

Slavomil Hejný :

Über die Bedeutung der Schwankungen des Wasserspiegels für die Charakteristik der Makrophytengesellschaften in den mitteleuropäischen Gewässern

Bei der Beurteilung der Makrophytengesellschaften und ihrer Funktion in den Gewässern ergeben sich folgende Hauptprobleme:

1. In den Gewässern wird die Entwicklung der Makrophytengesellschaften durch die Bewegungen des Wasserspiegels in bestimmten Zeitintervallen beeinflusst. An diese Bewegungen haben sich viele Makrophyten angepasst, während das Leben anderer nur an einen bestimmten Rhythmus der Bewegungen des Wasserspiegels gebunden ist.

Das Verständnis bestimmter Gesetzmässigkeiten dieses Rhythmus des Wasserspiegels stellt eine der wichtigsten Grundlagen für das Verständnis der Struktur und der Funktion der Pflanzengesellschaften der mitteleuropäischen Gewässer dar. Ihr Studium ermöglicht es, eine gewisse Ungleichmässigkeit des Umfanges bestimmter Einheiten zu erklären, die besonders im Unterschied zwischen stabilen und labilen Gesellschaften zum Ausdruck kommt.

2. Das Schwanken des Wasserspiegels in bestimmten Typen von Gewässern ermöglicht eine bestimmte Folge in der Entwicklung der ökologischen Gruppen der Makrophyten, ihre periodische Veränderlichkeit, ihre Neubildung und ihr Ausklingen innerhalb verhältnismässig kurzer Zeitabschnitte. Die Schwankungen des Wasserspiegels, welche zu einer periodischen Entblössung des Bodens führen, stört eine langfristige Akkumulation von Pflanzenmaterial oder macht sie unmöglich. Dort, wo die periodischen Bewegungen des Wasserspiegels fehlen oder nur schwach sind, übt die Akkumulation von Pflanzenmaterial einen grossen Einfluss auf die Entwicklung der Makrophytengesellschaften aus.

Der Akkumulationsprozess trägt zweifachen Charakter:

a) Das Pflanzenmaterial sedimentiert als Bodensubstrat, kann also von bestimmten ökologischen Gruppen voll ausgenützt werden. Diese besiedeln das Substrat, tragen zu seiner Festigung bei und bewirken die allmähliche Ausbildung stabilisierender Gesellschaften. Dies geschieht in Form von auto- oder allochthonem Material, das an der inneren Seite stabiler Gesellschaften der Verbände *Phragmiton* und *Magnocaricion* sedimentiert. Hierher gehören die Schwingwiesen, die von den Gesellschaften des Verbandes *Cicution virosae* (provisorisch) besiedelt werden.

b) Das Pflanzenmaterial sedimentiert während des maximalen Wasserstandes einmalig oder in bestimmten Intervallen an der Grenze zwischen Wasser und trockenem Boden und besitzt teilweise Störungscharakter. Hierher gehören die Tangwälle (Drifte), welche besonders von den Gesellschaften des Verbandes *Agropyro-Rumicion crispi* besiedelt werden.

3. Fügt man zum Prozess des Schwankens des Wasserspiegels einerseits und zum Akkumulationsprozess andererseits, die in unseren Gewässern die Entwicklung der Makrophytengesellschaften ermöglichen und in grossem

Masse die Ungleichwertigkeit derselben bestimmen, noch die wichtigsten biotischen Faktoren hinzu, so kann man in groben Zügen auch feinere Unterschiede zwischen den Gesellschaften interpretieren. Nur auf diese Weise kann eine einseitige Bewertung ausgeschlossen werden. Eine solche einseitige Bewertung der Makrophytengesellschaften wird oft dadurch verursacht, dass den wichtigsten ökologischen Faktoren bei der ziemlich grossen floristischen Armut dieser Zönosen nicht genügende Wichtigkeit beigemessen wird.

In diesem Beitrag werde ich mich auf die sub 1) angeführte Problematik beschränken.

Eine charakteristische Besonderheit der Inundationsbassins und Teichsysteme ist das Schwanken des Wasserspiegels. Dasselbe bedingt:

- a) Die besondere Anpassung der Makrophyten an den Rhythmus dieser Schwankungen.
- b) Die Eigentümlichkeiten der Makrophytengesellschaften und die allmählichen Veränderungen ihrer Struktur.

Ich habe versucht, den Charakter der Anpassung der Makrophyten an den Rhythmus des Wasserspiegels durch die Konzeption der ökologischen Gruppen der Makrophyten in Beziehung zum Wasserniveau auszudrücken (HEJNÝ, 1957, 1960). Ein weiterer angeführter Begriff ist die Ökoetappe. Dieselbe stellt ein Lebensmilieu vor, welches durch eine gewisse Folge von Ökophasen während einer Vegetationsperiode charakterisiert wird und die Folge bestimmter Gruppen von Lebensformen in den Zönosen des Bassins oder Wassersystems beeinflusst.

Der Ökozyklus ist ein dauerndes Lebensmilieu, in welchem die einzelnen Ökoetappen, die mehrere Vegetationsperioden lang dauern und für ein bestimmtes Bassin möglich sind, miteinander abwechseln. Die Begriffe Ökoetappe und Ökozyklus werden zur genaueren Unterscheidung der Struktur und Funktion der Makrophytenzönosen in den einzelnen Gewässertypen gebraucht. Bei der Bewegung des Wasserspiegels können die einzelnen Ökophasen in der Ökoetappe folgendermassen aufeinanderfolgen:

I. Ökoetappen mit ausgeglichenem Niveau des Wasserspiegels (hydro-litorale Folge)

Hydrophase oder Hydrophase → litorale Phase oder litorale Phase → Hydrophase. In solchen Ökoetappen kommt es zur Stabilisierung der Pflanzengesellschaften im Sublitoral und Eulitoral, besonders wenn ihre Frequenz im Ökozyklus hoch ist. An den Standorten kommt es unter diesen Bedingungen zu keinen grösseren Schwankungen der Zönosen, der Charakter der Assoziationen und deren Struktur verändert sich nicht.

II. Ökoetappen mit deutlicher Tendenz zum Sinken des Wasserspiegels (limoso-terrestrische Folge)

(Hydrophase) → litorale Phase → limose Phase → terrestrische Phase. In einer solchen Ökoetappe kommt es zu deutlichen teilweisen Schwankungen in den Makrophytengesellschaften des Sublitorals und Eulitorals und oft zu einer sehr raschen Entwicklung neuer Gesellschaften, welche die stabilisierenden Ökoetappen im Zustand der Anabiose überdauerten.

III. Ökoetappen mit deutlicher Tendenz zum Steigen des Wasserspiegels (terrestrisch-litorale Folge)

(terrestrische Phase) → limose Phase → litorale Phase → (Hydrophase). In einer solchen Ökoetappe, die meistens auf die vorhergehende folgt, werden bestimmte Gesellschaften stark beschädigt und gleichzeitig kommt es zur Entwicklung neuer Zönosen. Die Struktur der Zönosen ändert sich vor allem in dieser Ökoetappe stark.

IV. Ökoetappen mit entgegengesetzter Folge der Ökophasen (Sinken des Wasserspiegels und darauf folgender Anstieg desselben)

Hydrophase → litorale Phase → limose Phase → terrestrische Phase → limose Phase → litorale Phase.

In dieser Ökoetappe, die sich durch eine grosse Anzahl von Ökophasen auszeichnet, welche in verhältnismässig kurzen Intervallen aufeinanderfolgen, kommt es nur zu einer teilweisen Entwicklung der Gesellschaften, wie dies an Hand eines Beispielles im weiteren gezeigt werden kann.

Eine bestimmte Pflanzengesellschaft an einem bestimmten Standort des Sublitorals, das Tempo ihrer Entwicklung, ihre Stabilisierung oder Destruktion wird also durch eine bestimmte Folge von Ökophasen in der Ökoetappe beeinflusst. Je geringer die Schwankungen in einer Ökoetappe sind, umso ausgeglichener bleiben die Gesellschaften und umgekehrt.

Es ist natürlich klar, dass weder die Ökophasen allein noch auch eine einzelne Ökoetappe den Charakter der Gesellschaften unmittelbar bestimmen kann. Es muss auch der Zeitfaktor in Betracht gezogen werden, welcher die Folge der Ökoetappen bestimmt. Erst die Folge der angeführten Ökoetappen, d. h. ihre Gradation, oder ihr rasches oder langsames Abwechseln bestimmt die ganze Dynamik der Makrophytenbestände im Bassin, eine Stabilisierung bestimmter Gesellschaften, die Länge ihrer Existenz, oder das Auftreten labiler, ephemerer Komponenten.

Um eine Vorstellung von der Funktion der Ökophasen im Laufe eines längeren Zeitabschnittes, wie ihn die Ökoetappe und der Ökozyklus darstellen, zu ermöglichen, muss man von der Typisierung der Ökozyklen unter Verwendung eines bestimmten limitierenden Momentes ausgehen. Als limitierendes Moment zur Bestimmung der stabilen und verhältnismässig labilen Glieder der Phytozönosen betrachte ich die kritischen Ökoetappen: mit limoso-terrestrischer Folge und die Ökoetappe mit terrestrisch-litoraler Folge.

Das Auftreten beider angeführter Ökoetappen nacheinander stellt den limitierenden Faktor dar, welcher den Beginn des Ökozyklus bestimmt.

Und nun einige konkrete Beispiele für die Folge der Ökophasen in den Ökoetappen. Ein Beispiel für die kritischen Ökoetappen:

Aufnahme Nr. 1.

Teich Švarcenberk bei Protivín

15. 8. 1947

27. 5. 1948

<i>Dichostylis</i>		
<i>micheliana</i>	8—9	
<i>Eleocharis ovata</i>	5	
<i>Csrex cyperoides</i>	4—5	
<i>Pycnus fuscus</i>	3—4	
<i>Gnaphalium</i>		
<i>uliginosum</i>	1	
<i>Plantago pauciflora</i>	+	
<i>Rumex maritimus</i>	4—5	
<i>Ranunculus sceleratus</i>	2	
<i>Chenopodium rubrum</i>	1	
<i>Polygonum nodosum</i>	3	
<i>Polygonum persicaria</i>	1—2	
<i>Polygonum</i>		
<i>hydropiper</i>	1	
<i>Bidens radiatus</i>	+	
<i>Bidens tripartitus</i>	+	
<i>Potentilla supina</i>	3	
<i>Alopecurus aequalis</i>	4	
		<i>Alopecurus aequalis</i> 6—7

<i>Limosella aquatica</i>	3		
<i>Juncus articulatus</i>	+		
<i>Scirpus radicans</i>	3	<i>Scirpus radicans</i>	5
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	+	<i>Alisma plantago-aquatica</i>	7
<i>Oenanthe aquatica</i>	1	<i>Oenanthe aquatica</i>	2—3
<i>Glyceria fluitans</i>	2	<i>Glyceria fluitans</i>	5—6
<i>Glyceria aquatica</i>	+	<i>Glyceria aquatica</i>	6
<i>Salix caprea</i>	+	<i>Typha latifolia</i>	3—4
<i>Ranunculus repens</i>	1	<i>Typha angustifolia</i>	2
		<i>Acorus calamus</i>	+
		<i>Anacharis canadensis</i>	2
		<i>Potamogeton crispus</i>	4

In den Ökoetappen mit hydro-litoraler Folge war in den Jahren 1940—1946 im Teiche Švarcenberk bei Protivín (Südböhmen) die Gesellschaft *Potametum crispus-pusilli* bei Vorherrschen von *Anacharis canadensis* entwickelt. Im Jahre 1947 wurde das Wasser abgeleitet und der Teich gesommert. Die Aufnahme (Ass. *Carex cyperoides-Eleocharis ovata* KLIKA 1935) bezieht sich auf einen Standort, wo der Wasserspiegel allmählich sank und wo die limose und terrestrische Ökophase langfristig war. Dies ermöglichte die verhältnismässig gleichmässige Entwicklung der *Pelochtophyten* (*Nanocyperion flavescentis*) und *Pelochtotherophyten* (*Bidention tripartiti*), welche eine für Teiche oft charakteristische zweischichtige Gesellschaft bildeten. In der Gesellschaft waren ausserdem *Tenagophyten* (*Litorellion uniflorae*), *Hydroochtophyten* (*Oenanthion aquaticae*), sowie je ein *Ochthohydrophyt* (*Phragmition communis*) vertreten. Diese Gruppen beteiligten sich jedoch nicht auffallend an der synusialen Zusammensetzung der Gesellschaft. Die *Tenagophyten* entwickelten sich in der angeführten Ökoetappe, denn in der vorhergehenden konnten sie sich wegen der dichten Bestände mit *Anacharis canadensis* nicht behaupten.

An dieser Stelle sei noch bemerkt, dass das Auftreten von *Dichostylis micheliana* (L) NEES einigermaßen an die Assoziation *Dichostylo-Gnaphalietum uliginosi* (HORVATÍČ 1931) Soó et TIMAR 1947 erinnert, die in der ČSSR erst in den pannonischen Niederungen zu voller Entwicklung kommt, vor allem in der Südslowakei, während sie in Böhmen in der Elbeniederung ausklingt. *Dichostylis micheliana* trat im angeführten Jahre am Grund des gesommerten Teiches in solchen Mengen auf, dass sie eine der Hauptkomponenten des Heues bildete und von den Bauern verfüttert wurde (Im Jahre 1947 herrschte grosse Trockenheit und daher Mangel an den normalen Futterpflanzen).

Im nächsten Jahre nach dem Ansteigen des Wasserspiegels verschwanden die *Pelochtophyten* vollständig. Sie bleiben im Teich im Zustand der Anabiose bis zur folgenden kritischen limosoterrestrischen Ökoetappe, die noch nicht eingetreten ist. Es entsteht eine Gesellschaft, die ich als *Glyceria fluitans-Oenanthe aquatica* — Ass. beschrieben habe (HEJNÝ, 1948). Dieselbe besteht aus Synusialgliedern der *Hydroochtophyten*, die den Kern der Gesellschaft bilden, von den *Tenagophyten* ist die Art *Alopecurus aequalis* vertreten, ausserdem treten *Ochthohydrophyten* und *Eukhydatophyten* auf. Was geschieht mit diesem Bestand in der weiteren Ökoetappe mit hydro-litoraler Folge? *Alopecurus aequalis* schwindet und ebenso die Röhrcharten ausser *Glyceria aquatica*. Im Laufe von 1—2 hydro-litoralen Ökoetappen bleibt der eigentliche Kern der Gesellschaft des Verbandes *Oenanthion aquaticae* bestehen, wobei sich allmählich die Assoziation *Potametum crispus-pusilli* entwickelt. In welcher Richtung können sich die Gesellschaften beim Eintritt der angeführten kritischen Ökoetappen in Teichen weiter entwickeln?

Dauert die limose Ökophase genügend lange, was oft durch das Substrat bedingt wird (Sapropelböden mit tonigem Grund oder Tonboden), so entsteht eine dreischichtige Gesellschaft, in der folgende Gruppen vertreten sind: *Tenagophyten* (*Litorellion* — z. B. *Eleocharis acicularis*), *Pelochtophyten* (*Nanocyperion* — z. B. *Eleocharis ovata-Carex cyperoides*), *Pelochtotherophyten* (*Bidention* — z. B. *Polygonum nodosum-Bidens tripartitus*). Ist die terrestrische Ökophase kurz, so entwickeln sich die Komponenten des *Bidention*-Verbandes nicht vollständig.

Die kaum 3 Monate dauernde Existenz der angeführten Gesellschaften ermöglicht also ihre volle Entwicklung im Rahmen einer einzigen Zönose mit deutlicher Differenzierung der Synusialschichten. Deshalb muss auch bei der

Bewertung dieser ephemerer Assoziationen der Charakter der Ökophasen in der Ökoetappe in Betracht gezogen werden. Dies ermöglicht eine genauere Einreihung der Zönose in das System. Ohne Berücksichtigung dieser Merkmale läuft man leicht Gefahr, die Mosaikgesellschaften formal zu beurteilen und die Arten der einzelnen Verbände, Ordnungen usw. zu vermengen. Bei der Bewertung „reiner“ Aufnahmen können dann solche Gesellschaften ganz aus der synthetischen Tabelle verschwinden und man erhält ein ungenaues Bild von der Entwicklungsdynamik dieser Bestände, die auf Teichböden in den angeführten Formen gesetzmässig auftreten.

Bei einer kurzen litoralen und langen limosen Ökophase können sich z. B. die meisten Vertreter der *Tenagophyten* (*Litorellion*) nicht behaupten, hingegen ist aber *Eleocharis acicularis* physiognomisch auffallend, so dass das Ergebnis die Gesellschaft *Carex cyperoides-Eleocharis ovata* ist, in der aber *Eleocharis acicularis* auffallend stark vertreten ist. Dauert aber die litorale Ökophase länger, so können sich z. B. *Elatine hydropiper* und *Peplis portula* voll entwickeln. Wenn die Bestände durch eine einzige Aufnahme festgehalten werden, so wird im Grunde immer der Bestand in der gegebenen Ökophase festgehalten, also statisch, was leicht zu falschen Schlüssen führen kann, wenn man die Folge der einzelnen Ökophasen am Standort nicht kennt. Dient doch die Klassifizierung immer nur als Hilfsmittel zum Festhalten der grossen Mannigfaltigkeit von Prozessen in den einzelnen Beständen. Je kurzfristiger oder labiler dieselben sind, umso notwendiger ist es, die Ursachen zu suchen, die zu ihrer Entwicklung führen.

Die limoso-terrestrische Ökoetappe in Teichen kann als gutes Modellbeispiel betrachtet werden, und zwar deshalb, weil beim Entblößen des Teiches das Substrat unverändert bleibt und das Fallen des Wasserspiegels den Hauptfaktor bildet. Es geht also hier um einen für die gegebene Ökoetappe irreversiblen Prozess. Vom seltenen Fall einer Reversibilität soll noch später gesprochen werden.

Viel komplizierter sind die Verhältnisse an Flussufern, wo es sowohl bei Flüssen vom alpinen als auch vom karpathischen Typ zu verhältnismässig kurzfristigen Oscillationen der Ökophasen kommt oder kommen kann, d. h. zu kurzen Intervallen zwischen den litoralen und limosen Ökophasen. Gleichzeitig können hier auch markante Veränderungen der physikalischen Bodenbedingungen eintreten (verschiedenes sedimentiertes Substrat). Deshalb treten hier in einer Zönose nicht nur die schon angeführten ökologischen Gruppen der Teiche auf, z. B. *Pelochtophyten* (*Dichostyli-Gnaphalietum uliginosio-Nanocyperion*), *Pelochtotherophyten* (*Polygono Brittingeri-Chenopodietum rubri* LOHMEYER 1950 aus dem Verbände *Chenopodion fluviatile*) und *Tenagophyten* *Eleochari-Schoenoplectetum supini* Soó et UBRIZSY 1948), sondern ausserdem sind auch die Arten des Verbandes *Agropyro-Rumicion crispi* stetig vertreten. Meiner Meinung nach genügt es in solchen Fällen nicht, nur das Auftreten der charakteristischen Artenkombinationen zu bewerten, sondern gleichzeitig muss das Auftreten der einzelnen Arten der Verbände (der ökologischen Gruppen) und die Verhältnisse ihrer Dominanz berücksichtigt werden, damit der Entwicklungszustand eines gegebenen Bestandes verlässlich bestimmt werden kann.

Wenn aber die Dauer der litoralen, limosen und terrestrischen Ökophase nicht ungefähr gleich lang ist, d. h. wenn der Wasserspiegel des Teiches langsam sinkt, kommt es zu einer allmählichen Mikrogürtelung der Bestände, wo das Auftreten der einzelnen ökologischen Gruppen mit zeitlicher Verspätung und Verspätung der Ökophasen eintritt. In einem solchen Falle kommt es in einer Zönose nicht zur Konzentration der Synusialkomponenten in verschiedenen Schichten, sondern es entstehen meistens ein- (zwei) schichtige Bestände, wo

die einzelnen Arten als Dominanten abwechseln. Zum Verständnis der Entwicklung der Gesellschaften ist es dann notwendig, die Dauer des Bestehens der Litoralgrenze für die einzelnen Gürtel festzustellen.

Aufnahme Nr. 2.

Teich Kohoutovský bei Vodňany (Südböhmen)

18. 5. 1961		15. 7. 1961	
<i>Alopecurus aequalis</i>	5—6	<i>Alopecurus aequalis</i>	5
<i>Eleocharis acicularis</i>	6	<i>Eleocharis acicularis</i>	5
<i>Callitriche verna</i>	2—3	<i>Callitriche verna</i>	2
<i>Carex cyperoides</i>	+		
<i>Eleocharis ovata</i>	1		
<i>Gnaphalium uliginosum</i>	3		
<i>Rorippa islandica</i>	3		
<i>Polygonum persicaria</i>	3		
<i>Rumex maritimus</i>	2		
<i>Oenanthe aquatica</i>	1	<i>Oenanthe aquatica</i>	3
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	2	<i>Alisma plantago-aquatica</i>	2
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	1	<i>Sagittaria sagittifolia</i>	1
<i>Sparganium simplex</i>	2	<i>Sparganium simplex</i>	2
<i>Glyceria fluitans</i>	2	<i>Glyceria fluitans</i>	4
<i>Schoenoplectus lacustris</i>	3	<i>Schoenoplectus lacustris</i>	3
<i>Glyceria aquatica</i>	2	<i>Glyceria aquatica</i>	4
<i>Carex gracilis</i>	3	<i>Carex gracilis</i>	1
<i>Carex vesicaria</i>	4	<i>Carex vesicaria</i>	4
<i>Lythrum salicaria</i>	+	<i>Lythrum salicaria</i>	+
<i>Batrachium aquatile</i>	1	<i>Batrachium aquatile</i>	1
<i>Riccia fluitans</i>	5	<i>Riccia fluitans</i>	6

In dem weiteren angeführten Bestand (Ökoetappen mit entgegengesetzter Folge der Ökophasen) sank der Wasserspiegel und in der Folge der Ökophasen kam es zu einer sehr kurzfristigen terrestrischen Phase, worauf der Wasserspiegel im Laufe einer einzigen Ökoetappe wieder anstieg. So ein Fall ist in Teichen verhältnismässig selten und tritt nur dann ein, wenn starke Regengüsse um die Sommende das Ansteigen des Wasserspiegels in den Teichen hervorrufen.

Die *Pelochtophyten* und *Pelochtotherophyten* konnten sich also nicht voll entwickeln und wurden vernichtet. Dadurch wurde auch ihr Samenvorrat im Teich etwas beschränkt. Zwischen den *Tenagophyten* und *Hydroochtophyten* trat ein gewisses Gleichgewicht ein. Aus dem angeführten Beispiel geht auch hervor, dass für den Entwicklungsimpuls der Gesellschaften des Verbandes *Oenanthion aquaticae* ein verhältnismässig kurzfristiger limoso-terrestrischer Rhythmus genügt.

Beim raschen Ansteigen des Wasserspiegels werden die *Tenagophyten*, die hauptsächlich in der limoso-terrestrischen Ökophase lebten, vom Substrat abgerissen und die angeführten Arten existieren dann in Form von „Pleustonten“ an der Wasseroberfläche weiter. Werden sie vom Wind an windstille Uferstellen verweht, so bilden sie schwimmende Driften.

Und nun zur näheren Gliederung der Ökozyklen. Je nach der Dauer eines bestimmten Ökozyklus, d. h. des Zeitabschnittes, in welchem die angeführten Ökoetappen aufeinander folgen, kann man folgende Ökozyklen unterscheiden:

1. Ökozyklen ohne Ökoetappen mit limoso-terrestrischer Folge

Sie charakterisieren Seen und tiefere Altwasserbetten der Inundationen und manche Weiher. Die submersen Böden werden nicht entblösst und der Rhythmus der Ökophasen bewegt sich im (unteren) Sublitoral zwischen der Hydrophase und der litoralen Ökophase. Es kommt hier also zu einer allmählichen Stabilisierung der Bedingungen für die Entwicklung der Gesellschaften der Verbände *Eupotamion*, *Nymphaeion*, *Phragmition* und *Magnocaricion*. Gleichzeitig mit der Stabilisierung kommt es zur allmählichen Verlandung.

Die Veränderung der Ökozyklen, welche bei den Seen sehr langfristig ist, wird vom Tempo der Verlandung bestimmt, welches gleichzeitig auch den Charakter der Gesellschaften bestimmt. Aus den ursprünglich einfacheren Zönosen entstehen im Prozess der Verlandung strukturell kompliziertere Komplexe. Hier kommt es also zu einem Akkumulationsprozess, der bei der Gesamtbilanz und Veränderung der Makrophytengesellschaften die wichtigste Rolle spielt.

Das wichtigste Kennzeichen der Gesellschaften bei der allmählichen Verlandung ist die Stabilisierung der *Hydroochtophyten* und die allmähliche Gradation der Gesellschaften der Verbände *Phragmition* und *Magnocaricion*. Es entwickeln sich also kompliziertere zönotische Strukturen, an denen sich vorübergehend die Vertreter nicht gefestigter Böden (*Cicution virosae*) beteiligen, langfristiger die eigentlichen *Uliginosophyten*. Der Verlandungsprozess führt also zu einer Gradation und zur Entwicklung von Gesellschaften von stärkerer Artensättigung, also von breitem Umfang, die den Ausgangspunkt der ersten klassischen Arbeiten bildeten, welche sich mit der Klassifikation der Makrophytengesellschaften befassten.

Bis zu einem gewissen Grad können hierher auch die Kammerteiche eingereiht werden, aus denen das Wasser nur für kurze Zeit im Vorfrühling abgeleitet wird, so dass bei ihnen der Prozess der Akkumulation und Verlandung im Grund nicht gestört wird.

2. Ökozyklen mit langfristigem Intervall der kritischen Ökoetappen (länger als ein Jahrzehnt)

Dieselben charakterisieren Teiche mit langfristigem Zyklus der Sommerung (die Zeit, in welcher das Wasser im Herbst abgeleitet wird, fasse ich nicht als kritisches Intervall auf, wenn nicht eine längere Winterung auf sie folgt). Da es zur Entblössung der submersen Böden nur in relativ längeren Zeitintervallen kommt, die länger als ein Jahrzehnt dauern, kommt es im Ökozyklus nur zu einer sehr kurzfristigen Existenz der *Pelochtophyten*, *Pelochthotherophyten* und *Hydroochtophyten*. Schon die Existenz kritischer Ökoetappen stört bis zu einem gewissen Grade den Akkumulationsprozess und verlangsamt also die Verlandung. Man kann sagen, dass es eher zu einem „Gleichgewicht der Kräfte“ zwischen der Entwicklung der Gesellschaften kommt, die aus *Hydatophyten*- und *Ochtophyten*-Komponenten gebildet werden. Es ist auch verständlich, dass dies in einer gewissen Abschwächung der komplizierteren Struktur der Gesellschaften des Verbandes *Phragmition* und *Magnocaricion* zum Ausdruck kommt, in der die *Uliginosophyten* etwas weniger zur Geltung kommen.

3. Ökozyklen mit einem kürzer als ein Jahrzehnt dauernden Intervall der kritischen Etappen

Sie charakterisieren Himmelteiche und Altwässer vom Übergangstyp. Die kritischen Ökoetappen treten in ungefähr ein Jahrzehnt dauernden Intervallen auf. Deshalb kommt es im Ökozyklus noch zu einer kurzfristigen Existenz von *Pelochtophyten* und *Pelochtotherophyten* und zu einer regelmässigen Existenz von *Hydroochtophyten* und *Tenagophyten*.

Das Auftreten der kritischen Ökoetappen in den angeführten Zeitintervallen stört den Akkumulationsprozess und daher auch die grössere Stabilisierung der Gesellschaften. Die *Ochtohydrophyten* (*Phragmition*) treten in einfacheren Zönosen auf, in denen eine bestimmte Dominanzart vorherrscht. Die Phytozönosen sind sehr artenarm, das Vorkommen der *Uliginosophyten* ist stark beschränkt. Beim Eintritt der limoso-terrestrischen Ökoetappe treten in der Struktur der *Phragmition*-Gesellschaften regelmässig Synusien von *Pelochtophyten* und *Pelochtotherophyten* in Erscheinung.

Auch in den *Hydatophyten*-Gesellschaften kommt es zu bestimmten Veränderungen, besonders macht sich eine bestimmte „Auflockerung“ der Arten bemerkbar, das heisst, ein regelmässigeres Auftreten labiler Komponenten, welche vor allem vor oder nach den kritischen Ökoetappen erscheinen (besonders Fragmente der Ass. *Parvopotameto-Zanichellietum*).

In den Phytozönosen kommt es also zu einer Vereinfachung der ökologischen Gruppen, zu einer bestimmten Divergenz der Zönosen in die einzelnen Strukturteile der Synusialgruppen oder es konzentrieren sich die verschiedenen Synusialgruppen in einer Zönoze vorübergehend, wobei innerhalb eines kurzen Zeitabschnittes bestimmte Gruppen schwinden und andere erscheinen.

4. Ökozyklen mit sehr kurzfristigem Intervall der kritischen Ökoetappen

Von den Teichen werden durch dieselben Vorstreckteiche und Brutteiche charakterisiert, ausserdem periodische Gewässer und Reisfelder. Wegen der hohen Frequenz kritischer Ökoetappen, die im Laufe von cca 1—3 Jahren erscheinen, treten hier regelmässig *Pelochtophyten* und *Pelochtotherophyten* auf, ebenso *Hydroochtophyten*. Die Tatsache, dass sich die angeführten Gruppen für kurze Zeit im Zustand der Anabiose befinden, beeinflusst auch deutlich ihren Artenreichtum. In diesem Ökozyklus unterliegen die Zönosen des Verbandes *Phragmition* bereits der Destruktion und gleichzeitig treten ephemere die sehr labilen Zönosen des Verbandes *Eupotamion* auf. Die Labilität der Pflanzengesellschaften trägt hier, je nach dem Typ der Gewässer, bis zu einem gewissen Grade einen konstanteren Charakter. Während die Untersuchung der einzelnen Ökoetappen ein besseres Verständnis bestimmter Strukturen der Phytozönosen, ihrer Dynamik und eine Präzisierung der Klassifikationskriterien ermöglicht, gestattet die Untersuchung der Folge der einzelnen Ökoetappen folgendes:

1. Die Typisierung der Gewässer vom Standpunkt der Gesamtheit der Makrophytengesellschaften vom Sublitoral bis zum Eulitoral.

2. Das Verständnis der Breite der einzelnen Makrophytenassoziationen, welche in verschiedenen Gewässertypen unterschiedlich sein kann. So können für die einzelnen Gewässertypen die Assoziationsgruppen (oder Assoziationsformen) und ihre einzelnen Entwicklungsstadien von den Initialen bis zu den Degradationsstadien bestimmt werden. Eine solche Auffassung ermöglicht auch die Bewertung des Einflusses der einzelnen biotischen Faktoren mit Rücksicht auf die Reaktion der ökologischen Gruppen auf solche Eingriffe. Meiner Ansicht nach gestattet eine solche Auffassung, die Funktion der ökologischen Faktoren besser zu berücksichtigen, wobei grundsätzliche Kriterien des floristischen Prinzips bei der Klassifikation der Makrophytengesellschaften aufrechterhalten bleiben. Die angeführte Methode hat sich besonders bei meiner Arbeit

in Teichen bewährt, denn die wirtschaftlich verschiedene Verwendung eines Teiches (Hauptteich, Kammerteich, Himmelteich, Vorstreckteich, Brutteich) kommt deutlich in der Gesamtstruktur der Makrophytenzönosen zum Ausdrucke.

Botanický ústav ČSAV Průhonice u Prahy

Literatur

- HEJNÝ S. (1957): Ein Beitrag zur ökologischen Gliederung der Makrophyten in den Niedergewässern der Tschechoslowakei. — *Preslia*, 29 (4) : 349—368.
- (1960): Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in den slowakischen Tiefebene, — Bratislava, Vydavateľstvo SAV.
- HORVATÍČ S. (1931): Die verbreitetsten Pflanzengesellschaften der Wasser- und Ufervegetation in Kroatien und Slavonien. — *Acta Bot. Inst. Bot. Univ. Zagreb*, V : 57—118.
- LOHMEYER W. (1950): Das Polygoneto Brittingeri-Chenopodietum rubri und das Xanthio riparii-Chenopodietum rubri, zwei flussbegleitende Bidention-Gesellschaften. — *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. 2.*, Stolzenau/Weser.
- KLIKA J. (1935): Die Pflanzengesellschaften des entblößten Teichbodens im Mitteleuropa. — *Beih. zum Bot. Centralblatt*, II, LIII, 1—16.
- POLI E. u. TUXEN J. (1960): Über Bidentetalia-Gesellschaften Europas. — *Mitt. Flor. - soz. Arbeitsgem. N. F. 8.*, Stolzenau/Weser.
- TIMÁR L. (1947): Les associations végétales du lit de la Tisze de Szolnok a Szeged. — *Acta Geobot. Hung.* VI(1) : 70—82.
- UBRIZSY G. (1948): A rizs hazai gyomnövényzete/La végétation des mauvaises herbes dans les cultures du riz en Hongrie/ — *Acta Agrobot. Hung.*, I, (3—4) : 1—43.