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

Tuexenia 11: 135–147. Göttingen 1991.

# Die Lebens- und Wuchsformen der makrophytischen Wasserpflanzen und deren Beziehungen zur Ökologie, Verbreitung und Vergesellschaftung der Arten

– Gerhard Wiegleb –


## Zusammenfassung

Die Geschichte des Lebens- und Wuchsformenbegriffes wird kurz dargestellt, soweit sie die Anwendung auf Wasserpflanzen betrifft. Die Einteilung geschah bisher hauptsächlich nach den Gesichtspunkten „Anpassung", „Form" und „Dynamik". Als „Lebensformen" werden 5 Gruppen von Pflanzen mit vergleichbarem Grad der Anpassung an das Wasserleben unterschieden. Da die einzelnen für das Leben im Wasser vorteilhaften Merkmale unabhängig voneinander auftreten, ist eine exakte Trennung zwischen Wasser- und Landpflanzen nicht möglich. Für die Definition der „Wuchsform" wird die phänotypisch realisierte morphologische Struktur verwendet. Auf diese Weise können 20 Wuchsformen unterschieden werden. Aufgrund der Dynamik einzelner demograpischer Einheiten kann der „Lebenszyklus" einer Pflanze beschrieben werden. Innerhalb einer Art können verschiedene Einheit unterschiedliche Lebenszyklen haben. Abschließend wird auf die Bedeutung der Lebens- und Wuchsformen in verschiedenen Bereichen der Pflanzenökologie hingewisen.

## Abstract

The general history of life-form and growth-form concepts in plants is briefly outlined with special reference to their application in aquatic ecological studies. Three basic viewpoints are distinguished which are related to the concepts of adaptation, form and dynamics. The first approach emphasizes the aspect of adaptation to the aquatic environment. Life forms are conceptualized as groups of plants with a similar degree of adaptation. It is shown here that an exact delimitation between "aquatic" and "terrestrial" plants fails. An ultimate grouping of aquatic plants is difficult because characters usually regarded as "adaptations" are distributed independently among plant species. Thus, a pragmatic grouping is presented distinguishing five classes of plants, more or less adaptated to the aquatic environment.

The second approach emphasizes plant form, which can be described in morphological terms. Form can be regarded both from a genotypical (potential growth form) and a phenotypical viewpoint (realized growth form). A strictly phenotypical system of growth forms is presented distinguishing appr. 20 categories that are found in waters of the temperate regions. Some quantitative descriptors of growth form are discussed, and the close relation to the concepts of "resource allocation" and "spatial heterogeneity" is shown.

The third approach emphasizes the dynamics of various demographic entities as a reaction to changes in the environment in ecological time. This concept of life form refers to life cycles or complete life histories. As an example some results on the life spans of various *Potamogeton* species are presented. The life cycle of different entities may differ within one species, according to ecological circumstances. Variation within the genus may be used for reconstructing evolutionary trends.

Finally, the relation of life form and growth form concepts to several other ecological disciplines (classification of aquatic communities; functional morphology; production ecology; population biology, demography and life history theory) is discussed. The need for a unified but pluralistic approach is pointed out.


## 1. Einleitung

Die Makrophyten (d.h. alle höheren Pflanzen, Moose und Armleuchteralgen) sind ein wichtiger Bestandteil der Biozönose vieler Gewässerökosysteme, vor allem in der Makrophytenregion der Fließgewässer und in flachen Seen, Teichen und grabenartigen Gewässern. Sie sind dort die wichtigsten Primärproduzenten und bilden die Grundlage des Stoff- und Ener-

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

gieumsatzes. Daneben stehen die Makrophyten in vielfältigen Wechselwirkungen mit den physikalischen und chemischen Komponenten des Gewässers und sind von großer Bedeutung für die Strukturierung der Lebensräume für die Fauna (DAHL & WIEGLEB 1984).

Die Bedeutung der Lebens- und Wuchsformen der Makrophyten für das Verständnis von Muster und Prozeß (pattern and process) in aquatischen Lebensgemeinschaften wurde in den letzten Jahren zunehmend erkannt (DEM HARTOG & VAN DER VELDE 1987). Im folgenden soll deshalb die geschichtliche Entwicklung des Wuchs- und Lebensformenbegriffes dargestellt werden, um zu zeigen, daß unterschiedliche Ansätze, die im Zusammenhang mit bestimmten lokalen oder artspezifischen Fragestellungen entwickelt wurden, sich zu einer übergreifenden Theorie zusammenfügen lassen. Dabei werden die Aspekte des Grades der Anpassung an das Wasserleben, der Gestalt der Pflanze und der Lage im Raum sowie der Lebensgeschichte und Dynamik behandelt. Abschließend sollen Zusammenhänge mit anderen ökologischen Disziplinen (Morphologie, Populationsbiologie, Vegetationsklassifikation) hergestellt und mögliche Anwendungsbezüge herausgearbeitet werden.

## 2. Geschichte

Die Geschichte des Lebens- und Wuchsformenbegriffs wurde kürzlich von BARKMANN (1988) dargestellt und braucht hier nur insofern aufgezeigt werden, als dies unmittelbar für den aquatischen Lebensraum von Bedeutung ist. Der Lebens- und Wuchsformenbegriff entstammt der physiognomischen Tradition der Pflanzenbeschreibung des 19. Jahrhunderts, der vor allem mit den Namen HUMBOLDT, GRISEBACH, SCHIMPER und WARMING verbunden ist. WARMING (1896) stellte als erster neben der Frage: Warum wächst welche Pflanze wo? (die eine Erklärung in ökologischer Zeit erfordert) die Frage: Warum hat welche Pflanze die bestimmten Eigenschaften, die es ihr ermöglichen, unter bestimmten Umständen zu leben? (die eine Erklärung in evolutionärer Zeit erfordert). Zu diesen Eigenschaften zählte vor allem die Lebens- und Wuchsform. In WARMINGS Lehrbuch werden die Wasserpflanzen (Hydrophyten) als eigene ökologische Gruppe bereits ausführlich dargestellt.

Diese Behandlung gründete sich auf intensive, besonders morphologisch orientierte Untersuchungen im deutschsprachigen Raum, vor allem von IRMISCH, SCHENK und GOEBEL. Die Tradition wurde später von GLÜCK, vor allem in dessen vierbändigem Hauptwerk (1904–1924) weitergeführt, geriet dann aber weitgehend in Vergessenheit. Durch die Entwicklung der modernen physiologischen Ökologie und Populationsbiologie ist sie wieder von immenser Aktualität. Im Anschluß an WARMING lassen sich verschiedene Tendenzen zur Behandlung des Problems verfolgen (vgl. auch SCHMIDT 1985):

1. Die Wasserpflanzen werden als eigene Gruppe von Lebens- und Wuchsformen gefaßt und in verschiedener Weise in Untergruppen eingeteilt.
2. Es wird versucht, die Wasserpflanzen ganz oder zumindest teilweise den Wuchs- und Lebensformengruppen der Landpflanzen zuzuordnen.

Das erste umfassende Lebensformensystem wurde von RAUNKIAER (u.a. 1934) entwikkelt. RAUNKIAER unterschied sechs Hauptlebensformen, die er nach der Lebensdauer der Sprosse und der Lage der Überwinterungsknospen einteilte. Die „Hydrophyten" bilden bei RAUNKIAER eine eigene Lebensform, wobei allerdings die als einjährig betrachteten Wasserpflanzen z.B. der Gattung *Najas* ausgeschieden und den „Therophyten" (mit Überwinterung nur durch Samen) zugeordnet werden. Diese Inkonsequenz wurde von verschiedenen Autoren, z.B. auch BRAUN-BLANQUET (1964) erkannt.

ELLENBERG & MÜLLER-DOMBOIS (1967) lösten die Hydrophyten auf und ordneten auch die mehrjährigen Wasserpflanzen bestimmten Hauptlebensformen zu (als „Hydro"geophyten, d.h mit Rhizomen im Sediment überwinternd; als „Hydro"hemikryptophyten, d.h. über dem Sediment überwinternd, usw.). Ein solches Verfahren ist zwar möglich, wird aber den Besonderheiten und der Vielfalt der Wasserpflanzen nicht gerecht. RAUNKIAERS Einteilung der Lebensformen ist für Wasserpflanzen insofern ein unglücklicher Ansatz, als die ungünstige Jahreszeit auch in gemäßigten Breiten nicht unbedingt der Winter (Kälte) sein muß, sondern auch der Sommer (Austrocknung) sein kann.

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

IVERSEN (1936) definierte seine Lebensformen nach dem Grad der Anpassung an den Wasserfaktor, den die Pflanzen im Laufe der Stammesgeschichte erworben haben. Er führte die Begriffe der „Limnophyten" (etwa vergleichbar den Hydrophyten) und „Amphiphyten" (d.h. amphibische Arten, die sowohl an Land wie im Wasser überleben können) ein. POPLAVSKAJA (1948) beschritt eher den umgekehrten Weg, indem sie die noch vorhandenen Anpassungen an das Luftmedium hervorhob. LUTHER (1949) führte die Begriffe Haptophyten (haftende), Rhizophyten (wurzelnde) und Pleustophyten (schwebende, als Untergruppe der Planophyten) ein, die die Wasserpflanzen nach der Art der Verbindung mit dem Substrat einordnen.

Reine Wuchsformensysteme (nicht nur bei Wasserpflanzen) basieren auf den Arbeiten von DU RIETZ (1921, 1930). Er verwendete jeweils einen Gattungsnamen und die Endung -id (griechisch = ähnlich ..., z.B. *Nymphaea*-nymphaeid) für die Kennzeichnung von Pflanzen ähnlicher Form. Die Form wird dabei schon als Anpassung an einen bestimmte Lebensweise unter bestimmten Bedingungen gesehen. DEN HARTOG & SEGAL (1964), SEGAL (1968) und HOGEWEG & BRENKERT (1969) haben diesen Wuchsformenansatz weiter entwickelt. Sie beziehen sich in ihren Arbeiten ausdrücklich auf die Vorarbeiten von DU RIETZ und auch LUTHER. Ihr System wurde noch einmal von HUTCHINSON (1975), WIEGLEB (1976) und SCHUYLER (1980) mit unterschiedlichen Untergliederungsansätzen modifiziert.

Kombinierte morphologisch-ökologische Systeme mit regionalem Gültigkeitsanspruch unter Einbeziehung der phänotypischen Variabilität der Arten wurden im deutschsprachigen Raum von WEBER (1976), MÄKIRINTA (1978) und SCHMIDT (1985) entwickelt, in tropischen Gewässern von DENNY (1985). Umfassendes Material lieferte auch HEJNY (1960), dessen Kategorien am Lebenszyklus orientiert sind und den wichtigen Aspekt der unterschiedlichen ökologischen Ansprüche von Pflanzen zu unterschiedlichen Zeiten in ihrem Lebenszyklus berücksichtigen.

Alle Begriffe zur Kennzeichnung der Lebens- und Wuchsformen wurden in der Literatur auf zwei unterschiedliche Weisen gebraucht (vgl. auch KÜCHLER & ZONNEVELD 1988):
a. Genotypisch (in Bezug auf die potentiellen Entwicklungsmöglichkeiten der Art). Das führt zu Formulierungen wie: „Die Teichrose *(Nuphar lutea)* ist eine Nymphaeide". Es gibt aber Individuen von *Nuphar,* die niemals Schwimmblätter bilden (z.B. bei starker Strömung). Besonders in den reinen Wuchsformensystemen werden die Arten auf genotypischer Basis als Idealtypen gesehen werden. Eine solche Vorgehensweise ist insofern unökologisch, als sie nur die „potentiellen Wuchsformen" berücksichtigt, aber nicht die, die sich in den Wechselwirkungen mit den Umweltfaktoren am Standort tatsächlich ausbilden. Sie gewinnt ihre Berechtigung vor allem durch Einbeziehung der evolutionären Zeit.
b. Phänotypisch (in Bezug auf die aktuelle Gestalt der Pflanze, die sich aufgrund des Zusammenwirkens des Erbgutes mit den Umweltfaktoren ausgebildet hat). Das führt zu Aussagen wie: „Individuen der Teichrose *(Nuphar lutea)* können in einer nymphaeiden und einer quasielodeiden Wuchsform auftreten". Die phänotypische Plastizität ist geradezu ein Charaktereigenschaft der Wasserpflanzen. Sie erlaubt es ihnen, unter wechselnden Umweltbedingungen, wie sie vor allem in Fließgewässern, aber auch in flachen und am Rande von größeren Stillgewässern gegeben sind (Wechsel von Wasserstand, Fließgeschwindigkeit und Lichtgenuß) zu überleben. Deshalb bereitet die Zuordnung von Arten zu einer idealtypischen Wuchsform notwendigerweise große Schwierigkeiten.

In terrestrisch-ökologischen Arbeiten werden die Begriffe „Lebensform" und „Wuchsform" heute mehr oder weniger synonym verwendet, wobei aber der Begriff der Lebensform eher eine genotypische Konnotation besitzt, der der Wuchsform eher eine phänotypische. Im aquatisch-ökologischen Bereich werden die Begriffe meist klar getrennt, wobei „Wuchsform" eher den Gestaltaspekt abdeckt, während „Lebensform" sowohl auf die Anpassung an das Wasserleben wie auf den (genotypisch fixierten) Lebenszyklus bezogen wird. Zur Beschreibung der Lebens- und Wuchsform empfiehlt sich deshalb ein methodisch pluralistischer Ansatz, da ein einzelnes System die Vielfalt der pflanzlichen Erscheinungsformen nicht ausreichend wiedergeben kann (vgl. schon DU RIETZ 1930). Folgende Gesichtspunkte sollen dabei berücksichtigt werden:
1. Der Grad der Anpassung an das Wasserleben (d.h. eine sowohl habitatökologisch wie evolu-

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

tionsbiologisch orientierte, semiquantitativ-vergleichende Betrachtungsweise).
2. Die Wuchsform im engeren Sinne (d.h. eine morphologisch orientierte, qualitative Betrachtungsweise). Die Beschreibung der Wuchsform enthält keine Hypothesen über ökologische Bedingtheiten (BARKMAN 1988). Aus der resultierenden Verteilung der Pflanzenbestände im Raum können quantitative Deskriptoren gefunden werden, die den Bezug zur ökologischen Betrachtung ermöglichen.
3. Die zeitliche Abfolge verschiedener Entwicklungsstadien, Formen, Pflanzenteile und anderer demographischer Einheiten (d.h. eine dynamische, populationsbiologisch-lebensgeschichtlich orientierte quantitative und qualitative Betrachtungsweise).

Eine solche umfassende Beschreibung führt zu einer „Lebensgeschichte der Pflanzen".

## 3. Lebens- und Wuchsformen der Wasserpflanzen aus ökologischer Sicht

### 3.1. Der Grad der Anpassung an das Wasserleben

Zunächst stellt sich die Frage, ob sich die Wasserpflanzen insgesamt aufgrund besonderer Merkmale von anderen Pflanzen abgrenzen lassen. Für den Begriff „Wasserpflanze" (aquatic plant, hydrophyte) wurden in der Literatur (vgl. z.B. COOK et al. 1974, DENNY 1985, DEN HARTOG & VAN DER VELDE 1988) verschiedene Definitionen unterschiedlicher Strenge verwendet, z.B.

Definition 1a: Wasserpflanze = Eine Pflanze, die in einer gewählten Probefläche im oder am Wasser wächst.

Definition 1b: Wasserpflanze = Eine Pflanze, die in einem bestimmten Gebiet häufiger im Wasser als an Land gefunden wird.

Definition 1c: Wasserpflanze = Eine Pflanze, die im oder unter Wasser eine positive Nettophotosyntheserate aufweist.

Definition 1d: Wasserpflanze = Eine Pflanze, die ihren gesamten Lebenszyklus, incl. sexueller Vermehrung, im Wasser vollenden kann.

Die beiden erstgenannten Definitionen basieren auf der unmittelbaren Anschauung im Gelände, die beiden anderen erfordern physiologische oder populationsbiologische Zusatzinformation. Definition 1d ist sicher zu eng und hebt die Bedeutung der sexuellen Vermehrung zu sehr hervor. Die vegetative Vermehrung spielt bei Wasserpflanzen eine viel größere Rolle als die sexuelle (HUTCHINSON 1975, BRUX et al. 1987), und manche „offenkundige" Wasserpflanze (z.B. der Gattungen *Littorella, Ranunculus* oder *Potamogeton)* wäre ausgeschlossen. Vom physiologischen Standpunkt aus kann man die Aufrechterhaltung einer positiven Nettophotosyntheserate (Nettophotosynthese = Bruttophotosynthese minus Atmung u.a. Verluste) als sinnvolles Kriterium anführen. Oft ist es jedoch nicht möglich, über physiologische Eigenschaften der beobachteten Pflanzen irgendwelche Aussagen zu machen. Das einzige, was man bei der Geländearbeit sicher weiß, ist dies: Die Pflanze wächst im oder am Wasser (Definition 1a).

Ein Beispiel soll dies verdeutlichen:
Fall a: In einem grabenartigen Fließgewässer wachsen *Polygonum amphibium* und *Agrostis stolonifera* mit Schwimmblatt- bzw. Submersformen. Es ist unzweckmäßig zu sagen, in diesem Gewässer gäbe es keine Wasserpflanzen, nur weil die Arten die Definition 1d nicht erfüllen. Sie erfüllen auf jeden Fall 1a und 1c, *Polygonum* sogar 1b.
Fall b: Auf einen Schuttplatz wachsen *Polygonum amphibium* und *Agrostis stolonifera* in einer Landform. Es ist ebenso unzweckmäßig zu sagen, dort wüchsen „Wasserpflanzen", oder gar Schlußfolgerungen auf den Feuchtezustand des Standortes abzuleiten. Dies Beispiel zeigt auch die Unzweckmäßigkeit von Definition 1b.

Eine genauere Betrachtung führt zu der gleichzeitigen Würdigung vieler Merkmale. Ähnlich wie die Pflanzen der Trockengebiete (Xerophyten) oder die Salzpflanzen (Halophyten) zeigen auch die Wasserpflanzen morphologische, anatomische und physiologische Merkmale, die von denen der Standard-Landpflanzen (Mesophyten) abweichen. Diese Merkmale sind als sogenanntes „Wasserpflanzensyndrom" beschrieben und können als „Anpassungen" an das Wasserleben gewertet werden. Unter Anpassungen sind historisch erworbene, genetisch fixierte

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

Merkmale zu verstehen, die die Besiedlung von gewissen Habitaten erlauben. Es handelt sich nicht um „Anpassungen" an die aktuellen Standortbedingungen. In der Literatur (SCULTHORPE 1967, HUTCHINSON 1975, NAPP-ZINN 1984, SONDERGAARD 1988) häufig genannt werden folgende Merkmale:

– Ausbildung von speziellen Submersblättern oder -sprossen.
– Heterophyllie (Ausbildung von verschiedenen Blattypen, Unterwasserblatt, Übergangsblatt, Schwimmblatt, Luftblatt, bei wechselnden Lebensbedingungen, vor allem wechselndem Wasserstand), ein Sonderfall ist die heteroblastische Entwicklung, bei der verschiedenartige Blätter auch unabhängig von den Standortbedingungen gebildet werden (z.B. bei *Sagittaria).*
– Aerenchyme (Luftgewebe, allgemein verbreitet, dienen dem Sauerstofftransport, möglicherweise auch dem Transport und der Speicherung von $CO_2$ sowie der Ausscheidung von Ethanol u.a Stoffwechselprodukten).
– Hydrophilie (Wasserbestäubung, noch unterteilt in Epihydrophilie (Bestäubung findet auf dem Wasser statt) und Hyphydrophilie (Bestäubung findet unter Wasser statt)).
– Reduktion des Blattbaues (keine Differenzierung in Schwamm- und Palisadenparenchym, vergleichbar extremen Schattenblättern, Chloroplasten in der Epidermis vorhanden).
– Reduktion der Leitgewebe, vor allem des Xylems.
– Reduktion der Spaltöffnungen, vor allem auf den Unterwasserblättern, z.T. Umwandlung der Spaltöffnungen in Ausscheidungsorgane.
– dünne Cuticula (aber immer vorhanden), ermöglicht wenigstens z.T. Nährstoff- und Wasseraufnahme über die Blätter.
– Hydropoten oder Hydathoden (spezielle Auscheidungsstrukturen, eventuell wichtig für Wassertransport bei fehlendem Transpirationssog).
– Möglichkeit der $HCO_3^-$-Aufnahme über die Blätter, durch Austausch-Absorption.
– weitere Besonderheiten der Photosynthese (CAM oder FAM, „facultative acid metabolism", ein dem diurnalen Säurerhythmus der Wüstenpflanzen ähnlicher Photosyntheseweg, und andere Formen von C4-Photosynthese).
– $CO_2$-Aufnahme über die Wurzeln aus dem Sediment.

Die meisten dieser Merkmale müssen im Zusammenhang mit der, verglichen mit Landpflanzen, geringeren Verfügbarkeit von Licht, Sauerstoff und anorganischem Kohlenstoff gesehen werden. Das Auftreten dieser Merkmale ist nicht miteinander gekoppelt.

Eine exakte Abgrenzung ist also nicht möglich, dagegen sind kontextuelle (aus dem jeweiligen Zusammenhang abgeleitete) Definitionen nötig. Der Begriff „Wasserpflanze" umfaßt eine unscharfe Menge (fuzzy set) von Pflanzen. Das heißt, daß auf der einen Seite das Medium Wasser schon etwas so besonderes ist, daß eine eigenständige Systematik der Lebens- und Wuchsformen gerechtfertigt ist. Auf der anderen Seite sind aber die Übergänge zum Landleben gleitend, sowohl in evolutionären Zeiträumen wie auch in ökologischen Zeiträumen für einzelnen Individuen. Deswegen werden hier pragmatisch fünf Klassen unterschieden, die vor allem die Bildung von Landformen und die Möglichkeit der Unterwasserphotosynthese (wie auch immer) berücksichtigen.

A. Hydrophyten (Limnophyten, Wasserpflanzen im engeren Sinne):

1. Wasserpflanzen ohne Befähigung zur Bildung von Landformen. Dies ist die weitestgehende Form der Abhängigkeit vom Medium Wasser. Dies Merkmal ist oft, aber nicht notwendigerweise, gekoppelt mit speziellen Besonderheiten im generativen Lebenszyklus (z.B. Fähigkeit zur Unterwasserbestäubung) und der Fähigkeit zur Hydrogenkarbonat-Aufnahme.

Beispiele: *Potamogeton trichoides, Elodea canadensis, Ceratophyllum demersum* (d.h. vor allem die elodeide und ceratophyllide Wuchsform, s.u., sind vertreten).

2. Wasserpflanzen, die zur Bildung von „Landformen" (zur kurzfristigen Überdauerung von Trockenzeiten) befähigt sind. Die Landformen dieser Gruppe haben meist über Rhizome oder Stolone noch Verbindung zu wasserhaltigem Boden.

Beispiele: *Potamogeton natans, Ranunculus peltatus.* Hierzu gehören fast alle Nymphaeiden, Pepliden und Batrachiden.

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

B. Amphiphyten:
3. Pflanzen, die gleichermaßen an Land wie im Wasser vorkommen (Amphiphyten). Sie werden auch als „Pseudohydrophyten" bezeichnet. Diese Bezeichnung basiert aber auf einer ungerechtfertigten Überbewertung des generativen Lebenszyklus. Beispielsweise wären auch *Ranunculus*-Arten dann Pseudohydrophyten, da sie eine Trockenphase (d.h. eine Phase sauerstoffreicher Bedingungen) zur Keimung benötigen. Amphiphyten assimilieren ausschließlich $CO_2$ und stehen damit den Landpflanzen näher. Sie haben entweder Luft- oder Schwimmblätter, benötigen eine längere Trockenphase oder bewohnen $CO_2$-reiche Gewässer. Die Gruppe ist sehr verschiedengestaltig. Sie entspricht im wesentlichen den Tenagophyten von Hejny (1960).

Beispiele: *Littorella uniflora* (mit sehr vitaler isoetider Wasserform, die sich durch Ausläufer vermehrt und größer als die blühende Landform ist), *Sparganium emersum* (mit vallisnerider Submersform, parvonymphaeider Schwimmblattform, graminoider Landform, alle blühend), *Polygonum amphibium* (mit meist steriler Landform, dazu blühender Schwimmblattform), *Juncus bulbosus* (Landform kleinwüchsig, blühend, Flachwasserform isoetid, größer, Tiefwasserform lang flutend, eher parvopotamid, sich durch Viviparie vermehrend).

C. Helophyten (Telmatophyten, Sumpfpflanzen):
4. Pflanzen, die für eine gewisse Zeit unter Wasser Photosynthese betreiben können (überflutungstolerante Helophyten, meist kleinwüchsige Kriechpioniere und Arten der Flutrasen, aber auch Vertreter der Großröhrichte und Großseggenrieder). Sie finden sich besonders häufig in Gewässern mit stark wechselndem Wasserstand wie Teichen und Fließgewässern. Die Limosophyten und ein Teil der Tenagophyten HEJNYs (1960) gehören hierher.

Beispiele: *Schoenoplectus lacustris* (mit vallisneriden Blättern in Flüssen und tiefen Seen), *Glyceria fluitans, Agrostis stolonifera* (beides typische Wassergräser), *Juncus articulatus, Peplis portula, Polygonum hydropiper, Sphagnum*-Arten.

5. Pflanzen, die im Regelfall nur mit den Wurzeln und der Sproßbasis im Wasser stehen. (Überflutungen werden toleriert, eine nennenswerte Unterwasserphotosynthese oder eine morphologische Reaktion finden nicht statt). Dies sind meist höherwüchsige Helophyten, d.h. Arten der Großröhrichte und Großseggenrieder (Arundophyten im Sinne von HEJNY 1960). Aber auch die meisten Uligophyten und einige Limosophyten gehören hierher.

Beispiele: *Phragmites australis, Typha angustifolia, Rumex hydrolapathum.*

Dazu kommen noch folgende Sonderformen:
– die Reptohelophyten (Kriechpioniere, d.h. Arten, die an Land wurzeln und mit Ausläufern ins Gewässer hineinwachsen). Beispiele: *Menyanthes trifoliata, Calla palustris, Mentha aquatica.*
– die Pleustohelophyten der tropischen Regionen, wie z.B. *Eichhornia* und *Pistia.*
– die Pflanzen, die schwimmende Inseln bilden können (im Donaudelta z.B. *Phragmites australis,* in den Tropen andere Gräser der Gattungen *Echinochloa, Leersia* und *Paspalum).*

### 3.2. Morphologische Charakteristik (Wuchsform i.e.S.)

Unter „Wuchsform" wird hier die Beschreibung der Pflanze nach morphologischen Kriterien verstanden („Form" = Gestalt). Dies entspricht dem „Strukturtyp" im Sinne von TISCHLER (1976). Die Wuchsform der individuellen Pflanzen ergibt den strukturellen Rahmen (Architektur) der Pflanzengemeinschaft (DEN HARTOG 1982). Die Wuchsform ist entscheidend für den Ort der Photosynthese, die entweder über, auf oder unter Wasser stattfindet. Sie ist damit auch direkt und indirekt an einer Reihe weiterer wichtiger ökologischer Prozesse (Stoffkreisläufe, Produktion, Dekomposition) beteiligt. Die Wuchsform der dominanten Pflanzen erzeugt darüber hinaus den strukturellen Rahmen für die gesamte Lebensgemeinschaft (Pflanzen, Tiere und Mikroorganismen zusammen).

Die morphologische Charakteristik orientiert sich am besten an der phänotypisch (tatsächlich) ausgebildeten Form des Individuums. Individuen einer Art können im Laufe ihres Le-

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

benszyklus verschiedenen Wuchsformen angehören. Bestimmte Individuen können möglicherweise keiner Wuchsform zugeordnet werden, da auch Zwischenformen möglich sind.

In der Literatur wurden bisher ca. 60 verschiedene Wuchsformen unterschieden (incl. der tropischen Wasserpflanzen, vgl. HUTCHINSON 1975), mit denen sich Wasser- und Sumpfpflanzen beschreiben lassen. Hier sind nur die wichtigsten Wuchsformen der europäischen (incl. mediterraner und eingeschleppter) Arten berücksichtigt:

1. Rhizophyten (im Sediment wurzelnde Pflanzen).

1.1. Helophyten (Sumpfpflanzen, Uferpflanzen): Pflanzen, die nur mit den Wurzeln oder der Sproßbasis regelmäßig im Wasser stehen. Die weitere Untergliederung geschieht am besten nach systematischen Gruppen, da bestimmte Pflanzenfamilien sehr eigenständige Wuchsformen aufweisen.

a. Graminoide: Monokotyle (Einkeimblättrige) mit grasartigem Habitus. Beispiele: *Phragmites australis, Typha angustifolia, Sparganium erectum,* als Großröhrichtarten an Seen und entlang ungestörter Abschnitte von Fließgewässern. Oft mit vallisnerider Wasserform, oder Wasserform (vor allem im Fließgewässer) aus abgerissenen Sproßbasen bestehend („stunted form"). Es gibt auch kleinwüchsige Flutrasenarten. Beispiel: *Glyceria fluitans.*

b. Sagittaride: Breitblättrige, kleinerwüchsige Monokotyle, meist Pseudohydrophyten (= Amphiphyten, s.o.). Beispiel: *Sagittaria sagittifolia, Alisma plantago-aquatica.* Als Kleinröhrichtarten an Fließgewässern und Teichen, mit verschiedenartigen, meist aber vallisneriden Wasserformen.

c. Herbide: Dikotyle (Zweikeimblättrige) Arten. Beispiele: *Rorippa amphibia, Myosotis palustris, Berula erecta.* Als Kleinröhrichtbildner entlang von Fließgewässern, wo die Uferform dies erlaubt. Die Wasserformen sind z.T. ähnlich in der Form, z.T. aber sind die Blätter zarter („salatartig"), oder gänzlich unähnlich (z.B. myriophyllid).

1.2. Hydrophyten (Wasserpflanzen im engeren Sinne):

a. Isoetiden, Grundsproßgewächse, mit starren Blättern und/oder Sprossen auf dem Grunde des Gewässers, keine speziellen Schwimm- oder Luftblätter. Beispiele: *Isoetes lacustris, Littorella uniflora, Lobelia dortmanna.* Diese kommen überwiegend in oligotrophen Klarwasserseen vor, in Skandinavien aber auch am Rande von Fließgewässern *(Littorella* wuchs früher auch bei uns im Rhein!).

b. Nymphaeiden: Schwimmblattgewächse, überwiegend mit Schwimmblättern an der Wasseroberfläche, aber z.T. zusätzliche Luft- und Wasserblätter. Sehr heterogene Gruppe, zu unterteilen in:

– Magnonymphaeiden: Mit großen runden Schwimmblättern. Beispiele: *Nymphaea alba, Nuphar lutea, Nymphoides peltata. Nuphar* hat immer auch einen großen Anteil Unterwasserblätter, im Fließgewässer oft nur solche. Die übrigen Magnonymphaeiden sind selten in Fließgewässern.

– Parvonymphaeiden: Mit kleinen, meist länglichen Schwimmblättern. Beispiele: *Potamogeton natans, Luronium natans.* Fast alle Parvonymphaeiden haben auch Unterwasserblätter und sind oft als Elodeiden oder Vallisneriden anzutreffen.

– Trapiden: Mit Schwimmblattrosetten. Beispiel: *Trapa natans.* Nur in stehenden oder sehr langsam strömenden Gewässern.

c. Elodeiden: völlig submers mit beblätterten Sprossen, Blätter ganzrandig, finden sich häufig mit ihrer Hauptmasse dicht unterhalb oder an der Wasseroberfläche, ohne daß echte Schwimmblätter ausgebildet sind, oft unterteilt in:

– Elodeiden s.str.: Kleinblättrige Pflanzen mit wirteligen Blättern ohne Rhizom. Beispiel: *Elodea canadensis.*

– Parvopotamiden: Ähnlich voriger Gruppe, mit ganzrandigen linealischen Blättern. Beispiel: *Potamogeton pectinatus, Potamogeton* Sekt. *Graminifolia.*

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

– Magnopotamiden: Rhizompflanzen mit ganzrandigen großen Blättern). Beispiel: *Potamogeton lucens*. Das „Rhizom" ist ist oft nur ein Stolon (Ausläufer), aber unterirdische Teile sind immer vorhanden. Alle drei Untergruppen sind an der Bildung der Fließgewässervegetation regelmäßig beteiligt.

d. Myriophylliden: Völlig submers mit fein zerteilten Blättern. Beispiele: *Myriophyllum alterniflorum, Ranunculus circinatus, Hottonia palustris*. Hierin eingeschlossen auch die beiden folgenden Gruppen:
– Chariden: Mit wirteligen Ästen, ohne Blätter i.e.S., habituell aber sehr ähnlich. Beispiel: *Nitella flexilis, Chara fragilis*.
– Batrachiden: Neben den fein zerteilten Submersblättern mit kleinen Schwimmblättern, die nur zu gewissen Jahreszeiten oder unter bestimmten Standortbedingungen gebildet werden. Beipiel: *Ranunculus peltatus*. Die Myriophylliden und Batrachiden haben einen hohen Anteil an der Fließgewässervegetation. Die Chariden finden sich überwiegend in relativ sauberen kalkreichen Gewässern.

e. Pepliden: Mit länglichen oder spatelförmigen Blättern, die obersten eine Rosette bildend. Beispiel: *Callitriche platycarpa*. Sowohl in Teichen, Gräben als auch Fließgewässern häufig anzutreffen.

f. Vallisneriden: Mit grundständigen, aber lang flutenden weichen Blättern, zwischen Elodeiden und Isoetiden vermittelnd. Beispiel: *Vallisneria spiralis* (Aquarienpflanze), *Sparganium angustifolium*. Bei uns als Hauptwuchsform selten, in Fließgewässern vor allem vertreten durch bestimmte Formen von *Sparganium emersum, Butomus umbellatus* und *Sagittaria sagittifolia*.

g. Stratiotiden: Teils auf den Wasser schwimmend, teils herausragend, mit langer Wurzel im Sediment ankernd. Beispiel: *Stratiotes aloides*, auch als Pleustohelophyt, zwischen Pleusto- und Rhizophyten stehend. Nur in langsam fließenden Gewässern.

2. Pleustophyten (frei schwimmende Pflanzen).

Aufgrund ihrer mangelnden Verankerung im Sediment haben die Pleustophyten nur einen geringen Anteil an der Fließgewässervegetation bzw. besiedeln Sonderstandorte (Kolke, Totwasserzonen, etc.).

a. Lemniden: Kleine, auf dem Wasser frei schwimmende Pflanzen, nicht in Blatt und Sproß gegliedert. Beispiel: Lemna minor.

b. Hydrochariden: Mit größeren Schwimmblättern auf dem Wasser schwimmende. Beispiel: *Hydrocharis morsus-ranae*.

c. Eichhorniiden (Pleustohelophyten): Mit allen Teilen außer den Wurzeln über der Wasseroberfläche. Beispiel: *Eichhornia crassipes* (Wasserhyazinthe).

d. Ceratophylliden: Größere, unter Wasser frei schwimmende mit fein zerteilten Blättern, z.T. mit Rhizoiden zeitweise wurzelnd. Beispiele: *Ceratophyllum demersum, Utricularia vulgaris*. Uneinheitliche Gruppe, da *Ceratophyllum* unter Wasser, *Utricularia* aber über Wasser blüht.

e. Ricciellidien: Kleine unter Wasser schwimmende, wie die Lemniden nicht in Blatt und Sproß gegliedert. Beispiel: *Riccia fluitans, Lemna trisulca*.

3. Haptophyten (Haftpflanzen).

Diese haften mit Rhizoiden oder Zellfäden an Steinen oder anderen Organismen. Hierzu gehören die Wassermoose (Lebermoose und Laubmoose) und die makrophytischen Algen. Es herrscht eine große Formenvielfalt, die sich im wesentlichen an taxonomischen Gruppen orientiert. Wichtig in Fließgewässern das Laubmoos *Fontinalis antipyretica* und die Rotalgen der Gattungen *Batrachospermum* und *Lemanea*.

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

Die Beschreibung der Wuchsform erfolgte bisher im wesentlichen auf qualitativer Basis. Nötig ist jedoch eine quantitative Wuchsformbeschreibung (WIEGLEB 1983), indem nicht nur das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein von Schwimmblättern oder anderen Organen betrachtet wird, sondern Fragen gestellt werden können wie: Wieviel Prozent der Biomasse machen die Schwimmblätter aus? Neben Proportionen einzelner Organe kann auch die Relation Untergrund/Übergrund-Biomasse betrachtet werden, da beide Fraktionen unterschiedliche ökologische Funktionen haben. Dabei ergeben sich Variationen sowohl zwischen verschiedenen Individuen als auch innerhalb des Jahreslaufes, deren ökologische Bedeutung dann zu erklären ist. Der Ansatz der Ressourcenallokation spielte bisher für die Wuchsformenbetrachtung nur eine geringe Rolle und war eher in der Populationsbiologie verbreitet. Populationsbiologie und Wuchs- und Lebensformenbiologie sind eine notwendige Einheit der ökologischen Betrachtung.

Es gibt auch quantitative Merkmale von Pflanzenbeständen, die in direkter Beziehung zur Lebens- und Wuchsform stehen. Diese Parameter beziehen sich weniger auf die Gestalt der Einzelpflanze als auf die konkrete Lage der Pflanzenteile im Raum:

1. Biomassedichte (Biomasse pro Volumen): Die Biomasse pro Fläche ist die einfachste Beschreibungsmöglichkeit. Dabei wird allerdings weder die Wuchshöhe noch die genaue räumliche Verteilung berücksichtigt. Eher gibt die Biomassedichte Auskunft darüber, wie der zur Verfügung stehende Raum ausgefüllt ist. Hohe Biomassedichten sind z.B. charakteristisch für *Elodea canadensis,* die den ganzen Raum eines Gewässers ausfüllen kann, ohne durch Selbstbeschattung an Vitalität zu verlieren.

2. Vertikale Biomassenverteilung (Stratifikation): Genaue Auskunft über die Biomasseverteilung gibt erst ein Profil, da bei gleicher Biomasse pro Fläche und auch gleicher Biomassedichte unterschiedliche Strukturen verwirklicht sein können (Hauptmasse an der Oberfläche, am Boden oder auch dazwischen). Die vertikale Biomasseverteilung beeinflußt sehr wesentlich die Konkurrenzkraft der einzelnen Arten, vor allem in Gewässern mit eingeschränktem Lichtangebot.

3. Biomasse/Sproßdichte-Relation (bezogen auf Individuen): Sowohl für überregionale ökologische Vergleiche (DUARTE & KALFF 1987) wie für die Betrachtung des Jahresganges in einem Gewässer ist die Relation von Biomasse zu Sproßdichte von Interesse. Dabei können dichteabhängige Reaktionen (intraspezifische Konkurrenz, Selbstausdünnung) erkannt werden. Eine Schwierigkeit liegt in der sinnvollen Definition einer individuellen Einheit, deren Dichte oder Masse man bestimmt. Da die Wasserpflanzen sich überwiegend vegetativ vermehren, treten sie meist als Sproßkomplexe auf, die aus einer Vielzahl verschiedener Sproßtypen zusammengesetzt sind, die wiederum unterschiedliche Verzweigungstypen und Wuchsmuster zeigen können.

Exakte vergleichende Daten über Biomassendichte, Sproßdichte, vertikale Verteilung und Verteilung auf verschiedene Organe liegen aus Gewässern nur wenige vor und sind auch schwierig zu gewinnen. Die Wasservegetation ist meist sehr „patchy" (flickenteppichartig) verteilt. Eine exakte Biomassebestimmung würde eine große Anzahl von Proben erfordern und die Bestände zerstören. Oft ist es nur möglich, die maximale Biomasse zu messen, und zwar in solchen Beständen, die man subjektiv für besonders dicht hält. Die Sproßdichte ist wegen der starken Dynamik auch mit markierten Pflanzen nur schwer zu verfolgen. Wegen der komplexen Geometrie von Fließgewässern, die durch die wechselnde Fließgeschwindigkeit ständig variiert wird, sind Daten über Biomassedichte oder vertikale Verteilung mit solchen aus Stillgewässern kaum zu vergleichen.

### 3.3. Dynamische Betrachtung (Lebensform i.e.S.)

Unter „Lebensform" wird hier die Beschreibung der Pflanze nach Kriterien des Lebenszyklus verstanden („Form" = Art und Weise). Dies entspricht dem „Verhaltens- oder Leistungstyp" im Sinne von TISCHLER (1976), worauf sich auch das Konzept der Stellenäquivalenz begründet. Einen vergleichbaren Aspekt beschreibt BARKMANN (1988) mit seinen „phe-

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

nological plant types". Die Lebensform der individuellen Pflanzen bestimmt den zeitlichen Rahmen der Pflanzengemeinschaft. Hierunter fallen sowohl saisonale Veränderungen von Biomasse und Dichte, Prozesse der Reifung (= Veränderung der Alterstruktur) und Prozesse der Veränderung der Lebensgemeinschaft nach Störungen (Sukzession). Alle diese Prozesse haben unmittelbare Auswirkungen auf die gesamte Biozönose.

Trotz der oft betonten ausgleichenden Wirkung des Wasser unterliegen die Wasserpflanzen der gemäßigten Zonen auch saisonalen Effekten. Es gibt (vgl. auch MITCHELL & ROGERS 1985).

– sehr stark saisonale Arten *(Sparganium emersum, Sagittaria sagittifolia, Potamogeton alpinus)* mit einer klar abgegrenzten Vegetations- und Ruheperiode,

– schwach saisonale Arten *(Potamogeton natans, Ranunculus peltatus),* die ganzjähriges Wachstum zeigen, während Blüte und Schwimmblattbildung durchaus saisonal erfolgen können,

– fast asaisonale Arten *(Callitriche hamulata, Elodea canadensis),* die oft noch in der ungünstigen Jahreszeit Zuwachs zeigen, wenn die saisonalen Arten nicht vorhanden sind.

Oft werden in Bezug auf Wasserpflanzen Begriffe wie „einjährig"/„mehrjährig" oder „sommergrün"/„wintergrün" gebraucht. Hier muß jedoch genau geprüft werden, auf welche demographische Einheit sich diese Begriffe eigentlich beziehen (VAN WIJK 1988, BRUX et al. 1977). Zudem können verschiedene Individuen einer Art sich unter verschiedenen Standortbedingungen ganz unterschiedlich verhalten, weshalb die Verallgemeinerung einer Einzelbeobachtung auf die gesamte Art oft nicht möglich ist.

Bezüglich der Lebensdauer von Potamogeton-Arten liegen einigen Beobachtungen vor (vgl. WIEGLEB & BRUX 1991). Einzelne Vertikalsprosse können sehr kurzlebig sein (bis zu 60 Tagen, bei *Potamogeton nodosus),* längerlebig (bis zu 150 Tagen, bei vielen *Potamogeton*-Arten), oder sogar zweijährig (mit Wiederaustrieb an der Sproßbasis, bei *P. natans*, oder im apikalen Bereich, bei *P. polygonifolius).* Die Lebensdauer des einzelnen Sprosses ist entscheidend für die Besiedlungsmöglichkeit mit Tieren, da z.B. viele Insekten-Arten für ihre Larvalentwicklung eine gewisse Mindestzeit brauchen. So finden sich auf den langlebigen Sprossen von *Potamogeton natans* erheblich mehr Insektenarten (z.B. Minierer) als auf *Potamogeton alpinus* oder *P. nodosus.*

Ganze Sprosskomplexe (Strukturindividuen oder Genet-Fragmente), die aus Horizontal- und Vertikalsprossen aufgebaut sind, können eine längere Lebensdauer haben. Sie sind maximal einjährig bei *Potamogeton alpinus,* dagegen sehr langlebig bei *P. natans,* da diese Art ein dauerhaftes Rhizom ausbildet. Solche langlebigen Pflanzen mit tiefliegendem Rhizomsystem sind besonders unempfindlich gegen Ausbaggerung, Entkrautung und ähnliche Störungen. Pflanzen ohne tiefliegendes Rhizomsystem dagegen können durch eine flächendeckende Gewässerräumung leicht ausgerottet werden, sofern auch das Feinsediment entfernt wird, worin sich abgerissene Pflanzenteile vielleicht wieder ansiedeln könnten.

Das genetische Individuum (die aus einer Keimung hervorgegangene Pflanze) ist in den Fällen kurzlebig, wo eine Erneuerung der Population durch Samenkeimung regelmäßig erfolgt (z.B. *P. distinctus*). Meist ist das genetische Individuum bei Wasserpflanzen (nicht nur *Potamogeton,* auch *Lemna, Elodea,* etc.) sehr langlebig bis potentiell unsterblich. Die potentielle Unsterblichkeit wird hauptsächlich durch die Fragmentierung erreicht. Nur ein katastrophenartiges Ereignis, das einen ganzen See oder Flußlauf beeinträchtigt, kann ein solches genetisches Individuum töten.

## 4. Schlußfolgerungen

Für die Zukunft ist es notwendig, daß die Lebens- und Wuchsformendiskussion nicht weiterhin isoliert geführt wird, sondern daß Verbindungen zu benachbarten Bereichen gesucht werden. Dies gilt u.a. für die Verbindung

– Zur klassifizierenden Vegetationskunde in Mitteleuropa, deren Kategorien von der Wuchsformendiskussion völlig unberührt blieben (bisher nur SCHMIDT 1985, WIEGLEB 1988). Eng gekoppelt mit der Analyse der Wuchsformen der individuellen Pflanzen ist die synusiale Betrachtungsweise der Vegetation (GAMS 1918, DU RIETZ 1921). Arten einer Wuchsform bil-

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

den die Synusien, in stark gegliederten Vegetationstypen (z.B. Wald) leicht als Schichten erkennbar. Die einzelnen Schichten der Wasservegetation sind relativ unabhängig voneinander und können auch unabhängig voneinander auftreten. Die Wechselwirkungen innerhalb der Synusien sind stärker als zwischen den Synusien, die Wechselwirkungen zwischen den Synusien sind meist stark asymmetrisch. Vegetationsgliederungen nach Synusien lassen sich gerade in Gewässern gut durchführen, da bestimmte Standortbedingungen bestimmte Lebens- oder Wuchsformen begünstigen. Es ist leichter vorherzusagen, welche Wuchsformen sich unter bestimmten Bedingungen antreffen lassen als exakt welche Arten.

– Zur klassischen Morphologie und funktionalen Morphologie im Sinne von HALLE & OLDEMAN (1970); (bisher nur WIEGLEB & BRUX 1991, vgl. auch WATKINSON 1988).

– Zur quantitativen „Biomassetradition" im Sinne von WESTLAKE (1982), die besonders im anglo-amerikanischen Raum verbreitet ist und auf eine Quantifizierung von „pattern and process" im Gewässerökosystem zielt, s.o.

– Zu life history theory und Strategiekonzepten (STEARNS 1976, GRIME 1979), da Lebens- und Wuchsform auch als Strategien gefaßt werden können, ebenso wie zur demographisch orientierten Populationsökologie im Sinne von HARPER (1977).

– Zur Sukzessionstheorie, in Verbindung mit einer populationsorientierten Betrachtung der Sukzession. Die dynamische Betrachtungsweise beschränkte sich oben auf die Einheiten unterhalb der Art (Vertikalsproß, Sproßkomplex, genetisches Individuum). Es wäre zu fragen, ob es nicht auch dynamische Phänomene auf Vegetationsebene gibt, die durch die mehr oder weniger reguläre zeitliche Abfolgen von Wuchsformen gekennzeichnet sind. Wuchsformen wären dann „vital attributes" im Sinne von NOBLE & SLATYER (1980). Flußzonen, die durch bestimmte Wuchsformen dominiert werden, sind z.B. sehr stabil, und entsprechen fast dem Ideal von Klimaxvegetation, wie man es sonst kaum findet (DAWSON et al. 1978).

## Literatur

BARKMAN, J.J. (1988): New systems of plant growth forms and phenological plant types. – In: WERGER, M.J.A., VAN DER AART, P.J.M., DURING, H. & VERHOEVEN, J.T.A. (eds.): Plant form and vegetation structure: 9–44. The Hague.

BELL, A., TOMLINSON, P.B. (1980): Adaptive architecture in rhizomatous plants. – Bot.J.Linn.Soc. 80: 125–160.

BRAUN-BLANQUET, J.J. (1964): Pflanzensoziologie. ed. 3. – Springer, Wien.

BRUX, H., TODESKINO, D., WIEGLEB, G. (1987): Growth and reproduction of Potamogeton alpinus Balbis growing in disturbed habitats. – Arch. Hydrobiol. Beih. 27: 115–127.

COOK, C.D.K., GUT, B.J., RIX, E.M., SCHNELLER, J., SEITZ, M. (1974): Water plants of the world. – Junk, The Hague.

DAHL, H.J., WIEGLEB, G. (1984): Gewässerschutz und Wasserwirtschaft der Zukunft. Gundlagen eines zukünftigen Fließgewässerschutzes. – Jahrb. Naturschutz u. Landschaftspflege 36: 26–65.

DAWSON, F.H., CASTELLANO, E., LADLE, M. (1978): Concept of species succession in relation to river vegetation and management. – Verh.Internat.Verein.Limnol. 20: 1429–1434.

DEN HARTOG, C. (1982): Architecture of macrophyte-dominated aquatic communities. – In: SYMOENS, J.J., HOOPER, S.S., COMPÈRE, P. (eds.): Studies on aquatic vascular plants: 22–234. Roy.Bot.Soc. Belg., Bruxelles.

–, SEGAL, S. (1964): A new classification of water plant communities. – Acta Bot.Neerl. 13: 367–393.

–, VAN DER VELDE, G. (1988): Structural aspects of aquatic communities. – In: SYMOENS, J.J. (ed.): Vegetation of inland waters. Handbook of vegetation science, 15 (1): 113–153. Kluwer, Dordrecht.

DENNY, P. (1985): Submerged and floating-leaved aquatic macrophytes (euhydrophytes). – In: DENNY, P. (ed.): The ecology and management of African wetland vegetation. – Geobotany 6: 19–42.

DU RIETZ, G.E. (1921): Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. – Thesis Uppsala.

– (1930): Vegetationsforschung auf soziations-analytischer Grundlage. – Handb.Biol.Arbeitsmeth. 11: 293–480.

DUARTE, C.M., KALFF, J. (1987): Weight-density relationships in submerged macrophytes. The importance of light and plant geometry. – Oecologia (Berlin) 72: 612–617.

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

ELLENBERG, H., MÜLLER-DOMBOIS, D.W. (1967): A key to Raunkiaer plant life froms with revised subdivisions. – Ber.Geobot. Inst.ETH Rübel 37: 56–73.
GAMS, H. (1918): Prinzipienfragen der Vegetationsfroschung. – Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie. Vierteljahrsschr.Naturf.Ges.Zürich 63: 293–493.
GLUECK, H. (1906): Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse, Teil II: Untersuchungen über die mitteleuropäischen Utricularia-Arten, über Turionenbildung bei Wasserpflanzen sowie über Ceratophyllum. – Fischer, Jena.
– (1924): Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse, Teil IV: Untergetauchte und Schwimmblattflora. Fischer. – Jena.
GRIME, J.P. (1979): Plant strategies and vegetation processes. – Chichester.
HARPER, J.L. (1988): An apophasis of plant population biology. – In: DAVY, A.J., HUTCHINGS, M.J., WATKINSON, A.R. (eds.): Plant population biology: 435–452. Blackwell, Oxford.
–, BELL, A.D. (1979): The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. – In: ANDERSON, R.M., TURNER, B.D., TAYLOR, L.R. (eds.): Population dynamics: 29–52. Blackwell, Oxford.
HEJNY, S. (1960): Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in den slowakischen Tiefebenen (Donau- und Theisgebiet). – Bratislava.
HOGEWEG, P., BRENKERT-VAN RIET, A.L. (1969): Structure of aquatic vegetation: a comparison of aquatic vegetation in India, The Netherlands and Czechoslovakia. – Trop. Ecol. 10: 139–162.
HUTCHINSON, G.E. (1975): A treatise of limnology. III. Limnological botany. – Wiley, New York.
IVERSEN, J. (1936): Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel der Vegetationsforschung. – Thesis, Copenhagen.
KAUTSKY, L. (1988): Life strategies of aquatic soft bottom macrophytes. – Oikos 53: 126–135.
KÜCHLER, A.W., ZONNEVELD, I.S. (eds.) (1988): Vegetation mapping. – Handbook of Vegetation science. Kluwer, Dordrecht.
LUTHER, H. (1949): Vorschlag zu einer ökologischen Grundeinteilung der Hydrophyten. – Act.Bot. Fenn. 44: 1–15.
MÄKIRINTA, U. (1978): Ein neues ökomorphologisches Lebensformen-System der aquatischen Makrophyten. – Phytocoenologia 4: 446–470.
MITCHELL, D.S., ROGERS, K.H. (1985): Seasonality/aseasonality of aquatic macrophytes in Southern Hemisphere inland waters. – Hydrobiologia 125: 137–150.
NAPP-ZINN, K. (1984): Anatomie des Blattes. – Handbuch der Pflanzenanatomie (2 B, 1). Borntraeger, Berlin.
NOBLE, I.R., SLATYER, R.O. (1980): The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subjected to recurrent disturbance. – Vegetatio 43: 5–21.
POPLAVSKAJA, G.I. (1948): Ekologija rastenij. – Sov.nauka. Moskau. (in Russisch).
RAUNKIAER, C. (1934): The life forms of plants and statistical plant geography. – Oxford.
SCHMIDT, D. (1985): Die Lebens- und Wuchsformen der Hydro- und Helophyten im Pleistozängebiet der DDR. – Feddes Repert. 96: 307–342.
SCHUYLER, A. (1984): Classification of life forms and growth forms of aquatic macrophytes. – Bartonia 50: 8–11.
SCULTHORPE, C.D. (1967): The biology of aquatic vascular plants. – Arnold, London.
SEGAL, S. (1968): Ein Einteilungsversuch der Wasserpflanzen-gesellschaften. – In: TÜXEN, R. (ed.): Pflanzensoziologische Systematik: 191–218. Junk, The Hague.
SILVERTOWN, J.W. (1987): Introduction to plant population ecology. 2nd ed. – Longman, New York.
SONDERGAARD, M. (1988): Photosynthesis of aquatic plants under natural conditions. – In: SYMOENS, J.J. (ed.): Vegetation of inland waters. Handbook of vegetation science 15 (1): 63–112. Kluwer, Dordrecht.
STEARNS, S.C. (1976): Life-history tactics: a review of the ideas. – Quart.Rev.Biol. 51: 3–47.
TISCHLER, W. (1976): Einführung in die Ökologie. – Fischer, Stuttgart.
VAN WIJK, R.J. (1988): Ecological studies on Potamogeton pectinatus L. I. General characteristics, biomass production and life cycles under field conditions. – Aquat. Bot. 31: 211–258.
WATKINSON, A.R. (1988): On the growth and reproductive schedules of plants: a modular viewpoint. – Acta Oecol. (Oecol.Plant.) 9: 67–81.
WEBER, H.E. (1976): Die Vegetation der Hase von der Quelle bis Quakenbrück. – Osnabrücker naturwiss.Mitt. 4: 131–190.
WESTLAKE, D.F. (1982): The primary productivity of water plants. – In: SYMOENS, J.J., HOOPER, S.S., COMPERE, P. (eds.): Studies on aquatic vascular plants: 165–180. Roy.Bot.Soc.Belg., Bruxelles.

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

WIEGLEB, G. (1976): Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Chemismus und Makrophytenvegetation stehender Gewässer in Niedersachsen. – Diss. Göttingen.
– (1983): Ökologie von makrophyten-dominierten Systemen – eine Übersicht über Probleme und zukünftige Forschungsaufgaben. Verh.Ges.Ökol. (Festschrift Ellenberg) 11: 479–488.
– (1988): Analysis of flora and vegetation in rivers – concepts and applications. – In: SYMOENS, J.J. (ed.): Vegetation of inland waters. Handbook of vegetation science 15 (1): 311–340. Kluwer, Dordrecht.
–, BRUX, H. (1991): Comparison of life-history characters of broad-leaved species of the genus Potamogeton L. I. General characterization of morphology and reproductive strategies. – Aquat.Bot.33, in press.

Gerhard Wiegleb
Fachbereich 7 Biologie
Universität Oldenburg
Postfach 2503
D-2900 Oldenburg

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: NS_11

Autor(en)/Author(s): Wiegleb Gerhard

Artikel/Article: Die Lebens- und Wuchsformen der makrophytischen Wasserpflanzen und deren Beziehungen zur Ökologie, Verbreitung und Vergesellschaftung der Arten 135-147