

Slavomil Hejný :

Ein Beitrag zur ökologischen Gliederung der Makrophyten der tschechoslowakischen Niedrigungsgewässer

Die Lebensformen in Hinblick auf die Anpassung der Arten an das Wassermilieu und das Wasserregime wurden von verschiedenen Gesichtspunkten behandelt. Es wurden in groben Umrissen die Verhältnisse des Wasserhaushalts der Pflanzen bestimmt und sie wurden auf dieser Grundlage in Hygro-, Meso- und Xerophyten mit ihren einzelnen Untergruppen eingeteilt. Jede dieser Gruppen enthält eine grosse Zahl von Arten, die sich oft sehr stark voneinander unterscheiden (Šennikov 1938, 444—445, 1953, 234—236).

Iversen (1934) versuchte die Klassifizierung der Lebensformen experimentell zu belegen. Er stellte ziemlich grosse Gruppen auf, die oft unterschiedliche Arten enthalten. Aber der Weg, den dieser Autor eingeschlagen hat, ist fruchtbar, denn er ist einerseits bemüht, die einzelnen Arten in ihrer Beziehung zum Wasserhaushalt der Pflanze zu prüfen, andererseits versucht er das Spektrum der Lebensformen in den Zönosen festzustellen.

In der skandinavischen Literatur bildeten die topographisch-ökologischen Verhältnisse der Seen den Ausgangspunkt des Studiums der Lebensformen. So wurde ein System der Lebensformen der Makrophyten geschaffen und gleichzeitig entstand eine Klassifikation der Vegetationszonen in den Seen. Die Grundlage zu dieser Auffassung wurde von Sernander (1912) geschaffen und von Neumann (1920, 1925, 1928), Thunmark (1931), Du Rietz (1922), Vaarama (1938) weiter vertieft. Dieses hydrographisch-ökologische System wurde später von Du Rietz (1939) kritisiert, welcher es als hydrographisches System bezeichnete und seine modifizierte Klassifikation als biologische betrachtete.

Einen anderen Weg schlug Luther (1949, 1950) ein, welcher die Lebensformen der echten Hydrophyten auf Grund der Befestigung der Arten am Substrat in den finnischen brackischen Gewässern, wo Ebbe und Flut eine entscheidende ökologische Rolle spielen, klassifizierte. Sein System beschränkt sich vorläufig auf einen kleinen Teil der Gewässer und nur auf die Hydrophyten. Cinzerling (1938) unterscheidet die Biomorphen in Hinsicht auf ihre Ernährung nur bei den Torfmoorarten. Bogdanovskaja-Gijonov (1947) bearbeitet die ökogenetischen Gruppen der Torfmoorarten vom Standpunkt der Phylogenese, was in grossem Masse der Keller'schen Auffassung der Biomorphen (Keller 1933, 1938) entspricht, welcher die Lebensformen als ein historisch bedingtes System ökologischer Anpassungen betrachtet. Auch Kultiasov (1950) behält im Grunde diese Auffassung bei. In einer zusammenfassenden Studie analysiert er die bisher in der Literatur beschriebenen Systeme und weist auf ihre positiven und negativen Seiten hin. Er schätzt in methodischer Hinsicht die von Keller eingeführte Analyse sehr hoch ein und definiert die Lebensform als „Gruppe von Pflanzen, die die gleichen historisch bedingten Anpassungen an die Existenzbedingungen ausbilden, mit deren Hilfe sich diese Pflanzen am Leben erhalten und sich durch Vermehrung entwickeln (l. c. S. 258)“. Der Autor zeigt, dass auf diese Weise der Begriff der Lebensform um den geographischen und historisch-genetischen Faktor bereichert wird. Nur so ergeben sich aus der ökologisch-morphologischen Analyse des Soma der Pflanze auf historisch-genetischer Grundlage die Einheiten, das System und die Klassifikation der Lebensformen.

So eine Analyse der einzelnen Arten erfordert sehr präzise, langfristige Experimente an breitem Material von verschiedenen Standorten. Gleichzeitig ist die Kenntnis des paläontologischen Materials notwendig, was vorläufig nur ziemlich selten der Fall ist. Diese Richtung schlagen in der letzten Zeit die Arbeiten der Serebrjakov'schen Schule ein. Sehr ähnlich ist auch die kritische Analyse der Arten in der zusammenfassenden Arbeit von Scharfetter (1953).

Bei Arbeiten dieser Art muss unterschieden werden, in welchem Masse die Lebensformen vom Standpunkt des Coenosenspektrums analysiert werden, was die Grundlage für geobotanische Arbeiten bildet, und in welchem Masse die Ökogenese der Art und der Charakter der heutigen Anpassungen an die äusseren Bedingungen verfolgt werden („ökologische Etappen“ im Sinne

von T a r a k a n o v 1950, „Entwicklungstypus“ im Sinne von Š a c h o v 1952). Meiner Auffassung entspricht die Charakteristik der Lebensformen von Š e n n i k o v (1953), bei der die Beziehung zur selben Lebensform denselben Weg und dieselbe Art der Anpassung der Pflanzen an ihr Lebensmilieu bezeichnet. Gleichzeitig unterstreicht dieser Autor den taxonomischen Wert der Lebensformen, die er als systematische Einheiten der Ökologie auffasst. Noch besser drückt dies A k i m o v (1954) aus: „Die Spektren der Lebensformen der Biocoenosen stellen Indikatoren des Milieus dar und ermöglichen es, seinen Einfluss auf die Struktur der Coenose zu bestimmen“. In diesem Fall ist es notwendig, die Lebensbedingungen der einzelnen Gruppen von Arten in den gegebenen Biotopen der Gewässer zu bestimmen. Als zweite Etappe der Arbeit, welche bei der gründlicheren Analyse der einzelnen Arten in den verschiedenen Gewässertypen und Biotopen eingeschlagen werden muss, betrachte ich eine gründlichere Analyse der Arten auf experimenteller Basis und vom Standpunkt ihrer Ökogenese.

Ich bestimme die ökologischen Gruppen der Biomorphen der Arten so, dass die Beziehung der Art zum Wassermilieu in Hinblick auf die einzelnen Phasen und Etappen, welche sie während einer oder mehrerer Vegetationsperioden durchläuft, als Ganzes ausgedrückt wird.

Das Wasserregime vereint zwar die Ansichten der obgenannten Forscher, die sich mit der Klassifikation der Arten in den Gewässern befassen, aber zwischen den einzelnen Arbeiten bestehen deutliche Unterschiede, welche die Heterogenität der wichtigsten ökologischen Momente bei den Schwankungen des Wasserspiegels betreffen.

Bei der Bewegung des Wassers am Meeresstrand bilden der Druck, die Geschwindigkeit und Intensität von Ebbe und Flut, die Intensität der Wassererosion, die Dauer der Perioden ohne Wasser, etc. die Hauptfaktoren. Bei der Bewegung des Wassers in den Seen wird der Rhythmus der Wasserschicht deutlich. Er führt aber nicht zur Verseichtung grösserer Flächen und zu ausgeprägten Unterschieden der Schwankungen des Wasserstandes. Hier kommt es innerhalb von kurzen zeitlichen Intervallen zu keiner weitgehenden Entblössung von Flächen, die vorher lange Zeit überschwemmt waren.

Hingegen weist die Bewegung des Wassers in Überschwemmungsgebieten einen deutlichen Rhythmus im Schwanken des Wasserstandes während der Vegetationsperiode auf. In Strombetten führt dies zur deutlichen Ausbildung von Uferterrassen, bei stagnierenden Gewässern zu einer deutlich fortschreitenden Verseichtung bis zum Austrocknen. Ähnlich ist die Bewegung des Wassers auch in künstlichen Bassins, d. h. bei uns in den Teichen und auf den Reisfeldern. Die Schwankungen entbehren aber hier die Regelmässigkeit, welche für die Überschwemmungsgebiete charakteristisch ist. Die wichtigste Rolle spielt hier die Regulation des Wasserstandes durch den Menschen. Diese Regulation hat aber Vieles mit den natürlichen Gewässern gemeinsam. Durch Winterung oder Sommerung der Bassins kommt es in regelmässigen Etappen zum Ausfrieren oder Austrocknen. Dies wirkt sich aber nicht störend auf die Zusammensetzung der Coenosen aus, sondern bedingt im Gegenteil ihre spezifische Zusammensetzung und weitere Entwicklung. Die einzelnen Arten, welche Komponenten der hier auftretenden, durch die Eingriffe des Menschen langfristig regulierten Coenosen bilden, sind an starke Schwankungen des Wasserstandes und an eine periodische Entblössung der Standorte angepasst. Zum Unterschied von den Bedingungen in den eustatischen Gewässern erfordert das spezifische Gepräge der Coenosen in astatischen Gewässern eine grosse Anpassung in kürzeren Zeitabschnitten und auch eine grössere Anpassungsfähigkeit der einzelnen Arten. Deshalb muss das System dieser ökologischen Anpassungen die Arten vom Wasserspiegel bis zur Grenze der Überflutung in den Überschwemmungsgebieten und Teichen umfassen.

Ich unterscheide daher die einzelnen ökologischen Gruppen der Biomorphen nach ihrer Anpassungsfähigkeit an die Schwankungen des Wasserpiegels. Neu führe ich den Begriff der *Ökophase* als zeitweiliges Lebensmilieu ein, in welchem ein bestimmter ökologischer Faktor (in unserem Falle das Wasser) eine besondere Rolle spielt. Dieser Faktor bestimmt die Anpassung der Arten im Hinblick auf das vorhergehende zeitweilige Lebensmilieu.

Die *Ökoetappe* ist ein Lebensmilieu, welches durch eine gewisse Folge von Ökophasen während einer oder mehrerer Vegetationsperioden charakterisiert wird und die Folge bestimmter Gruppen von Biomorphen in den Coenosen des Bassins oder Wassersystems beeinflusst.

Der *Ökozyklus* ist ein Lebensmilieu, in welchem die einzelnen Ökoetappen, die mehrere Vegetationsperioden lang dauern und für ein bestimmtes Bassin möglich sind, miteinander abwechseln. Diese Folge von Ökoetappen während des Ökozyklus bewirkt das Vorherrschen bestimmter Gruppen von Biomorphen in den Coenosen eines bestimmten Bassins oder Wassersystems, wobei die am meisten angepassten Arten zu den Hauptkomponenten der Coenosen wurden und die Arten, deren Lebensrhythmus an weniger langdauernde Ökophasen angepasst ist, die ungünstigen Ökophasen im Zustand der Anabiose überdauern. Diese Fähigkeit, ungünstige Bedingungen im Zustand der Anabiose zu überdauern, kann stark reduziert werden, wenn die unterschiedlichen Ökoetappen länger dauern als die Zeitspanne, an welche sich die betreffenden Arten und die von ihnen gebildeten ökologischen Gruppen in einem bestimmten Wassergebiet angepasst haben.

Der Ökozyklus wird bei Überschwemmungsgewässern durch das Intervall in welches das Maximum und Minimum des Wasserstandes im Spätsommer fällt, bestimmt. Er ist hier also unregelmässig. In Teichen ist der Ökozyklus regelmässig, wird durch den wirtschaftlichen Turnus bestimmt und nur teilweise durch die Niederschläge oder eine Veränderung des Wasserstandes in den Zuflüssen beeinflusst. Auf den Reisfeldern entspricht der Ökozyklus der Zeit, während welcher Reis gebaut und das Feld bewässert wird.

Vorläufig unterscheide ich folgende Ökophasen:

1. Die *Hydrophase* ist ein Milieu mit hohem Wasserstand, welches die Anpassung von vollständig an die Hydrophase gebundenen Arten ermöglicht. Wenn sie nur kurze Zeit dauert, gestattet sie die Existenz von nicht vollständig an diese Bedingungen angepassten Arten. Hier wirken folgende ökologische Faktoren: der hydrostatische Druck, horizontale oder vertikale Wasserströme, die Menge der vorhandenen Gase und Nährstoffe, die Durchsichtigkeit des Wassers, die Geschwindigkeit seiner Erwärmung und das Eindringen des Lichtes. Von den biotischen Faktoren sind am wichtigsten die Dichte der Population von Hydrobionten, besonders Fischen, Wasservögeln und Nagetieren. Die Arten sind an diese Ökophase weitgehend angepasst, ihre Plastizität ist aber sehr beschränkt. Sie ist umso enger, je kleiner der Kontakt der Arten mit der Atmosphäre ist und umso breiter, je grösser dieser ist. Bei Gewässern mit rascher und veränderlicher Strömung ist die Hydrophase während der ganzen Vegetationsperiode an das Flussbett gebunden und die Makrophyten werden vor allem durch die Intensität der Strömung und die Durchsichtigkeit des Wassers beeinflusst. Im System der Überschwemmungsgewässer ist sie auf die tiefsten Stellen der alten Flussbetten gebunden, an allen anderen Stellen hat sie nur temporären Charakter. Bei den

Teichen wird ihre Dauer vom Bewirtschaftungssystem bestimmt. Auf den Reisfeldern spielt sie nur zeitweilig in den Bewässerungskanälen eine Rolle.

2. Die litorale Phase ist das Milieu einer seichten Wasserschicht, welche die Anpassung mehrjähriger Arten gestattet, die an ein Leben sowohl in der Hydrosphäre, als auch in der Atmosphäre gebunden sind und zu ihrer vollkommenen Entwicklung das Aufeinanderfolgen der einzelnen Ökophasen erfordern. Dauert diese Phase nur eine kurze Zeit, so ermöglicht sie die volle Anpassung von Arten mit einer kürzeren Vegetationsperiode, welche sich in dieser Ökophase am besten entwickeln. Die wichtigsten Faktoren sind hier ein niedriger hydrostatischer Druck, grosse Temperaturschwankungen, Eindringen des Lichtes bis auf den Grund. Weniger wirkt sich der Gehalt von Gasen und die Strömung aus. Die Arten sind an diese Ökophase weitgehend angepasst, wobei die Anpassung recht mannigfaltig ist und eine grössere Zahl von Arten betrifft, als dies bei der vorhergehenden Ökophase der Fall war. Die litorale Phase hat in den Ökoetappen bei allen Typen von Überschwemmungsgewässern und Teichen eine grosse Bedeutung, am wichtigsten ist sie aber für die Entwicklung der Vegetation der Reisfelder.

3. Die limose Phase ist ein Milieu ohne Wasserschicht, deren Boden noch vollständig mit Wasser gesättigt ist. Sie ermöglicht einer kleinen Anzahl von Arten, deren Lebenszyklus vor allem an die Dauer dieser Ökophase gebunden ist, sich vollständig anzupassen. Als Hauptfaktoren wirken hier ein grosser Wassergehalt des Bodens, ein grosser Feuchtigkeitsgehalt in der Luftschicht über dem Boden, ein starkes Erwärmungsvermögen des Bodens und sein rasches Gefrieren im Winter. Diese Ökophase tritt in Bassins aller Typen und auf entblösten Ufern der Flüsse auf. Grosse Flächen nimmt sie nur in periodischen Gewässern der Überschwemmungsgebiete und besonders am Grund von Teichen, deren Wasser abgeleitet wurde, ein. Sie ist auch für die Reisfelder sehr wichtig, denn je länger sie dauert, umso bessere Existenzbedingungen finden lästige, einjährige Unkräuter.

4. Die terrestrische Phase ist ein Milieu, in welchem das Wasserregime des Bodens als Hauptfaktor auftritt. Die Bodenoberfläche trocknet allmählich aus und bildet zuletzt oft ein System von Polygonböden. Die vorherrschenden ökologischen Faktoren sind hier das allmähliche Sinken des Grundwassers bei ansteigender Durchlüftung des Bodens und rasche Temperaturschwankungen. Diese Ökophase ermöglicht einer grossen Anzahl von Arten, welche zum grössten Teil nicht mehr zu den ständigen Komponenten der Vegetation der Bassins gehören, sich vollkommen anzupassen. Die Dauer und der Verlauf dieser Phase stellen gleichzeitig ein Kriterium für die Möglichkeit der weiteren Existenz von Arten der Bassins dar, welche diese Phase im vegetativen Zustand oder im Zustand der Anabiose überdauern.

Die einzelnen Ökophasen bedeuten in den Bedingungen der Wasserbassins bestimmte kritische Etappen für die Entwicklung der einzelnen ökologischen Gruppen. Der Übergang einer Ökophase zur anderen kann aber nur dann einen kritischen Punkt bedeuten, wenn diese Veränderungen wiederholt erfolgen und eine bestimmte Dauer haben. Diese wiederholten Veränderungen des Milieus können also als qualitative Veränderungen, welche die Anpassung der Arten bedingen, gewertet werden. Wenn man aber den Verlauf und die Folge der Ökophasen in einer Ökoetappe oder der Ökoetappen in einem Ökozyklus nur in groben Umrissen verfolgt, ohne die Dauer der Ökophase und ihren Rhythmus in Betracht zu ziehen, kann man zu irrigem Schlüssen

gelangen. Auch die einzelnen rhythmischen Wiederholungen haben einen sehr veränderlichen Verlauf, wodurch einerseits die grosse Anpassungsmöglichkeit bestimmter Gruppen (der euryphasen), andererseits die grosse Möglichkeit der Elimination anderer Gruppen (der stenophasen) und die daraus folgende grosse Mannigfaltigkeit der ganzen Gruppierung der Phytocoenosen erklärt werden kann. Dies kann bei einer formalen Bewertung falsch interpretiert werden.

Es ist selbstverständlich, dass die Ökophase nicht auf die Arten im Bassin als Ganzes einwirkt, sondern an den einzelnen Standorten (Ökotopen), an welchen die Schwankungen des Wasserstandes und daher auch die Ökophase verschieden verlaufen. Bedeutet dies, dass auch diese Klassifikation hydrographisch ist und sich auf die topographischen Komponenten der Gewässer stützt? Der Unterschied besteht darin, dass bei Teichen sowie auf den Reisfeldern und in den Gewässern der Überschwemmungsgebiete eine bedeutend mannigfaltigere Bewegung der Ökophasen auf viel grösseren Flächen zustande kommt, als dies bei den Seen, für welche die obgenannte Klassifikation aufgestellt wurde, der Fall ist, so dass es notwendig wird, beide Prinzipie zu vereinigen. Es ist natürlich, dass in bestimmten Fällen das Mikrorelief des Gewässers einen ausgeprägten Einfluss ausübt (allmähliches Sinken des Wassers, so dass ein bestimmter Teil des Bassins allmählich entblösst wird), in anderen Fällen hat wieder die Folge der Ökophasen (rasches Absinken des Wassers, eine langdauernde wasserlose Etappe auf der ganzen Fläche des Bassins) einen grösseren Einfluss. Es war deshalb notwendig das herkömmlichste ökologisch-hydrographische Prinzip zu verlassen, weil es in unseren Bedingungen nicht das Wesen der durch den schwankenden Wasserstand hervorgerufenen Veränderungen der Formenbildung der Makrophytenvegetation zum Ausdruck bringt. Nur ein langdauerndes Studium von grösseren und mannigfaltigeren Gewässern kann zeigen, wie verschiedene Arten in bestimmten Gebieten ganz anders gedeihen als in anderen, so dass ihre Veränderlichkeit den Rahmen der Gruppen, unter welchen sie angeführt sind, überschreitet (*Cyperus fuscus*, *Caltha palustris*). In anderen Fällen sind sie imstande, in demselben Gebiet ganz verschiedene Ökomorphosen, welche sowohl an ein Leben innerhalb, wie auch ausserhalb der Gewässer gebunden sind, zu bilden (Arten aus der Gruppe der Trichohygrophyten, *Polygonum amphibium*, *Stachys palustris* usw.).

Die Benennung der Gruppe *Euhydatophyten* wurde von Poplavskaja (1938, S. 36—37) übernommen. Diese Autorin teilt die Wasserpflanzen nach ihrem Entwicklungscharakter in folgende Gruppen ein:

1. Echte *Hydatophyten* — untergetauchte Wasserpflanzen. Wachstum und Entwicklung gehen nur im Wasser vor sich. *Chara*, *Nitella*, *Ceratophyllum*, *Najas*.
2. Untergetauchte *Aerohydatophyten*. Bei diesen Pflanzen geht das Wachstum im Wasser vor sich, aber die Blüten erheben sich über den Wasserspiegel und die Bestäubung erfolgt an der Luft. *Potamogeton* spez., *Myriophyllum spicatum*, *Utricularia* u. a.
3. Schwimmende *Aerohydatophyten*. Die Blätter und Sprosse sind teilweise untergetaucht, teilweise schwimmen sie an der Oberfläche. Die Bestäubung erfolgt über dem Wasser. *Nuphar*, *Nymphaea*.
4. *Hydrophyten*. Pflanzen, welche zum kleineren Teil untergetaucht sind, zum grösseren Teile befinden sie sich an der Luft. *Carex*, *Phragmites*, *Helocharis*.

Die Autorin bemerkt zu dieser Einteilung folgendes: „Die oben angeführten Merkmale der Wasserpflanzen können sich stark verändern, besonders wenn sich die Tiefe des Bassins und der Grad seines Austrocknens verändern. Deshalb können wir bei der Mehrzahl der Arten der Wasserpflanzen eine ganze Reihe durch den Charakter des Bassins bestimmter ökologischer Formen feststellen, welche an bestimmte Eigenschaften des Wassermilieus angepasst sind

(l. c. S. 39). Die Autorin kam aber nicht mehr dazu, die ökologischen Gruppen nach diesen Veränderungen zu charakterisieren.

Šennikov (1953, S. 234—235) hält sich im Ganzen an die Klassifizierung von Poplavskaja, modifiziert aber die einzelnen Gruppen durch eine grössere Anzahl von Untergruppen, in denen aber meiner Meinung nach die Definition der Gruppen, wie sie von Poplavskaja aufgestellt wurden, verloren geht. Der Autor reiht in die Gruppe der im Wasser untergetauchten Pflanzen einerseits nicht im Boden wurzelnde, pleustophytische Arten, andererseits im Boden wurzelnde untergetauchte Arten, wie *Myriophyllum*, *Potamogeton*, *Subularia*, *Littorella*, *Callitriche autumnalis*, ein. Nach meiner Meinung sind diese Arten ökologisch heterogener als die, welche Poplavskaja definierte.

Auch die Gruppe der mit Schwimmblättern ausgestatteten Arten, welche Šennikov teilweise mit den schwimmenden Aerohydatophyten von Poplavskaja identifiziert, teilt er in die Untergruppe der schwimmenden, nicht im Boden wurzelnden Arten und die der schwimmenden, im Boden wurzelnden Arten ein.

Schimper-Faber (1935, II : 1500—1501) unterscheidet folgende ökologische Typen der Wasserpflanzen:

1. Der *Isoetes*-Typus. Im Boden wurzelnde, völlig untergetauchte Rosettenpflanzen, mit meist zylindrischen Blättern. 2. Der *Nymphaea-Hippuris*-Typus. Im Boden wurzelnde Pflanzen, die durch langgestielte Blätter oder durch lange Sprosse die Oberfläche des Wassers erreichen und sich dann teilweise in der Luft befinden. 3. Der *Najas*-Typus. Im Boden wurzelnde oder freischwebende, völlig untergetauchte Pflanzen, mit langen, flutenden Sprossen. 4. Der *Hydrocharis*-Typus. Freischwimmende Pflanzen mit kurzen Sprossen, teils ganz submers (*Lemna trisulca*, *Riccia fluitans*), halbsubmers (*Stratiotes*), zum grössten Teil an der Oberfläche schwimmend (*Salvinia*), zum grössten Teil emers (*Hydrocharis*). 5. Der *Podostemon*-Typus. An Steinen befestigte submerse Gewächse strömender Gewässer.

Diese Klassifikation ist der von DuRietz sehr ähnlich. DuRietz (1923, 1930) unterscheidet in der Grundform der Aquiherbiden folgende Untergruppen:

1. Die *Nymphaeiden*, mit auf dem Wasserspiegel schwimmenden Blättern, die Wasserschicht durchwachsenden Stämmen (manchmal auch mit submersen Blättern) und im Boden ausbreiteten Wurzelsystemen. 2. Die *Elodeiden*, deren Assimilationssysteme sich vom Boden bis zur Nähe des Wasserspiegels ausbreiten, ohne Schwimmblätter zu entwickeln, und die im Boden wurzeln oder teilweise losgerissen fortleben. 3. Die *Lemniden*. An der Oberfläche schwimmende Arten (Limnopleuston im Sinne von Thunmark 1931).

Iversen (1936) stellt sich etwas kritischer zu dieser einheitlichen Gruppe der *Aquiherbiden*, welche er als *Limnophyten* bezeichnet. Nach seiner Meinung können die Arten dieser Gruppe auch Landformen bilden, sind aber dann in den vegetativen und reproduktiven Teilen reduziert. Er behält die Untergruppen von DuRietz bei. Er behauptet aber, dass die *Nymphaeiden* und *Lemniden* als *Amphiphyten* aufgefasst werden können, weil ihre Assimilationsorgane der Luft und dem Wasser angepasst sind. Die *Isoetiden* haben seiner Meinung nach Beziehungen zu der Gruppe der „*Zwergamphiphyten*“. Trotzdem belässt er sie in der Gruppe der *Limnophyten*, so dass sich seine Klassifikation von der DuRietz'schen in dieser Hinsicht nicht grundsätzlich unterscheidet.

Varama (1938) unterscheidet eine einzige Gruppe der *Hydrophyten* mit untergetauchten und schwimmenden Blättern („Schwimm- und Wasserblattkrautschicht“), weil seiner Meinung nach „die Schwimmblätter bei diesen Pflanzen keine physiologische Notwendigkeit repräsentieren“ (l. v. S. 78). Die weitere Klassifikation dieser Gruppe beruht auf dem Sinken der Ufer. Hierbei unterscheidet der Autor die kleinen Einheiten („Lebensform-Teilbestand“) auf Grund ihres morphologischen Charakters: „Seerosenartige, Wasserknöterlichartige, Bandblättrige“ (l. c. S. 124—148).

Luther (1949) unterscheidet bei den *Hydrophyten* die *Haptophyten* (Pflanzen die sich dem Substrat angedrückt haben oder gänzlich in dasselbe eingesenkt sind), die *Rhizophyten* (die sich mit den Organen in feinem Boden befestigen), und die *Pleustophyten* (die an der Oberfläche schwimmenden, im Wasser schwebenden, am Boden lose liegenden oder im Schlamm ohne besonders ausgebildete Befestigungsorgane lose verankerten Pflanzen).

Meine Auffassung der *Euhydatothyten* deckt sich mit der Auffassung der echten *Hydatophyten* von Poplavskaja. Diese Auffassung ist enger, als bei Šennikov und unterscheidet sich von der Definition von Poplavskaja dadurch, dass sie im Sinne einer Adaptation an die angeführten Ökophasen aufgefasst werden. Die Gruppe der *Hydatoaerophyten* fasse ich anders auf, als Poplavskaja und Šennikov. Die Autorin unter-

scheidet eigentlich zwei Gruppen, untergetauchte *Aerohydrophyten*, bei welchen nur die Reproduktionsorgane aus dem Wasser hervorragen und deren Bestäubung an der Luft verläuft, und untergetauchte *Aerohydrophyten*, bei welchen die Pflanzen auch durch die Schwimmblätter mit der Luft in Kontakt stehen. Wenn auch die Luft für die Bestäubung sicher wichtig ist, halte ich doch die Beziehung der Gruppe zur gegebenen Ökophase für ein wichtigeres Merkmal. Deshalb habe ich mich zur Unterscheidung eines anderen Terminus - *Hydatoaerophyten* - bedient, wodurch unterstrichen werden soll, welche Wichtigkeit der Einfluss des Lebens der Art im Zustand der terrestrischen Ökomorphosen hat. Ich fasse also die *Eurohydrophyten* und *Hydatoaerophyten* als selbstständige Gruppen auf, weil die Anpassung der Pflanzen an das atmosphärische Milieu schon einen höheren Typus der Anpassung der ganzen Struktur der Pflanzen an ein Leben in der Luft bedeutet.

Das Verhältnis der *Pleustophyten* zu den *Hydrophyten*: Es bleibt fraglich, ob die *Pleustophyten*, so wie sie von Luther (1949) definiert wurden, als selbständige Gruppe aufgefasst werden sollen. Diese Gruppe zeichnet sich durch folgende Merkmale aus:

a) Die Arten sind während des grössten Teiles der Vegetationsperiode an die Wasseroberfläche gebunden. Sie beziehen ihre Nährstoffe vom Wasserspiegel und aus tieferen Wasserschichten. Mit der Gruppe der *Hydatoaerophyten* haben sie besonders die Fähigkeit, die limose und teilweise auch die terrestrische Ökophase zu überdauern, gemeinsam.

b) Das Leben der Arten ist an das Wasser gebunden, es besteht kein Kontakt mit der Luft oder dieser ist von sehr kurzer Dauer. Mit der Gruppe der *Eurohydrophyten* haben sie die Unfähigkeit, die limose und terrestrische Ökophase zu überdauern, gemeinsam.

Die *Pleustophyten* sind also weder für ein Leben im Wasser noch für eine Existenz an der Luft spezialisiert, ihr wichtigstes Merkmal ist eine starke Reduktion einiger ihrer Organe, besonders des Wurzelsystems, welches nicht im Boden verankert ist und daher minimale Beziehungen zum Grund aufweist. Ihr eigentliches Lebensmilieu ist das Wasser. Unterzieht man aber auch dieses Merkmal einer Kritik, so zeigt es sich, dass sich bei schwimmenden *Pleustophyten* vom Typus *Lemna minor* beim Übergang zur limosen und terrestrischen Ökophase die Wurzeln im Boden verankern. Wenn man die *Pleustophyten* im Sinne von Luther (1949) charakterisiert, erhält man eine ganze Skala von Übergängen. Hier findet man Pflanzen mit schwimmenden bis ganz untergetauchten Sprossen, mit Reproduktionsorganen, welche sich an der Oberfläche des Wassers befinden oder in die Luft ragen, mit einem Wurzelsystem, das sich dicht unter dem Wasserspiegel ausbreitet, bis fast an den Grund reicht oder in den oberen Schichten des Schlammes verankert ist. Deshalb teilt Luther (l. c. 11, 12) die *Pleustophyten* in drei Untergruppen ein. In meiner Klassifikation haben die *Pleustophyten* aber keine so ausgeprägte Beziehung zu den einzelnen Ökophasen, um die Aufstellung einer schärfer umgrenzten Gruppe zu erfordern. Die *Pleustophyten* stellen in Hinsicht auf ihre Entwicklung eine abgeleitete Gruppe dar, welche die stärkste Reduktion der Organe erreicht hat. Gleichzeitig schliessen sie sich aber durch eine Reihe von Übergängen an die von mir angeführten Gruppen an.

Für die weiteren Gruppen fasse ich die Angaben aus der Literatur nur sehr kurz zusammen, weil sie neu definiert sind. Die in die Gruppen der *Eurochthophyten*, *Hydrochthophyten*, *Ochthohydrophyten*, *Uliginosophyten* eingereihten

Arten werden in der Literatur meist zu grösseren Klassifikationseinheiten zusammengefasst. P o p l a v s k a j a (1938) führt sie unter dem Namen Hydrophyten an, S c h i m p e r u. F a b e r (1935) reiht sie in die grosse Gruppe der semiaquatischen Arten ein. I v e r s e n (1936) unterscheidet zwei Gruppen, die *Telmatophyten* und die *Amphiphyten*. Beide enthalten Arten, welche ich in alle Gruppen ausser den *Hydatophyten* und *Pelochthophyten* eingereiht habe.

Die Übersicht der angeführten Gruppen zeigt, dass bestimmte Gruppen nur in einer kleinen Anzahl von Ökophasen existieren können, während andere eine viel grössere Zahl von Ökophasen überdauern können.

Danach unterscheide ich: 1. Die euryphasen Gruppen, welche an eine grosse Zahl von Ökophasen angepasst sind. Hierher gehören die *Ochthohydrophyten*, *Euochthophyten*, *Uliginosophyten* und *Trichohydrophyten*. 2. Die mesophasen Gruppen, welche an eine oder zwei Ökophasen vollkommen angepasst sind, aber auch in anderen Ökophasen existieren können (*Hydatoaerophyten*, *Hydroochthophyten*, *Pelochthotherophyten* und *Tenagophyten*). 3. Die stenophasen Gruppen, deren Existenz nur in einer beschränkten Anzahl von Ökophasen möglich ist (*Euhydrophyten* und *Pelochthophyten*).

Die Arten der euryphasen Gruppen haben eine grosse ökologische Plastizität und treten daher in den verschiedensten Phytocoenosen auf. Die Arten der stenophasen Gruppe haben eine eng begrenzte Anpassungsfähigkeit. Charakteristisch ist bei ihnen die Periodizität ihres Auftretens und eine kurze Vegetationsperiode. Sie kommen in grösserer Masse nur in ganz bestimmten Phytocoenosen vor.

Auf Grund des Verlaufes der gegebenen Ökophasen und der Funktion der einzelnen Arten in unseren Gewässern unterscheide ich folgende ökologische Gruppen der Biomorphen:

E u h y d a t o f y t a

Die Arten sind an ein Leben im Wasser gebunden. Sie passen sich daher nur an die Hydrophase und litorale Ökophase an. In der limosen Ökophase stirbt die Mehrzahl der Arten rasch ab, nur eine geringe Anzahl mit tiefer wurzelnden Rhizomen kann sich vorübergehend anpassen. Die Arten überleben nicht einmal das Anfangsstadium der terrestrischen Ökophase. Assimilation, Blühen und Reifen und auch die vegetative Vermehrung (durch Turionen) gehen im Wasser oder dicht an seiner Oberfläche vor sich und es kommt nur zu einem sehr beschränkten Kontakt mit der Luftschicht über dem Wasserspiegel (*Potamogeton*-Arten, *Anacharis canadensis*, *Utricularia*-Arten). Dieses Hervorragende der Reproduktionsorgane steht aber nicht in direkter Beziehung mit der Fähigkeit, die Ökophasen nach dem Ableiten des Wassers zu überleben. Das Wurzelsystem befindet sich entweder direkt in der Wasserschicht an der Bodenoberfläche oder in tieferen Bodenschichten, aber nie tiefer als 10—15 cm. Auf Grund der Empfindlichkeit für eine Veränderung der Ökophasen kann man folgende Untergruppen unterscheiden:

1. Arten, welche keine adaptiven Veränderungen in der limosen Ö-phase ausbilden, sondern absterben: *Chara* und *Nitella* sp., *Najas marina* L., *Najas minor* All., *Anacharis canadensis* Planch., *Potamogeton pusillus* A. Gr., *P. trichoides* Cham. et Schlecht., *P. acutifolius* Link, *P. obtusifolius* Mert. et Koch, *P. crispus* L., *P. pectinatus* L., *Zannichellia palustris* L., *Ceratophyllum demersum* L., *C. submersum* L., *Lemna trisulca* L., *Utricularia vulgaris* L.

2. Arten, welche zeitweilig adaptive Veränderungen in der limosen Ö-phase ausbilden, deren oberirdische Teile aber zu Beginn der terrestrischen Ökophase absterben. *Potamogeton lucens* L., *P. perfoliatus* L.

Auf Grund der Empfindlichkeit für die chemische Beschaffenheit des Wassers lassen sich unterscheiden:

1. Arten aus salzarmen Gewässern; *Potamogeton acutifolius*.

2. Anspruchslose Arten, welche in verhältnismässig salzarmen und auch in salzreicheren Gewässern leben können: *Anacharis canadensis*, *Potamogeton pusillus*, *P. trichoides*, *P. obtusifolius*, *P. lucens*, *Utricularia vulgaris*.

3. Arten, die einen höheren Salzgehalt des Wassers erfordern und besonders höhere Konzentrationen von Ca vertragen: *Najas marina*, *N. minor*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. pectinatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Lemna trisulca*.

4. Arten, welche auf einen erhöhten Stickstoffgehalt des Wassers positiv reagieren: *Potamogeton crispus*, *Zannichellia palustris*.

Die *Euhydatophyten* können Nährstoffe nur aus dem Wasser und den oberen Schichten des Grundes, welche in enger Beziehung mit dem Chemismus der Wasserschicht stehen, beziehen. Deshalb können die einzelnen Arten sehr rasch auf die spezifischen chemischen Bedingungen eines bestimmten Bassins und auf ihre Veränderungen reagieren. Sie reagieren rasch und deutlich als coenotische Komponenten bei Schwankungen des Wasserstandes und die meisten Arten (die erste Untergruppe) treten periodisch auf und weisen grosse Schwankungen in der Intensität ihres Auftretens im selben Bassin im Laufe der Jahre auf. Einerseits kann es zu ihrer raschen Akkumulation in den Coenosen des Wasserspiegels kommen, andererseits können sie rasch zurücktreten und verschwinden oder bei Veränderungen des Rhythmus in Bassins auftreten, wo sie lange Jahre nicht gefunden wurden. Deshalb ist ihre genauere Indikation in Hinsicht auf die chemische Beschaffenheit der Gewässer vorläufig noch sehr unvollständig. Einen ständigeren coenotischen Charakter haben die Arten der zweiten Untergruppe, welche ziemlich fest an ein bestimmtes Bassin gebunden sind, Ökomorphosen beim Übergang der Hydrophase zur litoralen Ökophase bilden und nicht einmal durch extreme Lebensbedingungen, wie zeitweiliges Austrocknen des Bassins oder Pflügen des Grundes gefährdet werden. Eine vollkommene Anpassung wurde nur in Teichen beobachtet. Als Ausnahme sei hier der Neophyt *Anacharis canadensis* angeführt, dessen Reaktion auf die chemische Beschaffenheit des Wassers und dessen Periodizität des Auftretens beim Prozesse der Besiedlung ziemlich beschränkt ist und sich erst später bemerkbar macht.

Weil bei den bei uns vorherrschenden Typen der Bassins die Hydrophase vor allem durch eine Verminderung der Durchsichtigkeit und daher durch schwächere Belichtung charakterisiert ist, kommt es bei den meisten Arten zu einer Konzentration der Pflanzenmasse an der Oberfläche des Wassers, so dass es nicht möglich ist, einzelne Untergruppen auf Grund der Ausbreitung der Pflanzen in verschiedenen tiefen Wasserschichten zu unterscheiden. Vom Standpunkt der adaptiven Veränderungen stellt die Art der Nahrungsaufnahme den entscheidenden Faktor, der in Zukunft die Unterscheidung der einzelnen Untergruppen auf Grund ihrer Ernährung gestatten wird, dar.

Hydatoaerofyta

Die Arten sind an ein Leben im Wasser gebunden, stehen aber gleichzeitig mit der Luft in Kontakt. In der litoralen und limosen Ökophase kommt es zu deutlichen adaptiven Veränderungen, welche noch bis zur terrestrischen Phase dauern. Die Assimilation geht sowohl im Wasser (bei untergetauchten

Blättern und Sprossen), als auch an der Grenze zwischen Wasser und Luft vor sich. Hier kommt es auch meistens zum Blühen. Beim Reifen ziehen sich die Reproduktionsorgane ins Wasser zurück. Das Wurzelsystem ähnelt dem der vorhergehenden Gruppe. Stärker als bei den *Euhydatophyten* ist das Auftreten von *Pleustophyten* und von Arten mit Rhizomen. Charakteristisch sind die adaptiven Veränderungen in der limosen und teilweise terrestrischen Ökophase, welche dadurch bedingt sind, dass diese Arten auf Grund ihres Kontaktes mit der Luft an der Wasseroberfläche besser an ein Leben an der Luft angepasst sind. Auf Grund der Empfindlichkeit für die Veränderung der Ökophasen lassen sich unterscheiden:

1. Arten, welche dauernde adaptive Veränderungen nur in der limosen Ökophase ausbilden, bei Eintritt der terrestrischen Ökophase gehen sie zugrunde. In der limosen Ökophase tritt das Blühen meistens nicht ein (mit Ausnahme von *Nymphaea*). Hierher gehören: *Utricularia minor* L., *U. intermedia* Hayne, *U. Bremii* Heer, *Stratiotes aloides* L., *Hottonia palustris* L., *Batrachium circinatum* Spach., *Lemna minor* L., *Spirodela polyrrhiza* Schlecht., *Salvinia natans* All., *Riccia* sp. aus dem Umkreise von *R. fluitans*, *Ricciocarpus natans* L., *Azolla filiculoides* Lam.

Als Übergangsformen zu der nächsten Untergruppe kann man folgende Arten betrachten: *Myriophyllum spicatum* L., *M. verticillatum* L., *Trapa natans* L.

2. Arten, welche dauernde adaptive Veränderungen in der limosen und terrestrischen Ökophase ausbilden (wenn das Grundwasser nicht tiefer als 15–20 cm sinkt): Das Blühen in der limosen Phase ist selten. *Nymphaea alba* L., *N. candida* (L.) - Presl, *Nuphar luteum* Sm., *Nymphoides peltata* (Gmel.) Kuntze, *Potamogeton natans* L., *P. gramineus* L., *P. alpinus* Balbis, *P. Zizii* Mert. et Koch, *P. coloratus* Vahl., *Hydrocharis morsus ranae* L.

3. Arten, welche in der limosen und terrestrischen Ökophase adaptive Veränderungen ausbilden und in beiden dieser Ökophasen zu blühen vermögen: *Batrachium paucistamineum* Tausch., *B. aquatile* Dum.

4. Arten, welche sich allen Ökophasen durch adaptive Veränderungen anpassen, wobei ihre Entwicklung nicht gestört wird. *Polygonum amphibium* L.

Auf Grund ihrer Empfindlichkeit für die chemische Beschaffenheit des Wassers kann man unterscheiden:

1. Arten salzreicher Torfgewässer: *Utricularia minor*, *U. intermedia*, *U. ochroleuca*, *U. Bremii*, *Potamogeton alpinus*.

2. Anspruchslose, in salzreicheren Böden stärker verbreitete Arten, die für den Gehalt von Ca empfindlich sind: *Hottonia palustris*, *Stratiotes aloides*, *Trapa natans*, *Salvinia natans*, *Riccia* sp. (aus dem Umkreise von *R. fluitans*), *Batrachium aquatile*, *Nymphaea candida*, *Ricciocarpus natans*.

3. Arten die einen höheren Kalkgehalt erfordern oder vertragen: *Nymphaea alba*, *Batrachium circinatum*, *Batrachium paucistamineum*, *Nymphoides peltata*, *Potamogeton coloratus*, *Myriophyllum verticillatum*, *Myriophyllum spicatum*.

4. Auf einen höheren Stickstoffgehalt positiv reagierende Arten: *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza*.

Nur die *Pleustophyten* weisen in dieser Gruppe ein periodisches Vorkommen auf, sonst ist das Auftreten der wurzelnden Arten und daher auch die Bildung der Phytocoenosen stetiger. Diese Gruppe unterscheidet sich also auch in dieser Hinsicht von der vorhergehenden.

Hydroochthofyta

(Ursprünglich wurde diese Gruppe als *Hydrolitoralofyta* bezeichnet.)

Die Arten leben in der Hydrophase, in der sie meistens Ökomorphosen mit untergetauchten oder schwimmenden Organen bilden und sind vor allem der litoralen Phase angepasst, in welcher sich die Luftblätter und blühenden Sprosse bilden und hier kommt es auch zum Blühen. Die adaptiven Veränderungen in der Hydro- und litoralen Phase sind gut ausgeprägt, auch sind

die Arten an die limose und den Anfang der terrestrischen Phase ziemlich gut angepasst. Die Keimung und die anfängliche Entwicklung geht in der litoralen und limosen Phase vor sich, die geschlechtliche Reproduktion in der litoralen, limosen und terrestrischen Phase, die Dissemination meistens in der limosen oder terrestrischen Phase. Die Bestäubung geht meistens in der Luft vor sich, und zwar wenn diese noch ziemlich feucht ist. Die vegetative Vermehrung ist bei den mit Rhizomen versehenen Arten in der litoralen bis limosen Phase intensiv, bei einigen Arten schreitet sie bis zur terrestrischen Phase fort. Bei den Arten, die an der Basis verdickt sind, wird die vegetative Vermehrung durch die intensive Dissemination ersetzt. Arten ohne Rhizome und Verdickungen bilden einen Übergang; in der litoralen Phase legen sie sich mit den Sprossen an den Boden an und aus den Sprossen entwickeln sich neue Pflanzen. Die terrestrische Phase überdauern die Arten bis zur Dissemination. Während des Steigens des Wassers im Sommer passen sich die Pflanzen den neuen Lebensbedingungen durch Entwicklung von Luftwurzeln, ausgiebige Bildung von Aerenchym durch aerodynamische Anschwellungen der Sprosse in der Kontaktzone des Wasserspiegels an. Die Arten treten coenotisch selbständig in der litoralen bis limosen Phase auf. Ihre ökologische Amplitude ist verhältnismässig beschränkt und ihre Lebensdauer kürzer als bei den *Ochthohydrophyten*. Beim Steigen des Wassers im Spätsommer bilden sie gemeinsame Coenosen mit den Arten aus den Gruppen der Hydatophyten und Tenagophyten. Für die meisten Arten dieser Gruppe ist ein durch ausgeprägte Schwankungen des Wasserspiegels bedingtes Vorkommen charakteristisch.

Auf Grund der Amplitude der Anpassung finden wir folgende Unterschiede:

1. Arten, die in der litoralen Phase keimen, mit der Fähigkeit, in untergetauchter Form die ganze Vegetationszeit, eventuell auch die ganze Ökoetappe in der Hydro- und Litoralenphase zu überdauern. Sie zeigen deutlich ausgeprägtere Hydrophytisation: *Butomus umbellatus* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Sparganium simplex* H u d s. Die tiefsten Veränderungen finden sich bei der Art *Alisma gramineum*. Ähnlichen Charakter weisen auch *Elatine alsinastrum* und *Hippuris vulgaris* auf.

2. Arten, welche in der litoralen Ökophase keimen, mit der Fähigkeit, in untergetauchter Form nur einen Teil der Vegetationsperiode zu überdauern, befinden sich während des grössten Teiles ihrer Vegetationsperiode in der litoralen und limosen Ökophase. *Alisma plantago-aquatica* L., *A. lanceolatum* W i t h.

3. Arten, die in der limosen oder anfangs der terrestrischen Phase keimen. Sie sind nach dem Keimen fähig, in Rosetten sowohl ein starkes Austrocknen, als auch einen erhöhten Wasserstand zu überdauern. Bei ihnen macht sich die Hydrophytisation deutlich bemerkbar. *Rorippa amphibia* B e s s., *Sium latifolium* L., *Oenanthe aquatica* P o i r., *O. fistulosa* L.

4. Die mit Rhizomen versehenen Arten können am besten grosse Schwankungen des Wasserstandes ausnützen. Die Erneuerung der Pflanzen aus den Rhizomen während der litoralen und limosen Phase dauert aber noch bis zur terrestrischen Phase an. Die Keimung unter natürlichen Verhältnissen ist vorläufig noch wenig bekannt und bei uns relativ selten. Diese Arten weisen nur eine geringe Mesophytisation auf. *Heleocharis palustris* (L) R. B r., *Scirpus radicans* S c h k u h r, *Schoenoplectus triquetus* P a l l a., *S. Tabernaemontani* P a l l a., *Bolboschoenus maritimus* P a l l a., *Glyceria fluitans* R. B r., *Beckmannia cruciformis* H o s t. Eine sehr wenig bekannte Art, welche ich vorläufig in diese Gruppe einreihe, ist *Schoenoplectus mucronatus* P a l l a.

Aus dem Gesagten folgt, dass die einzelnen Arten sich den Ökophasen gegenüber recht verschiedenartig verhalten. Auf Grund eines sehr ähnlichen Verhaltens gegenüber der Folge der einzelnen Ökophasen und besonders auf Grund der coenotischen Verschiedenheiten der Arten fasse ich sie zu einer selbständigen Gruppe zusammen, welche ein näheres ökologisches Studium der einzelnen Arten erfordert.

Ochthohydrophyta

(Ursprünglich von mir als *Litoralohydrophyta* bezeichnet.)

Arten, welche während einer verhältnismässig kurzer Zeit (im Hochwasserstand) in der Hydrophase und lange Zeit in der litoralen und limosen Ökophase leben. Die terrestrische Phase ist von verhältnismässig kurzer Dauer. Die Arten haben eine ausgeprägte Physiognomie, einen hohen Wuchs und gewinnen leicht Raum mit Hilfe eines mit langen Rhizomen versehenen Wurzelsystems. Auffallend ist besonders eine grosse Intensität der Bildung von Pflanzenmasse während einer Vegetationsperiode. Die Arten beeinflussen nicht nur die Kontaktzone und den kleinen über ihr liegenden Luftraum, wie das bei den Hydroochthophyten der Fall ist, sondern sie breiten ihre Assimilations- und Reproduktionsorgane ziemlich hoch über den Wasserspiegel aus, so dass sie den Luftraum viel stärker zu beeinflussen vermögen. Die Bestäubung, Reife und Dissemination verläuft in dieser Luftschicht. Die Assimilationstätigkeit ist in der Hydrophase meist von kurzer Dauer und verläuft hauptsächlich in der litoralen und limosen Phase. In der terrestrischen Phase erlischt sie langsam, gleichzeitig wird das Reifen verhindert, wenn sein Anfang in diese Ökophase fällt. Sonst wird die Dissemination bei normalem Verlauf der Befruchtung und Reife in der vorhergehenden Phase nicht behindert.

Diese biologischen Besonderheiten ermöglichen den Arten eine langdauernde Existenz am Ufer des Bassins, wobei sie zu den Hauptfaktoren einer allmählichen Verseichung der Bassins, der Akkumulation von Pflanzenmasse an ihren Ufern und dadurch auch ihrer allmählichen Verlandung werden. Die Möglichkeit einer guten Anpassung an alle Ökophasen (die Pflanzen haben die Fähigkeit, die langdauernde terrestrische Phase mit Hilfe von unterirdischen Organen zu überdauern) verleiht den Arten im Vergleich mit den Hydroochthophyten einen hohen Edifikationswert. Dieser bestimmt den ständigen Charakter der Coenosen und ihre Entwicklungsstufe am Ufer reguliert allmählich die weitere Entwicklung der phytocoenologischen Komponenten der Bassins. Im Hinblick auf die Anpassungsfähigkeit an die Veränderungen der Ökophasen kann man folgende Untergruppen unterscheiden:

1. Arten, die sich einer langdauernden Hydrophase durch die Ausbildung von Schwimmblättern anpassen, während bei einer langdauernden terrestrischen Phase ihre Entwicklung stark inhibiert wird. Die optimale Höhe des Wasserspiegels in der litoralen Phase beträgt 30–60 cm: *Glyceria aquatica* W a h l b., *Sparganium ramosum* H u d s., *Acorus calamus* H u d s., *Typha latifolia* L.

2. Arten, die bei einer langdauernden Hydrophase keine Schwimmblätter entwickeln, bei einer langdauernden terrestrischen Phase ist ihre Entwicklung stark inhibiert. Die optimale Höhe der Wasserschicht beträgt 60–100 cm: *Equisetum fluviatile* L. e. m. E h r h., *Typha angustifolia* L.

3. Arten mit recht grosser Amplitude in der litoralen und terrestrischen Phase. Die optimale Höhe des Wasserspiegels ist ziemlich breit. *Schoenoplectus lacustris* (L.) P a l l a, *Phragmites communis* T r i n. (pro parte!). Die *Ochthohydrophyten* unterscheiden sich von der vorhergehenden Gruppe durch folgende Merkmale:

a) Die Röhrichte sind in ihrer Physiognomie, im Charakter ihres Wurzelsystems und in ihrer gesamten phytocoenologischen Bedeutung viel einheitlicher als die *Hydroochthophyten*.

b) Die Hydrophase hat für beide Gruppen noch eine ziemlich grosse Bedeutung, wobei folgende Unterschiede verzeichnet werden können: Für die Röhrichte ist die Hydrophase zur Zeit des anfänglichen Wachses der Sprosse von Bedeutung, sie ist kurzfristig und auf sie folgt eine langdauernde litorale Phase. Für die Hydroochthophyten hat es keine Bedeutung, wenn die Hydrophase eine lange Zeit vor dem Übergang zur litoralen Phase dauert. Erst das Auftreten der letzteren führt zur Entwicklung der Arten. Die Hydrophase, welche nach der litoralen oder limosen Phase eintritt, überdauern sie submers, und zwar auf verhältnismässig lange Zeit.

E u o c h t h o f y t a

(Ursprünglich von mir als *Eulitoralofyta* bezeichnet.)

Die Arten leben in der litoralen Phase, in welcher sie die Reproduktionsorgane ausbilden. Die Hydrophase ist auf eine kurze Zeit des Hochwasserstandes beschränkt. Lange Zeit dauert die limose Phase, in welcher meistens die Reproduktion beendet wird. Auch die terrestrische Phase ist langfristig. Eine verkürzte Dauer der Hydrophase und eine verlängerte Dauer der weiteren Phasen hat ausgeprägtere Veränderungen der Artenphysiognomie in Vergleich mit den Ochthohydrophyten zur Folge. Die Intensität der Bildung von Pflanzenmasse ist etwas verringert, die Arten haben niedrigeren Wuchs, die sexuelle Reproduktion hat eine sehr kurze Dauer. Ausser dem plagiotropischen System der Rhizome entwickeln sich auch Faserwurzeln, welche vertikal in den Boden eindringen.

Auf Grund der Anpassung kann man unterscheiden:

1. Für das Austrocknen des Substrates (eine langdauernde terrestrische Phase) empfindliche Arten: *Carex elata* Benn. apud All., *C. rostrata* Stokes.
2. Eine langfristige terrestrische Phase vertragende Arten. Die Arten dringen nicht in das Innere der Gewässer vor, wenn das Wasser sinkt. *C. gracilis* Curt., *C. acutiformis* Ehrh.
3. Auch eine wiederholte und langdauernde terrestrische Phase vertragende Arten. Wenn das Wasser sinkt, dringen die Pflanzen in das Innere der Gewässer ein *Carex vesicaria* L., *C. riparia* Curt., *C. melanostachya* Willd.

T e n a g o f y t a

(Ursprünglich von mir als *Litoralolimosofyta* bezeichnet.)

Das Leben dieser Arten ist an die seichte litorale Phase gebunden. Sie sind an eine langdauernde Existenz der litoralen und limosen Phase angepasst. In der Hydrophase und der terrestrischen Phase existieren sie nur verhältnismässig kurze Zeit.

Die Keimung und der Beginn der Entwicklung fallen in die litorale Phase, die sexuelle Reproduktion in die litorale oder limose Phase, die Dissemination in die terrestrische Phase. Die Bestäubung erfolgt in der Kontaktzone oder an der Luft, und zwar in der limosen Phase. Hierbei erfordern die Pflanzen eine hohe Luftfeuchtigkeit und höhere Temperaturen. Die vegetative Vermehrung (soweit sie eintritt) erfolgt in der litoralen bis limosen Phase. Wenn das Wasser im Sommer steigt, passen sich die Pflanzen vorübergehend der Hydrophase an, indem sie die vegetativen Organe bis zur Kontaktzone verlängern. Wenn die Hydrophase lange Zeit dauert, werden die Pflanzen vom Boden abgerissen und über das ganze Bassin verstreut. Hierher gehören Arten mit einer meist sehr kurzen Vegetationsdauer, deren Entwicklung auf den Hoch- oder Spätsommer beschränkt ist und deren Reproduktionsperiode stark verkürzt ist. In unseren Verhältnissen ist dies eine sehr heterogene Gruppe, deren Vertreter einerseits Sommerephemeren aus wärmeren Gebieten (im Sinne von Fursajev-Chvalina 1941), andererseits an ein weiteres Areal angepasste Arten der Isoetiden aus den Seen (im Sinne der skandinavischen Forscher) bilden. Der coenotische Wert dieser Gruppe ist sehr klein, was durch das sehr enge Profil der Ökophasen und durch grosse Licht- und Temperaturansprüche bedingt ist.

Es können folgende Untergruppen unterschieden werden:

1. Arten mit kurzen Rhizomausläufern, welche beträchtliche Schwankungen des Wasserstandes vertragen und sich verhältnismässig lange Zeit in der Hydrophase halten: *Heleocharis acicularis* R. Sch., *Juncus bulbosus* L., *Littorella uniflora* A. Sch., *Pilularia globulifera* L.

2. Arten, welche nur eine beschränkte Zahl von Ausläufern oder keine bilden, an der Wasseroberfläche Schwimmblätter entwickeln, keine grosse Schwankungen des Wasserstandes vertragen und sich nur kurze Zeit in der Hydrophase halten, das Blühen erfolgt in der litoralen oder limosen Phase. *Elatine triandra* Schkuhr, *E. hexandra* D.C., *E. hydropiper* L., *Callitriche palustris* L. em. Druce, *C. stagnalis* Scop., *Peptis portula* L., *Limosella aquatica* L., *Lindernia pyxidaria* A. L., *Marsilea quadrifolia* L.

3. Arten, welche Ausläufer ausbilden: *Juncus articulatus* L., *Alopecurus aequalis* Sobol.

4. Arten, welche keine Ausläufer ausbilden: *Cyperus fuscus* L., *Isolepis supina* R. Br.

Die zuletzt erwähnten Untreguppen (sub 3 und 4) zeigen einen deutlichen Übergang zur nächsten Gruppe, die Arten können noch in der litoralen Phase keimen.

Pelochthyota

(Ursprünglich von mir als *Eulimosofyta* bezeichnet.)

Die Arten sind an die entblösten Böden von Flüssen und Bassins gebunden. Sie keimen vorwiegend in der limosen Ökophase, in welcher sie den grössten Teil ihrer Entwicklung einschliesslich der Reproduktion durchlaufen. Die Dissemination erfolgt in der terrestrischen Ökophase. Die langdauernde Hydrophase wird in Samen oder Früchten überdauert. In der litoralen Phase können sie nur eine kurze Zeit existieren. Das Keimen und die anfängliche Entwicklung ist nur in vollständig mit Wasser gesättigtem Boden möglich. Das Keimen erfolgt bei der Mehrzahl der Arten bei hohen Temperaturen vom Spätfrühling bis zum Spätsommer. Es werden meistens Faserwurzeln, die sich an der Oberfläche des Bodens ausbreiten, ausgebildet. Alle Arten haben grossen Lichtbedarf. Diese Anforderungen bedingen eine kurze Lebensdauer, welche einige Wochen oder einige Monate beträgt (je nach dem Charakter und der Dauer der limosen Phase und ihrem Übergang zur terrestrischen oder litoralen Phase). Damit hängt auch das vorübergehende ephemere Auftreten der von ihnen gebildeten Coenose zusammen, in welcher sie aber eine deutlich dominierende Rolle spielen.

Eine biologische Besonderheit dieser Gruppe bildet die häufige Entwicklung von Zwergformen, wenn die limose Phase rasch zur terrestrischen hinüberwechselt. Eine weitere Besonderheit bildet die langdauernde Periodizität des massenhaften Auftretens und eine grosse Fähigkeit der Samen und Früchte die Hydro- und litorale Phase im Zustand der Anabiose zu überdauern. Hier kann ein deutlicher ökogenetischer Zusammenhang mit der Gruppe der *Tenagofyten*, welcher bisher nicht eingehender verfolgt wurde und welcher auch in den Coenosen klar hervortritt, sowie auch enge Beziehungen zur nächsten Gruppe festgestellt werden.

Vom Standpunkt der Entwicklung handelt es sich um eine Gruppe von aus wärmeren Gebieten stammenden Relikten. Aus ihr entwickelten sich in den Teichbassins, wo die limose Ökophase längere Zeit dauert (Verminderung der Verdunstungsintensität, Nebelbildung) einige anpassungsfähigere Arten (besonders *Carex cyperoides*). Das Auftreten dieser Gruppe wird hier ausschliesslich durch anthropische Einflüsse bedingt. Sehr auffallend ist bei den Arten dieser Gruppe eine langdauernde Periodizität mit grossen Intervallen. In den Torfbassins besitzt diese Gruppe auch eine besondere Entwicklung und ihre Existenz ist hauptsächlich durch häufige atmosphärische Niederschläge bedingt.

In den Überschwemmungsgebieten mit grosser Verdunstung und daher einer kurzen limosen Phase behalten manche Arten einen deutlichen halo-

phytischen Charakter bei oder ist ihr Auftreten auf seichte Litoralschichten beschränkt.

In dieser Gruppe bilden sich zwei deutliche ökogenetische Reihen, von denen die eine nur in den Ökotypen entblösster Gewässerbassins vorkommt, während die andere einen Übergang zur folgenden Gruppe bildet und eine Tendenz zur Entwicklung in nassen Kulturfurphytocoenosen aufweist. Im Hinblick auf den ephemeren Charakter zeigen die einzelnen Arten eine deutliche Beziehung zur chemischen Beschaffenheit der oberen Bodenschicht.

1. Arten aus Torfböden und unfruchtbaren Sandböden: *Lycopodium inundatum* L., *Illecebrum verticillatum* L., *Isolepis setacea* R. Br., *Juncus tenageia* Ehrh.

2. Arten aus kalkarmen sandig-lehmigen Böden: *Gypsophila muralis* L., *Juncus bufonius* L., *Gnaphalium luteoalbum* L., *Lythrum hyssopifolia* L., *Plantago pauciflora* Gilib.

3. Arten aus kalkarmen Sapropelböden: *Heleocharis ovata* R. Br., *Carex cyperoides* L., *Spergularia echinosperma* Čelak., *Rorippa islandica* Borb., *Gnaphalium uliginosum* L., *Coleanthus subtilis* Seidl.

4. Arten aus salzreichen lehm-tonigen Böden: *Heleochoa alopecuroides* Host., *H. schoenoides* Host., *Crypsis aculeata* Ait., *Acorellus pannonicus* Palla, *Dichostylis Micheliana* Nees, *Pycnus flavescens* (L.) Rchb., *Chenopodium crassifolium* Hornem.

Nach dem Charakter des Eindringens in die Feldkulturen kann man folgende Reihen unterscheiden:

1. In die Feldkulturen nicht eindringende Arten: *Lycopodium inundatum*, *Juncus tenageia*, *Gnaphalium luteoalbum*, *Plantago pauciflora*, *Heleochoa explicata*, *H. schoenoides*, *Chenopodium crassifolium*, *Chlorocyperus flavescens*, *Heleocharis ovata*, *Carex cyperoides*, *Spergularia echinosperma*, *Coleanthus subtilis*, *Crypsis aculeata*, *Acorellus pannonicus*, *Dichostylis Micheliana*.

2. In die Feldkulturen eindringende Arten: *Illecebrum verticillatum*, *Isolepis setacea*, *Gypsophila muralis*, *Juncus bufonius*, *Gnaphalium uliginosum*, *Lythrum hyssopifolia*, *Rorippa islandica*.

Zu dieser Reihe gehören ihrer Ökogenese nach auch die Frühlings-ephemeren *Myosurus minimus*, *Cerastium anomalum*. An diese Reihe schliesst unmittelbar die grosse Gruppe der ephemeren Feldunkräuter, deren Entwicklung im Spätherbst, Frühjahr oder Sommer beginnt, an. Diese Gruppe hängt aber vom Standpunkt ihrer Entwicklung nicht mehr mit den Ökotypen der entblössten Gewässer zusammen.

Pelochthotherofyta

(Ursprünglich von mir als *Limosotherofyta* bezeichnet.)

Arten, deren Keimung an der Grenze zwischen der limosen und terrestrischen Phase erfolgt, der grösste Teil ihrer Existenz, einschliesslich ihrer Reproduktion und Dissemination, geht in der terrestrischen Phase vor sich. Auch ihre Vegetationsperiode ist sehr kurz. Die litorale Phase überdauern sie nach der limosen oder terrestrischen Phase, an welche sie sich ähnlich wie die *Hydroochthophyten* und *Uliginosophyten* durch Ausbildung von Pneumatophoren, Anschwellungen der Sprosse an der Wasseroberfläche und teilweise Bildung von Aerenchym anpassen.

Das anfänglich ausgesprochen oberflächliche Wurzelsystem dringt in dem Masse, wie das Wasser sinkt, in die tieferen Bodenschichten ein. In der Litoralphase bildet sich ein reiches System von Pneumatophoren, die in vielen Fällen als Stütze dienen, aus.

Diese Gruppe hat folgende Merkmale mit der vorhergehenden gemeinsam:

1. Die Fähigkeit in Form von Samen oder Früchten lange Zeit unter der Wasseroberfläche keimfähig zu existieren.

2. Hohe Lichtansprüche der meisten zu dieser Gruppe gehörigen Arten (mit Ausnahme von *Polygonum hydro Piper*).

3. Die Anfangsstadien der Entwicklung werden durch eine hohe Bodenfeuchtigkeit (der Boden muss aber nicht unbedingt vollkommen mit Wasser gesättigt sein) und durch das Zunehmen der Temperatur in den oberen Bodenschichten bedingt.

Zum Unterschied von den *Pelochthophyten* entwickeln die Arten unter optimalen Bedingungen eine ungemein reiche Vegetationsmasse, wobei sie bis 2 m hoch werden können. Auch diese Gruppe bildet kurzfristige Coenosen. Die Fähigkeit der Anpassung an die litorale Phase, sowie auch die rasche Entwicklung einer grossen Pflanzenmasse verleiht dieser Gruppe einen interessanten physiognomischen Charakter. Die genannten Bedingungen erweitern die ökologische Basis der Arten. In dieser Gruppe treten viel deutlicher als bei den *Pelochthophyten* zwei parallele Reihen hervor:

1. Vollkommen auf entblösste Standorte der Gewässer beschränkte Arten, welche sekundär auch Ruderalstandorte besiedeln. Sie treten aber nicht in nasse Feldkulturen ein: *Bidens radiatus* Thuill., *B. cernuus* L., *Ranunculus sceleratus* L., *Leersia oryzoides* S w., *Polygonum mitis* Schrank, *Rumex maritimus* L.

2. Nicht nur auf entblösste Ökotope der Gewässer beschränkte Arten, welche sich als Unkräuter der Feldkulturen (besonders der Hackfrüchte) und auch der Ruderalstandorte intensiv entwickeln. Die Plastizität der Arten bedingt ihren ausgeprägten synanthropischen Charakter und somit ihre wichtige Funktion in den Agrophytocoenosen. Ihre grosse ökologische Anpassungsfähigkeit besonders an die litorale Phase und an einen raschen Wechsel der Ökophasen (limose-litorale-terrestrische) ermöglicht das starke Auftreten einiger dieser Arten auf den Reisfeldern.

Echinochloa crus galli (L.) P. Beauv., *Polygonum lapathifolium* L., *P. tomentosum* Schrank, *Setaria glauca* (L.) P. Beauv., *Xanthium strumarium* L., *X. riparium*, *Atriplex hastata* L., *Bidens tripartita* L., *Chenopodium rubrum* L., *Ch. polyspermum* L., *Ch. ficifolium* S m., *Ch. glaucum* L., *Polygonum hydropiper* L., *Potentilla supina* L., *Pulicaria vulgaris* Gaertn.

Zum Unterschied von der vorhergehenden Gruppe ist die edaphische Anpassungsfähigkeit hier nicht so ausgeprägt, was vor allem durch ein in tiefe Bodenschichten eindringendes Wurzelsystem bedingt ist. Hierbei macht sich aber eine deutliche Affinität zu humosen, stickstoffreichen Böden, wie auch, wenigstens teilweise, zu Salzböden bemerkbar.

Der letzten Reihe gliedert sich unmittelbar die grosse Gruppe der ephemeren Arten der Feldkulturen (besonders der Hackfrüchte) mit höheren Ansprüchen an die Temperatur an. Diese Gruppe hängt aber genetisch nicht mehr mit den Gewässern zusammen.

U l i g i n o s o f y t a

Die Arten keimen und beginnen ihre Vegetation in der litoralen oder limosen Ökophase. Die Entwicklung der vegetativen und generativen Organe ist meistens an diese Phasen gebunden. In der terrestrischen Phase wird das Blühen und Reifen beendet. Meistens kommt es in dieser Phase auch zur Dissemination und je nach den Feuchtigkeitsverhältnissen des Bodens schreitet auch die Entwicklung des Wurzelsystems, besonders das Eindringen der Wurzeln in tiefere Bodenschichten fort.

Die Dauer der einzelnen Phasen ist weniger regelmässig als bei den vorhergehenden Gruppen, die litorale Phase ist bedeutend verkürzt. Die wichtigste Etappe der Entwicklung fällt in die limose und teilweise in die terrestrische Phase. Die limose Phase hat in den verlandeten Uferzonen eine spezifische Funktion. Hier hat der Boden keine lockere Konsistenz mehr, er trocknet nicht rasch aus und wird nicht in Polygone zerrissen, sondern er besteht aus einer sedimentierten Pflanzenmasse aus Rohr und Grossegggen, welche das Wasser lange Zeit speichert und auf eine ziemlich lange Zeit genügende Ernährung sowie auch genügende Wasseraufnahme ermöglicht. Bis in der

Zukunft der Charakter des Wurzelsystems genauer untersucht sein wird, wird es die Grundlage zu einer gründlichen Charakteristik der einzelnen Untergruppen auf Grund des Durchlüftungsgrades des Bodens bieten:

Adaptive Veränderungen entstehen in der litoralen, limosen und terrestrischen Phase. Die Ausbildung von grüner Pflanzenmasse ist bei einer beträchtlichen Anzahl der Arten geringer als bei den Euochthophyten. Das Wurzelsystem ist entweder plagiotrop mit Rhizom- oder Sprossausläufern oder es besitzt ein reiches System von Faserwurzeln, welche nicht tief in den Boden dringen. Ein vertikales System vom Typus der Pfahlwurzel mit gegliedertem „Wurzelkopf“, welches ziemlich tief in den Boden eindringt, wird bei Arten, welche an eine lange terrestrische Phase angepasst sind, gebildet. Ausserdem entwickeln viele Arten ein dichtes System von Pneumatophoren und oberirdischen Ausläufern, wobei gleichzeitig exo- oder endoaerenchymatische Gewebe angelegt werden.

Jede Art hat spezifische adaptive Merkmale, was mit den verschiedenen Anpassungsstufen an den verschiedenartigen Rhythmus der angeführten Ökophasen unter den gegebenen Verhältnissen der Bassins zusammenhängt.

Die coenotische Funktion dieser Gruppe ist verhältnismässig weniger ausgeprägt. Dies kann hiermit erklärt werden, dass die Mehrzahl der Arten nur an schon besiedelte Standorte der Ufer mit einer Neigung zur Verlandung gebunden ist. Die Arten sind meist schattenliebend und deshalb sind hier die coenotischen Faktoren der Konkurrenz und der gegenseitigen Beeinflussung eng verbunden. Diese Arten haben also einen ausgeprägten ökologischen Wert und können die Verlandungscoenosen indizieren. Diese bilden einerseits einen Übergang zu den Coenosen der Sumpf- und Überschwemmungswiesen, andererseits enthalten sie Arten, welche die eigentlichen Sümpfe charakterisieren. In diesen Bedingungen sind sie mit dem Gelege und den Grosseggen gleichwertig, wenn sich die limose und terrestrische Phase verlängert und die litorale Phase verkürzt. Ihr Wert als Dominanten bis Übergangsedifikatoren steigt in verlandenden Sümpfen, besonders dort, wo das Gelege oder die Grosseggen starken biotischen Einflüssen ausgesetzt sind (intensives wiederholtes Mähen, Ausbrennen, Entwässerung), wenn nach diesen Eingriffen von neuem die litorale Ökophase eintritt. Für das Auftreten dieser Gruppe ist die Anwesenheit von Gelege notwendig, welches eine grosse, die genannten Arten stimulierende Pflanzenmasse ausbildet.

Die Mehrzahl dieser Arten stammt von versumpften Standorten der Auenwälder und auf diesen Standorten und ihren Derivaten kommen sie am häufigsten vor. Die Gruppe ist ungemein artenreich. Sie hat einen ähnlichen ökogenetischen Charakter, wie die Arten der Litorale aus den Wüstengebieten, wie sie Iljin (1947) anführt. Unter ungünstigen Bedingungen bei Überschwemmung grosser Gebiete konnte ein gewisser Teil der Arten aus Wald- und Wiesencoenosen die austrocknenden Litorale besiedeln. Hiermit hängt der grosse Reichtum an ökologischen Formen zusammen, welche bisher vom Standpunkt ihrer Entwicklung noch wenig studiert wurden.

Vorläufig unterscheide ich folgende Untergruppen:

1. Arten aus nicht gefestigten Driftanschwemmungen, welche direkt im lockeren, an Gasen reichen Boden wurzeln. Ihr Wurzelsystem befindet sich also während des grössten Teiles der Vegetationsperiode in der limosen Phase. *Cicuta virosa* L., *Calla palustris* L., *Carex pseudocyperus* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Comarum palustre* L., *Carex elongata* L.

2. Arten aus gefestigten Sedimenten verlandeter Gewässer der Bassins. *Ranunculus lingua* L., *Rumex hydrolapathum* L., *Euphorbia palustris* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Epilobium hirsutum* L., *Naumburgia thyrsoflora* D u b y, *Lycopus europaeus* L., *Scutellaria galericulata* L., *S. hastifolia* L.,

Stachys palustris L., *Lythrum salicaria* L., *Teucrium scordium* L., *Mentha aquatica* L., *M. arvensis* L. ssp. *austriaca* Briq., *Solanum dulcamara* L., *Galium uliginosum* L., *G. palustre* L., *Sonchus paluster* L., *Chrysanthemum serotinum* L., *Senecio paludosus* L., *Iris pseudacorus* L., *Calamagrostis canescens* Roth., *Cirsium brachycephalum* Jur., *Polygonum minus* L.

Einen anderen Charakter haben die Arten: *Veronica anagallis-aquatica* L., *V. scutellata* L., *Ranunculus flammula* L., *Gratiola officinalis* L., *Cardamine parviflora* L.

Sie vertragen eine sehr lange litorale Ökophase, in welcher sie blühen, eine lange limose und verhältnismässig lange terrestrische Phase.

Juncus atratus Krok., *J. effusus* L., *J. conglomeratus* L., *J. inflexus* L. Diese Arten vertragen eine sehr lange terrestrische Phase und eine verhältnismässig kurze litorale Phase.

Die *Uliginosophyten* hängen direkt mit der grossen Artengruppe von vorübergehend überfluteten Standorten zusammen. Diese Gruppe verträgt nur eine sehr kurze litorale, eine ziemlich lange limose und eine sehr lange terrestrische Phase, in welcher der Boden ziemlich stark durchlüftet ist. Die Klassifikation dieser Gruppe wurde von Ramenskij (1938) und Fursajev (1954) durchgeführt.

Trichohyphyta

Die Arten keimen und entwickeln sich in der terrestrischen Ökophase, wenn die oberen Bodenschichten noch ziemlich feucht sind. In dieser Phase kommt es auch zum Blühen und Reifen. Die Arten vertragen eine sekundäre Überflutung. In der Hydro- und litoral Phase erhalten sich die oberirdischen Organe nur für kurze Zeit, wenn das Wasser genügend warm ist. Ist die Temperatur des Wassers niedrig, so sind sie befähigt, in diesem Milieu die ungünstige Jahreszeit (Winter, Vorfrühling) zu überdauern. Sie reagieren positiv auf eine lange limose Ökophase. Die hierher gehörigen Arten sind ökologisch stark veränderlich und können sich den verschiedensten Standorten anpassen. Phytocoenologisch sind sie am Ufer von Gewässern mit periodischen Schwankungen des Wasserstandes und langfristigem Austrocknen wichtig. Sie können sich für kurze Zeit der Hydrophase und litoral Phase anpassen, auf längere Zeit können sie nur in der terrestrischen Phase leben.

Hierher gehören folgende Arten: *Rorippa silvestris* Bess., *Potentilla anserina* L., *P. reptans* L., *Ranunculus repens* L., *Lysimachia nummularia* L. (pro parte), *Mentha pulegium* L., *Agrostis alba* L., *Carex hirta* L., *Juncus compressus* Jacq.

Zusammenfassung

1. Die ökologischen Gruppen der Biomorphen werden auf Grund ihrer Anpassungsfähigkeit an den Wasserstand unterschieden.

2. Es werden folgende neue Begriffe eingeführt: Die Ökophase als zeitweiliges Lebensmilieu, in welchem ein bestimmter ökologischer Faktor (das Wasser) eine besondere Rolle spielt. Dieser Faktor bestimmt die Anpassung der Arten im Hinblick auf das vorhergehende zeitweilige Lebensmilieu. Die Ökoetappe als ein Lebensmilieu, welches durch eine gewisse Folge von Ökophasen während einer oder mehrerer Vegetationsperioden charakterisiert wird und die Folge bestimmter Gruppen von Biomorphen in den Coenosen des Bassins oder Wassersystems beeinflusst. Der Ökozyklus als ein Lebensmilieu, in welchem die einzelnen Ökoetappen, die mehrere Vegetationsperioden lang dauern und für ein bestimmtes Bassin möglich sind, miteinander abwechseln.

3. Um den Einfluss der Schwankungen des Wasserstandes auf die einzelnen Arten der Makrophyten genauer festzustellen, werden folgende Ökophasen unterschieden: die Hydrophase, die litorale-, limose- und terrestrische Phase.

4. Diese Ökophasen stellen kritische Etappen für die Entwicklung der einzelnen Gruppen dar, wenn die Veränderungen des Milieus eine bestimmte Dauer haben und sich wiederholen. In diesem Fall können sie als qualitative Veränderungen, welche die Anpassungsfähigkeit der einzelnen Arten beeinflussen, betrachtet werden.

5. In der Diskussion werden die Beziehungen der Klassifikation der ökologischen Gruppen zu den aus der Literatur bekannten Klassifikationen angeführt und ihre Berührungspunkte und Unterschiede besprochen.

6. Auf Grund der Fähigkeit der einzelnen Gruppen, eine engere oder breitere Amplitude von Ökophasen zu überdauern, werden euryphasische, meso-phasische und stenophasische Gruppen unterschieden.

7. Weiter werden folgende Gruppen von Biomorphen besprochen: Euhydatorphyten, Hydatoaerophyten, Hydroochthophyten, Ochthohydrophyten, Euochthophyten, Tenagophyten, Pelochthophyten, Pelochthotherophyten, Uliginosophyten und Trichohygrophyten.

Bei jeder Gruppe sind ihre Charakteristika und das Verhalten der Arten in den einzelnen Ökophasen beschrieben. Die Bedeutung der einzelnen Ökophasen für die Existenz der Art wird aufgezeigt und ihre Amplitude festgestellt. Es werden die Arten, welche die einzelnen Gruppen charakterisieren, angeführt und auf Grund bestimmter Kriterien (adaptive Veränderungen in den einzelnen Ökophasen, trophische Beziehungen) Untergruppen definiert. Es wird auf die phytocoenologische Bedeutung der einzelnen Gruppen hingewiesen.

S. H e j n ý :

Příspěvek k ekologickému třídění makrofyt našich nížinných vod

Ekologické skupiny biomorf jsou rozlišovány podle jejich přizpůsobivosti k rytmice vodní hladiny.

Jsou nově zaváděny pojmy ekofáze jako dočasné životní prostředí s výrazným působením určitého ekologického činitele (vody), který usměrňuje přizpůsobení druhu vzhledem k předešlému dočasnému prostředí. Ekoetapa jako životní prostředí s převládáním určitého rytmu ekofází během vegetační doby nebo více vegetačních dob, jež ovlivnila střídání určitých skupin biomorf a posléze je usměrnila. Ekocyklus jako životní prostředí s vystřídáním jednotlivých ekoetap trvající po dobu většího počtu vegetačních dob, které jsou pro danou nádrž možné.

Pro přesnější zjištění, jak působí na jednotlivé druhy makrofyt stupeň kolísání hladiny vodního sloupce byly stanoveny ekofáze: hydrofáze, litorální, limosní a terrestrální ekofáze a podána jejich charakteristika. Tyto ekofáze jsou pro vývoj jednotlivých skupin biomorf kritickými etapami, jestliže v prostředí nastávají opětovaně a mají určité trvání. Pak je možno posuzovat je jako změny kvalitativní, působící na adaptivní změny jednotlivých druhů.

V diskusi jsou probírány vztahy autorovy klasifikace k jiným klasifikacím v literatuře, jejich styčné a odlišné body.

Podle schopnosti skupin druhů přetrvávat ve větším či menším počtu ekofází, byla rozlišena řada skupin euryfázní, mesofázní a stenofázní.

V textu jsou dále probírány jednotlivé skupiny. U každé je popsána celková charakteristika a chování jednotlivých druhů v průběhu ekofází. Je poukázáno na význam jednotlivých ekofází pro život druhů a stanoveno rozpětí ekofází. Dále jsou uvedeny druhy, jež skupinu charakterisují, které

jsou dále členěny podle zvolených kritérií (adaptivní změny v jednotlivých ekofázích, vztahy k trofismu). Dále je u každé skupiny uveden jejich fyto-
cenotický význam.

Došlo: 3. X. 1956.

Adresa autora: Dr S. Hejný, Geobotanická laboratoř ČSAV, Průhonice.

Schriftenverzeichnis

- Akimov, M. P. (1954): Ponjatije žiznnoj formy i jeho ispolzovanie v ekologičeskich issledovanijach. Tretja ekologičeskaja konferencija. Tezisy dokladov II : 3—5, Kijev.
- Bogdanovskaja-Gijenef, I. D. (1947): O proischoždenii flory borealnych bolto Evrazii. Mat. po issled. flory i rastitelnosti SSSR, II : 425—468.
- Cinzerling, J. D. (1938): Rastitelnost bolot. Sbornik Rastitelnost SSSR I : 335—428, Moskva.
- Du Rietz, G. (1923): Der Kern der Art- und Assoziationsprobleme. Bot. Notiser 235—256.
- Du Rietz, G. (1931): Life forms of terrestrial flowering plants. Acta Phytogeogr. Suecica.
- Du Rietz, G., Hannerz, A. G., Lohammar, G. etc. (1939): Zur Kenntniss der Vegetation des Sees Takern. Acta Phytogeogr. Suecica 12.
- Fursajev, A. D. (1954): Rastitelnost' iskusstvennyh limanov Zavolž'ja, voprosy jeho formirovanija i izučeniya. Sbornik Voprosy ulučeniya kormovoj basy etc., AN SSSR, 314—320.
- Fursajev, A. D.-Chvalina, N. J. (1941): Materialy po ekologii flory pojm rek. Učenyje zapiski Saratovsk. gos. univ. XV, vyp. 7.
- Iljin, M. M. (1947): Flory litoralej i pustyn' v ich vzajmosvjazach. Sov. bot. XV, 5 : 249—267.
- Iversen, J. (1936): Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. Diss. Kopenhagen 1—224.
- Keller, B. A. (1933): Ob izučenií žiznnyh form pri geobotaničeskich issledovanijach. Sov. botanika 2.
- Keller, B. A. (1938): Glavnje typy rastitelnosti SSSR. Sbornik Rastitelnost' SSSR, I : 133—181, AN SSSR.
- Kul'tiasov, M. V. (1950): Problema stanovlenija žiznnyh form u rastenij. Sbornik Problemy botaniki I : 250—263, AN SSSR.
- Luther, H. (1949): Vorschlag zu einer ökologischen Grundeinteilung der Hydrophyten. Acta Bot. Fenn. 44 : 1—15.
- Luther, H. (1951): Verbreitung und Ökologie der höheren Wasserpflanzen im Brackwasser der Ekenäsgegend in Südfinnland, I.—II. Acta Bot. Fenn. 49 : 1—232, 50 : 1—370.
- Naumann, E. (1920): Nagra synpunktaer angående de limniska avlagringains terminologi. Sver. Geol. Undersökn. Arsbok 14.
- Naumann, E. (1928): Die eulimnische Zonation. Einige terminologische Bemerkungen. Archiv f. Hydrobiologie XIX.
- Naumann, E. (1931): Limnologische Terminologie. Abderhalden. Handbuch der biol. Arbeitsmethoden IX : 8 : 1—476.
- P'oplavskaja, G. I. (1948): Ekologija rastenij. Sov. nauka 1—295, Moskva.
- Ramenskij, L. G. (1938): Vvedenije v kompleksnoje počvenno-geobotaničeskoje issledovanije zemel. Selchozgis, Moskva.
- Serebrjakov, I. G. (1955): Osnovnye napravlenija evolucii žiznnyh form u pokrytosemennyh rastenij. Bjull. Mosk. obščestva ispyt. prirody, otdel. biol., LX, 3.
- Sernander, R. (1912): Studier öfter lafvarnes biologi, I. Nitrofila lafvar. Svensk. Bot. Tidsskr., Bd. 6.
- Scharfetter, R. (1953): Biographie von Pflanzensippen, 437—485, Wien, Springer Verlag.
- Schimper u. Faber, F. C. v. (1935): Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. G. Fischer, Jena.
- Šachov, A. A. (1952): O tipach razvitija rastenij v processe istoričeskogo prisposobljenija k zasušlivym uslovijam. Rastenie i sreda III : 31—90.
- Šennikov, A. P. (1938): Lugovaja rastitelnost' SSSR. Sbornik Rastitelnost' SSSR I : 4—9—477, AN SSSR.
- Šennikov, A. P. (1953): Ekologie rostlin. Přírodověd. vydavatelství, Praha.
- Tarakanov, K. N. (1950): Ekologičeskije etapy razvitija i typy prisposobljenija nekotoryh vidov rastenij. Rastenje i sreda II : 48—75, AN SSSR.
- Thunmark, S. (1931): Die höhere Vegetation des Sees Fiolen. Acta Phytogeogr. Suecica 2 : 1—198.
- Vaarama, A. (1938): Wasservegetationsstudien am Grosse See Kallavesi. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo, 13, 1 : 1—318.