitfähigkeit ($\mu S\ cm^{-1}$)	Sichttiefe (m)	Tiefengrenze von *Isoëtes* (m)	Blattanzahl pro Rosette	Sporenzahl pro Makrosporangium			
						Herbar-belege	Einzelne Indviduen	Nach Korrelation a	b
Großensee	1976	338	1,7	0,8	8,0	0			
Großes Sager Meer	1985	130	2,8	0,4	8,0	0			
Silbersee	1986	111	1,7	0,9	8,0	0			
Wollingster See	1986	129	3,4	0,5	17,0	42			
Bültsee	1987	176	1,8	0,8					
Ihlsee	1996	162	3,9	3,5	22,5		71	71,5	67,0
Garrensee	1997	70	7,9	3,0	37,1		110	94,9	100,3
Titisee	1997	70	3,8	2,7	24,7		72	75,9	72,7
Feldsee	1997	20	5,3	3,0	15,3		63	53,6	41,4

Es soll nun erörtert werden, wie die Kenntnis der mittleren Blattanzahl pro Rosette die Abschätzung der Fertilität innerhalb einer Population ermöglicht. Zur Errechnung der Sporenzahl im Makrosporangium stehen zwei Regressionsgleichungen zur Verfügung (VÖGE 1997b):

a) $y = 44{,}58 \ln(x) - 73{,}45$
b) $y = 66{,}58 \ln(x) - 140{,}25$.

Gleichung a wurde in nordeuropäischen, Gleichung b in westeuropäischen Seen gewonnen, unter Einschluß von Herbarbelegen aus mitteleuropäischen Gewässern. In Tab. 1 sind die an einzelnen Individuen bestimmten Anzahlen der Makrosporen den aus der Blattanzahl errechneten Zahlen gegenübergestellt. Allgemein sollte die Regression a für (Mittel-) Gebirgsseen besonders geeignet sein, da sie auch alpine/subalpine Gewässer Skandinaviens umfaßt, während Regression b auf Standorte im Flachland bei gemäßigtem Klima zurückgeht. Bei Ihlsee, Garrensee und Titisee ist die Übereinstimmung recht gut. Im Feldsee dürfte die Abweichung folgendermaßen zu begründen sein: Das Zählen der Blätter muß an fertilen Individuen vorgenommen werden, da nur sie bei der Erstellung der Regressionen berücksichtigt wurden. In ungewöhnlich dichten Populationen aus Pflanzen mit besonders zarten Blättern (wie im Feldsee) ist es schwierig, unter Wasser zu entscheiden, ob eine Pflanze Makrosporen besitzt. Somit wurden vermutlich sterile Individuen (mit i.a. geringerer Blattanzahl) mitgezählt, so daß die gewonnene mittlere Blattanzahl pro Rosette kleiner sein dürfte als ausschließlich fertilen Pflanzen entsprechend. Dann ist auch die berechnete Sporenzahl pro Makrosporangium geringer, als den Pflanzen tatsächlich entspricht.

Aus der Sporenzahl pro Makrosporangium und der Summe der Makrosporophylle der Pflanze ergibt sich ihre Sporenproduktion. Wird auch der Anteil fertiler Pflanzen in der Population berücksichtigt, erhält man das Sporenaufkommen für eine Population aus 100 Pflanzen.

In der Regel besitzen (im gemäßigten Klima) blattreiche Rosetten mit zahlreichen Makrosporen viele (bis 9) Makrosporophylle; dabei sind praktisch alle Individuen (mit Aus-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

nahme von Jungpflanzen) fertil. Die für die im Garrensee siedelnde Population errechnete Sporenzahl (pro 100 Pflanzen) von 100 000 zeigt optimale Standortbedingungen an. SZMEJA (1994a) gibt einen Wert von 73 360 für den See Krasne an.

Rosetten mit höchstens 10 Blättern fehlen dagegen in der Regel die Makrosporen, jedoch ausschließlich im gemäßigten Klima. In einem kalten Klima, wie in N-Skandinavien und Island, sind auch blattarme Rosetten fertil. In einem isländischen See wurden Pflanzen mit (durchschnittlich) 6 Blättern, immerhin 15 Sporen pro Makrosporangium und im Mittel 1,8 Makrosporophyllen gefunden; alle Pflanzen waren fertil. Das Sporenaufkommen von Pflanze und Population beträgt dann 27 bzw. 2 700.

Nährstoffanreicherung, angezeigt durch erhöhte Leitfähigkeit, pH-Werte erheblich über 7, geringe Siedlungs- und Sichttiefe sowie das Auftreten eutraphenter Makrophyten, führt zu blattärmeren Rosetten mit geringerer Sporenproduktion, bis schließlich die infertilen Pflanzen im Bestand dominieren. Damit findet das immer wieder beobachtete rasche Verschwinden des Brachsenkrautes eine Erklärung, wie beispielsweise im Großensee (VÖGE 1992). Im irischen Lough Corrib hat sich *Isoëtes lacustris* weitgehend zurückgezogen. Nur noch im nördlichen Teil nahe dem Zulauf existieren Restbestände (KRAUSE & KING 1994). Sie lassen sich durch folgende Mittelwerte beschreiben: 14 Blätter, 38 Sporen pro Makrosporangium, 1,3 Makrosporophylle sowie 36 % fertile Pflanzen (VÖGE 1997b), entsprechend 50 Makrosporen pro Pflanze bzw. 1 780 pro Population. Im subarktischen Klima (Island, nördlichstes Skandinavien) bei weitgehend fehlender Konkurrenz reicht eine geringe Makrosporenproduktion offenbar aus, um die Art auf lange Sicht zu erhalten, nicht aber in Mitteleuropa, wo *Isoëtes lacustris* leicht von hochwüchsigen Makrophyten verdrängt wird. An verschiedenen Uferbereichen eines dänischen Sees wurden unterschiedliche Blatt- und Sporenzahlen gefunden: niedrige Werte in der Nähe von Badestellen mit erheblicher Entwicklung von Algenwatten, höhere Werte an eher naturbelassenen Stellen. Die Bestimmung der Blattanzahl ermöglicht somit das Erkennen negativer Einflüsse in einem Gewässer.

Die Untersuchungen ergaben: Weder pH noch Leitfähigkeit beeinflussen direkt Blatt- und Sporenzahl (VÖGE 1997a,b). Dagegen bestimmt die Länge der Vegetationsperiode weitgehend die Blattanzahl pro Rosette und die Sporenproduktion pro Population; begrenzend wirken in geringerem Maß auch niedrige Wassertransparenz sowie ein deutlicher Humingehalt des Gewässers. Planktontrübung und Vermoorung beeinträchtigen somit die Entwicklung des Brachsenkrautes.

Es hatte sich gezeigt, daß die (mittlere) Blattanzahl pro Rosette das zentrale Merkmal des Brachsenkrautes ist; mittels dieser Zahl können (neben der Sporenzahl pro Makrosporangium) auch die Anzahl der Mikrosporophylle, der Kormusdurchmesser, die gesamte Wurzellänge sowie die Sporenproduktion pro Pflanze und Population mittels Regressionsgleichungen errechnet werden; auch für die Abhängigkeit der Blattanzahl von der Dauer der Vegetationsperiode, von Secchi-Tiefe und Wasserfarbe wurden Regressionsgleichungen gewonnen (VÖGE, unveröff.).

Tab. 2 gibt einige Richtwerte für (mittlere) Blattanzahlen pro Rosette, die bei unterschiedlicher Länge der Vegetationsperiode gebildet werden, sowie die daraus errechneten Werte für die Sporenproduktion pro Pflanze. Damit lassen sich die an Standorten in unterschiedlichem Klima und in verschiedenen Höhenstufen gewonnenen Blattanzahlen bewerten, auch hinsichtlich der Fertilität der Pflanzen. Erheblich niedrigere Werte, als der Vegetationsperiode entsprechen, lassen weniger günstige Standortbedingungen vermuten. Der Vergleich mit den Zählergebnissen aus den 4 deutschen Seen in Tab. 1 zeigt, daß der Rosettenumfang in Garrensee, Titisee und Feldsee weitgehend der Länge der Vegetationsperiode entspricht (jeweils 5–6, 4, 3 Monate). Die geringere Blattanzahl der Pflanzen im Ihlsee wird mit der niedrigeren Secchi-Tiefe begründet. Sinkt beispielsweise die Sichttiefe von 8 m (wie im Garrensee) auf 4 m, umfaßt die Rosette nur noch 20 Blätter anstatt etwas über 30. Die besonders niedrigen Blatt- und Sporenzahlen (17 bzw. 42) der Herbarbelege aus dem Wollingster See (Tab. 1) werden auf die Wasserfarbe zurückgeführt: Der Rosettenumfang entspricht annähernd dem Meßwert von 30 Hazen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab. 2: Dauer der Vegetationsperiode, Blattanzahl und Sporenproduktion pro Pflanze.

Anzahl Monate ≥ 10° C	Mittlere Blattanzahl pro Rosette	Mittlere Makrosporen-produktion pro Pflanze
3	15	100
3,5	20	160
4	24	200
≥5	**≥32**	**≥400**

ARTS & DEN HARTOG (1990) bezeichnen *Isoëtes lacustris* und *Isoëtes echinospora* aufgrund ihrer Hauptverbreitungsgebiete als boreale Arten. WELTEN (1967) betont, daß nicht direkt vom heutigen Arealbild auf die klimatischen Ansprüche des Brachsenkrautes geschlossen werden darf; Fossilfunde in der Schweiz wiesen auf ein luxuriöses Wachstum in der Hauptwärmephase des Spätglazials hin. So nennt WELTEN (1976) *Isoëtes echinospora* eine mittel- und nordeuropäische Art, die allerdings in Nordeuropa dank sehr viel zahlreicherer Wuchsorte viel frequenter ist. GACIA & BALLESTEROS (1993) fanden kleine Blattanzahlen bei *Isoëtes lacustris* im Pyrenäensee Baciver entsprechend der in 2000 m Höhe kurzen Vegetationsperiode.

Die (18) im skandinavischen und deutschen Flachland untersuchten Seen liegen auf einem Transekt, der, wie Abb. 1 zeigt, von 70° bis 53°N, vom äußersten Nordnorwegen und Nordfinnland über Südnorwegen und Dänemark bis Norddeutschland reicht. Das Klima ändert sich dabei von boreal(-subarktisch) mit kurzem Sommer über boreal mit langem Sommer bis gemäßigt (mit langem Sommer). Abb. 2 veranschaulicht die entsprechende Zunahme von Blattanzahl pro Rosette und Sporenzahl pro Makrosporangium. Erst unterhalb von 60°N, im gemäßigten Klima, werden die optimale Rosettenausbildung und Sporenproduktion erreicht. Nicht nur für *Isoëtes echinospora*, sondern auch für *Isoëtes lacustris* gilt offenbar, daß die optimalen Klimabedingungen südlich des Hauptverbreitungsgebietes bestehen.

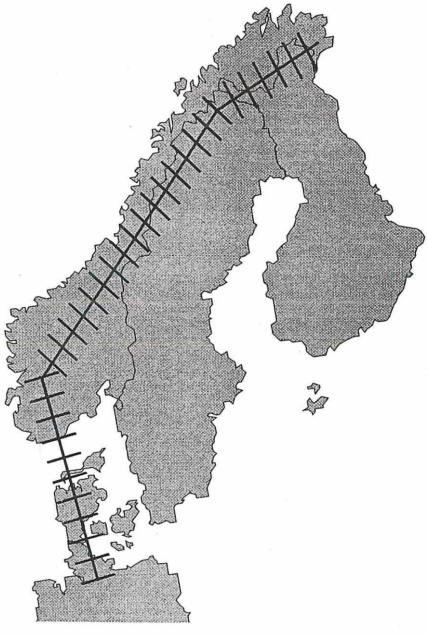


Abb. 1. Der bearbeitete Transekt.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

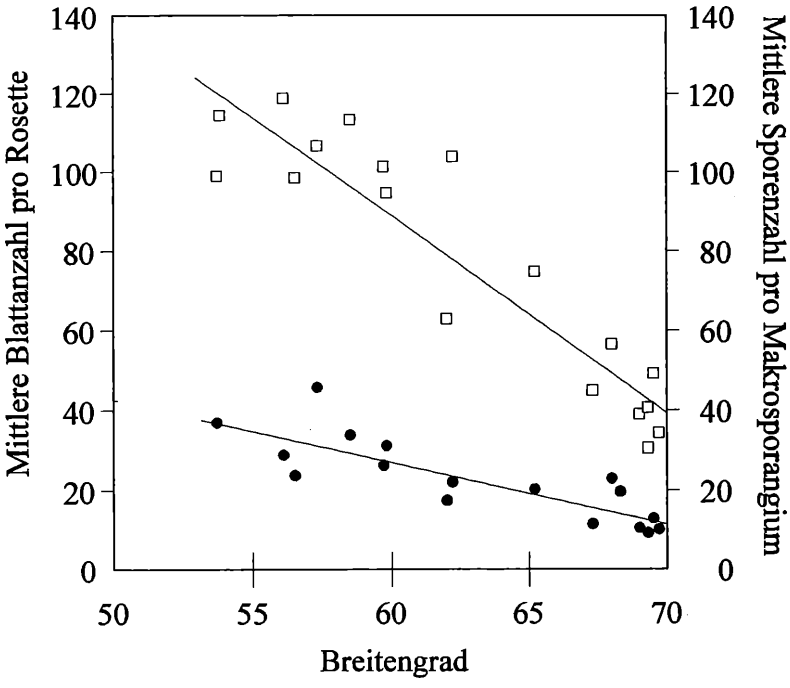


Abb. 2. Beziehungen zwischen Breitengrad (x) und Blattanzahl pro Rosette (y).
Kreise: Regression y = –1,55x +120,18; r = 0,82. Beziehung zwischen Breitengrad (x) und Sporenzahl pro Makrosporangium (y). Vierecke: y = – 4,97x + 387,40; r = 0,91.

Im Folgenden wird versucht, die Brachsenkrautbestände in Ihlsee, Garrensee, Titisee und Feldsee vergleichend zu bewerten. Die Populationen des Garrensees fallen durch ihre hohe Fertilität auf; dennoch erscheinen sie in den letzten Jahrzehnten stark ausgedünnt. Die Populationen im Feldsee weisen zwar eine geringe Fertilität auf, ihre Dichte ist dagegen sehr hoch, oft bis 100 % Deckung. Es ist fraglich, in welchem der beiden Gewässer das Brachsenkraut die größere Überlebenschance hat. Bemerkenswert ist die große Anzahl von Jungpflanzen im Feldsee, die im Garrensee nur selten beobachtet wurden. Da *Isoëtes lacustris* eine konkurrenzschwache Art (MURPHY et al. 1990) darstellt, ist das Eindringen des Kleinen Laichkrautes im Feldsee mit Sorge zu betrachten; der Rückgang des Brachsenkrautes im Garrensee hatte dagegen keinen Ersatz durch konkurrenzstärkere Arten zur Folge. Bedingt durch den erheblichen Abstand der Pflanzen von einander ist hier überwiegend Selbstbefruchtung zu vermuten. Eine eventuelle genetische Bürde könnte die Bildung von Sporophyten beeinträchtigen oder sogar unmöglich machen (KRAMER et al. 1995). Bezüglich des Feldsees bleibt abzuwarten, wie sehr sich konkurrenzstarke Arten künftig ausbreiten und das Brachsenkraut bedrängen.

Die dichten Populationen (im Wesentlichen am N-Ufer) des Ihlsees erscheinen recht stabil, obwohl im Lauf der Jahre die Wassertransparenz geringer geworden ist. Arten mit höheren Nährstoffansprüchen treten außerhalb des von Isoëtiden besiedelten Areals auf. Im Titisee lassen sich zwei Populationen unterscheiden: Die dem Ort am nächsten gelegene, sehr dichte Population umfaßt kleine, blattarme Individuen; die am S/SO-Ufer ist weniger dicht, die Pflanzen sind jedoch besser entwickelt. Im Wollingster See kann eine zunehmende Vermoorung das Wachstum des Brachsenkrautes weiter beeinträchtigen. Nur noch einige wenige Individuen siedelten 1976 im Großensee bei Hamburg; im folgenden Sommer waren sie nicht mehr auffindbar. Vom praktisch spurlosen Verschwinden des Brachsenkrautes berichtet RØRSLETT (1985); bereits nach kurzer Zeit verbleibt allenfalls eine geringe Vertiefung im Sediment.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Für das Überleben von *Isoëtes lacustris* ist von besonderer Bedeutung die Erhaltung des spezifischen Lebensraumes, d.h. möglichst nährstoffarmer Gewässer mit hoher Wassertransparenz (weitgehend) ohne konkurrenzstarke Arten. Nur in größeren, dichten Populationen mit hohem Sporenaufkommen und der Entwicklung von Nachkommenschaft ist der Fortbestand des Brachsenkrautes gesichert. Das Brachsenkraut stellt einen sensiblen Bioindikator dar, und so ist passives Biomonitoring anhand der (mittleren) Blattanzahl pro Rosette sinnvoll. Die regelmäßige jährliche Bonitierung an verschiedenen Uferbereichen kann einen notwendigen Handlungsbedarf deutlich machen und das Aussterben dieser so interessanten und in Deutschland rar gewordenen Art vermeiden helfen.

Literatur

ARTS, G.H.P., DEN HARTOG, C. (1990): Phytogeographical aspects of the West European soft-water macrophyte flora. – Acta Bot. Neerl. 39: 369–378.

BOSTON, H. L. (1986): A discussion of the adaptations for carbon acquisition in relation to the growth strategy of aquatic isoetids. – Aquat. Bot. 26: 259–270.

BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (1996): Rote Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands. – Schriftenr. für Vegetationskunde, 28.

BURCHARD, O. (1893): Über das Vorkommen von *Isoetes lacustris* L. im Großen See bei Trittau. – Deutsche Bot. Monatsschrift 11: 143–144.

DIERßEN, K. (1975): *Littorelletea uniflorae.* – In: TÜXEN, R. (ed.), Prodromus der europäischen Pflanzengesellschaften. Lfg. 2. Vaduz.

DONAT, A. (1926): Die Vegetation unserer Seen und die biologischen Seentypen. – Ber. D. Bot. Ges. 44: 48–56.

GACIA, E., BALLESTEROS, E. (1993): Population and individual variability of *Isoetes lacustris* L. with depth in a Pyrenean lake. – Aquat. Bot. 46: 35–47.

JÖNS, K. (1934): Der Bültsee und seine Vegetation. – Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holstein 20: 171–207.

KEELEY, J.E., BUSCH, G. (1984): Carbon assimilation characteristics of the aquatic CAM plant Isoëtes howelli. – Plant Physiology 76: 525–530.

KRAMER, K.U., SCHNELLER, J.J., WOLLENWEBER, E. (1995): Farne und Farnverwandte. Morphologie – Systematik – Biologie. – Stuttgart.

KRAUSE, W., KING, J.J. (1994): The ecological status of Lough Corrib, Ireland, as indicated by physiographic factors, water chemistry and macrophytic flora. – Vegetatio 110: 149–161.

KUBITZKI, K. (1957): Der Ihlsee bei Bad Segeberg – ein schleswig-holsteinisches Naturschutzgebiet. – Heimatkundl. Jb. Kreis Segeberg. 3: 177–186.

LÜBBEN, U. (1973): Zur Verbreitung und Ökologie der Wasserlobelie (*Lobelia dortmanna* L.) in der Bundesrepublik Deutschland. – Mitt. Flor.-soz. Arb. Gem. N. F. 15/16: 28–40.

MURPHY, K.J., RÖRSLETT, B., SPRINGUEL, J. (1990): Strategy analysis of submerged lake macrophyte communities: An international example. – Aquat. Bot. 36: 303–323.

ROLL, H. (1939): *Isoetes, Lobelia* und *Littorella* in kalkarmem und kalkreichem Wasser. – Beih. Bot. Centralbl. 59: 345–358.

RØRSLETT, B. (1985): Death of submerged macrophytes – actual field observations and some implications. – Aquat. Bot. 22: 7–19.

SZMEJA, J. (1994a): An individual's status in populations of isoetid species. – Aquat. Bot. 48: 203–224.

– (1994b): Effect of disturbances and interspecific competition in isoetid populations. – Aquat. Bot. 48: 225–238.

VÖGE, M. (1992): Tauchuntersuchungen an der submersen Vegetation in 13 Seen Deutschlands unter besonderer Berücksichtigung der Isoetiden-Vegetation. – Limnologica. 22(1): 82–96.

– (1997a): Plant size and fertility of *Isoëtes lacustris* L. in 20 lakes of Scandinavia: a field study. – Arch. Hydrobiol. 139: 171–185.

– (1997b): Number of leaves per rosette and fertility characters of the quillwort *Isoëtes lacustris* L. in 50 lakes of Europe: a field study. – Arch. Hydrobiol. 139: 415–431.

WELTEN, M. (1967): Ein Brachsenkraut, *Isoetes setacea* Lam., fossil im schweizerischen Molasseland. – Bot. Jb. 86: 527–536.

Dr. Margrit Vöge
Pergamentweg 44b
22117 Hamburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: NS_19

Autor(en)/Author(s):

Artikel/Article: 211-217