

Standortökologie und Vergesellschaftung der *Utricularia*-Arten Nordwestdeutschlands

Klaus Hofmann, Hannover

Leicht gekürzte Veröffentlichung der Dissertation aus dem Institut für Geobotanik, Fachbereich Biologie, der Universität Hannover.

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung und Zielsetzung	4
2. Die Gattung <i>Utricularia</i> L.	6
2.1. Morphologische Charakteristik der <i>Utricularia</i> -Arten Nordwestdeutschlands	8
2.2. Gesamtareale der in Nordwestdeutschland nachgewiesenen <i>Utricularia</i> -Arten	10
2.3. Ökophysiologie der Nährstoffaufnahme bei aquatischen <i>Utricularia</i> -Arten	11
2.4. Wachstums- und Reproduktionsoptionen der aquatischen <i>Utricularia</i> -Arten	13
3. Das Untersuchungsgebiet	14
3.1. Die Gewässerauswahl	14
3.2. Naturräumlicher Überblick	15
3.2.1. Geologie und Geomorphologie	15
3.2.1.1. Entstehungsgeschichte	15
3.2.1.2. Beschreibung der Naturräume	16
3.2.2. Klima	19
3.2.3. Böden	20
3.3. Lage der Untersuchungsgewässer einschließlich der <i>Utricularia</i> -Fundorte	21
3.4. Typisierung der untersuchten <i>Utricularia</i> -Gewässer	27
4. Grundlagen und Methoden der standortkundlichen Untersuchungen	29
4.1. Hydrochemische und hydrophysikalische Untersuchungen	29
4.1.1. Meßmethoden der physikochemischen Untersuchungen und Bedeutung der einzelnen Parameter	30
4.1.2. Statistische Auswertung	35
4.2. Vegetationskundliche Untersuchungen	36
5. Physikochemische Gewässeranalyse	37
5.1. Trophiesysteme	37
5.2. Stoffhaushalt der <i>Utricularia</i> -Gewässer	38
5.2.1. Charakteristik der Untersuchungsgewässer im NSG Heiliges Meer	39
5.2.2. Charakteristik der <i>Utricularia</i> -Gewässer im NSG Otternhagener Moor und im NSG Knollmanns Meerkott	48

5.3. Vergleich der Standortansprüche von <i>Utricularia minor</i> und <i>Utricularia australis</i> in Torfstichgewässern	53
5.4. Vergleich der Standortansprüche von <i>Utricularia minor</i> , <i>Utricularia australis</i> und <i>Utricularia vulgaris</i> in Weihern und Teichen	55
5.5. Vergleich der Standortansprüche von <i>Utricularia australis</i> und <i>Utricularia vulgaris</i> in Drainagegräben	57
5.6. Die <i>Utricularia</i> -Arten im physikochemischen Gesamtvergleich ihrer Standorte	61
5.6.1. Trophie-Indikation von <i>Utricularia minor</i> , <i>U. australis</i> und <i>U. vulgaris</i>	62
5.6.2. Standortansprüche von <i>Utricularia intermedia</i> und <i>Utricularia stygia</i>	63
6. Pflanzengesellschaften	68
6.1. <i>Utricularietea intermedio-minoris</i> Den Hartog et Segal 1964 em. Pietsch 1965	69
6.1.1. <i>Sphagno-Utricularietum minoris</i> (Fijalkowski 1960) Pietsch 1975	69
6.1.2. <i>Sphagno-Utricularietum intermediae</i> Fijalkowski 1960 ex Pietsch 1965	74
6.1.3. <i>Sphagno-Utricularietum stygiae</i> (Schumacher 1937) Oberdorfer 1957 corr. Dierssen 1996	76
6.2. <i>Potamogetonetea pectinati</i> Tüxen et Preising 1942	79
6.2.1. <i>Utricularietum neglectae</i> Th. Müller et Görs 1960	79
6.2.2. <i>Lemno-Utricularietum vulgaris</i> (Soó 1928) Passarge 1964	81
7. Vergleichende Betrachtungen zur Synökologie der <i>Utricularia</i> -Arten	84
7.1. Gewässermorphologie	85
7.2. Gewässertrophie	86
7.3. Vergesellschaftung der <i>Utricularia</i> -Arten	90
7.4. Konkurrenzkraft der <i>Utricularia</i> -Arten	91
8. Zusammenfassung	93
9. Literaturverzeichnis	94
10. Anhang (Tab. I u. II; Veg.-Tab. 1 bis 9)	104

1. Einleitung und Zielsetzung

Die in Nordwestdeutschland verbreiteten aquatischen *Utricularia*-Arten besiedeln Biotope, denen nach der Fauna-Flora-Habitatrichtlinie (FFH-Richtlinie) der Europäischen Union ein umfassender Schutz gewährt wird. Ihre natürlichen Lebensräume sind nach POTT (1996) vielfach stark bedroht und besitzen nach der „Directive 92/43 EEC“ europaweit höchste Schutzpriorität. Diese Gefährdung betrifft vor allem die nährstoffarmen Biotopkomplexe, zu denen die ombrogenen Hochmoore sowie die oligotrophen Stillgewässer des nordwestdeutschen Tieflandes als natürliche Standorte mit *Utricularia*-Vorkommen gehören. Gegenstand der vorliegenden Untersuchung sind die durch *Utricularia*-Arten gekennzeichneten Phytozönosen, deren starker Gefährdungsgrad sich aus der Sicht des Naturschutzes in der Aufnahme der einzelnen *Utricularia*-Arten und der entsprechenden Pflanzengesellschaften in die gebietsbezogenen Roten Listen zeigt (z.B. WOLFF-STRAUB et al. 1986, DIERSSEN et al. 1988, GARVE 1993, VERBÜCHELN et al. 1995, LUDWIG & SCHNITTLER 1996).

Die Intensivierung der Landwirtschaft einschließlich der Abtorfung der Hochmoore führte zu einer nachhaltigen Entdifferenzierung des Standortgefüges, die nach POTT (1982, 1992) in dem starken Rückgang der oligo- und dystrophen Vegetationseinheiten zum Ausdruck kommt. In den letzten Jahrzehnten wird diese Entwicklung durch die Aufgabe der extensiven Bewirtschaftungsformen zugunsten einer großflächigen, technisierten Kultivierung beschleunigt. Eine Tiefendrainage des Ackerbodens und eine verstärkte Düngung ermöglichen den Anbau von anspruchsvollen Kulturarten, welche Gewässereutrophierungen und über Grundwasserabsenkungen auch den Verlust von Wasserflächen zur Folge haben.

Die Gattung *Utricularia* L. ist auf Grund der carnivoren Lebensweise Gegenstand zahlreicher physiologischer Untersuchungen geworden, die aus unterschiedlichen methodischen Ansätzen heraus das Ziel haben, sowohl den Mechanismus der Zooplankton-Aufnahme in die Fangblase als auch die Nährstoffaufnahme über Drüsenzellen der Fangblase zu erfassen (DARWIN 1888 in BARRETT & FREEMAN 1989, MEIERHÖFER 1902, LLOYD 1942, SYDENHAM & FINDLAY 1973, VINTÉJOUX 1974, MEYERS & STRICKLER 1979, FINERAN 1985, SASAGO & SIBAOKA 1985a, 1985b, FRIDAY & QUARMBY 1994). Diesen Analysen zufolge besteht der Nutzen der Carnivorie in der Bereitstellung anorganischer Nährstoffe wie Phosphate und Stickstoffverbindungen, so dass nach HESLOP-HARRISON (1978) und LÜTTGE (1983) eine Besiedlung von Standorten mit begrenztem Nährstoffangebot möglich ist.

Mit der vorliegenden standortökologischen und floristisch-vegetationskundlichen Arbeit sollen die spezifischen Standortansprüche der fünf in Nordwestdeutschland vorkommenden Arten *Utricularia vulgaris* L., *U. australis* R. Brown (Syn. *U. neglecta* Lehmann), *U. intermedia* Hayne, *U. stygia* Thor und *U. minor* L. erfaßt werden. Ziel ist es, die physikochemischen Milieubedingungen der Siedlungsgewässer zu ermitteln und die einzelnen Arten anhand ihrer ökologischen Ansprüche gegeneinander abzugrenzen. Da nach MELZER (1976), WIEGLEB (1978), POTT (1980, 1983), REMY (1993), BEUG (1995) und POTT et al. (1996) die Trophie eines Gewässers entscheidend die Zusammensetzung und räumliche Anordnung der Hydrophytenvegetation beeinflusst, werden die hydrochemischen Untersuchungsergebnisse der *Utricularia*-Gewässer in Beziehung zu den pflanzensoziologischen Erhebungen gesetzt. Kurze ökologische Charakteristika der *Utricularia*-Arten beschrieben ELLENBERG et al. (1992) und OBERDORFER (1994). Weitere Ansätze zu einer Trophieabhängigkeit der durch *Utricularia*-Arten charakterisierten Pflanzengesellschaften stellten KOSIBA (1992a) und SCHMIDT (1995) dar, die auf Zusammenhänge zwischen der Ausbildung dieser Gesellschaften und der physikochemischen Gewässerbeschaffenheit verweisen. Diese Untersuchungen beschränkten sich allerdings auf einzelne *Utricularia*-Gesellschaften. Auch die begrenzte Auswahl der gewässerökologischen Parameter sowie der Umfang der Messreihen lassen keinen umfassenden limnologischen Vergleich zu. Nur PIETSCH (1972, 1975, 1977), der umfangreiches Datenmaterial zu den *Utricularietea*-Gesellschaften in dem heutigen Sachsen-Anhalt und Brandenburg lieferte, KATWIJK & ROELOFS (1988), die in den Niederlanden Gewässer mit *Utricularia*-Vorkommen untersuchten, sowie WITTIG & ESSER (1991), die sich bei der Auswahl der Untersuchungsgewässer auf den westfälischen Naturraum beschränkten, verglichen einzelne *Utricularia*-Arten bzw. *Utricularia*-Gesellschaften detailliert hinsichtlich ihrer Standortansprüche. Für Nordwestdeutschland fehlt für die Gattung *Utricularia* eine zusammenfassende Gegenüberstellung der abiotischen und biotischen Standortbedingungen, in deren Mittelpunkt die Erfassung des ökologischen Optimums der einzelnen Arten und der Pflanzengesellschaften steht.

In der vorliegenden Arbeit wird deshalb auf folgende Fragestellungen eingegangen:

- Welche Standorte besiedeln die *Utricularia*-Arten in Nordwestdeutschland, und lassen sich hieraus Unterschiede in den Standortansprüchen der Arten ableiten?
- Welcher Trophiestufe lassen sich die *Utricularia*-Gewässer zuordnen?
- Wie ist der Toleranzbereich der *Utricularia*-Arten in Bezug auf die einzelnen hydrochemischen und hydrophysikalischen Umweltfaktoren zu beurteilen?
- Welche charakteristischen Artenkombinationen ergeben sich für die durch *Utricularia*-Arten gekennzeichneten Pflanzengesellschaften?
- Welche Indikatorfunktion kann den einzelnen *Utricularia*-Arten zugewiesen werden?
- Wie ist die Konkurrenzkraft der *Utricularia*-Arten zu bewerten und welche Bedeutung kommt ihrer spezifischen Lebenszyklus-Strategie in dieser Hinsicht zu?
- Wie stellen sich die Ergebnisse im mitteleuropäischen Kontext dar?

Die Kenntnis des komplexen Wirkungsgefüges der Phytozönose sowie der genauen Standortbedingungen, die in den Gewässern eine Etablierung der einzelnen *Utricularia*-Arten ermöglichen, stellt eine Grundlage für das Verständnis dieser aquatischen Biotope dar. Damit werden die Voraussetzungen geschaffen, um Aussagen über Sukzessionsabläufe in den Gewässern treffen zu können und zum Schutz und zur Erhaltung ihrer Lebensgemeinschaften beizutragen.

Bei Herrn Prof. Dr. R. Pott möchte ich mich für die Betreuung meiner Doktorarbeit besonders herzlich bedanken. Mein Dank gilt auch dem Niedersächsischen Landesamt für Ökologie (Hildesheim), der nordrhein-westfälischen Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten (Recklinghausen) sowie Herrn Dr. J. Pust, Herrn H.-O. Rehage und Herrn Dr. H. Terlutter (Westfälisches Museum für Naturkunde Münster).

2. Die Gattung *Utricularia* L.

Die Erstbeschreibung der kosmopolitischen Gattung *Utricularia* erfolgte im Jahr 1753 durch Linné in seiner „Species Plantarum“ mit sieben Arten, darunter die zentraleuropäischen Arten *Utricularia vulgaris* und *Utricularia minor*. Seitdem konnten weltweit bis zu 214 Sippen gegeneinander abgegrenzt werden, die von TAYLOR (1989) in einer umfassenden Monographie zusammengetragen wurden. Die auf allen Kontinenten verbreitete Gattung *Utricularia* ist die artenreichste und vielgestaltigste Gattung der Lentibulariaceae. Alle Arten sind nach CASPER (1974) ausgesprochen stenohygrisch, sei es als terrestrische, semiterrestrische, aquatische oder epiphytische Form.

Ausgeprägte Arealschwerpunkte liegen in Südostasien, Australien, Südafrika und Südamerika. Der überwiegende Teil der Landformen von *Utricularia* ist im tropischen und subtropischen Teilareal an saisonal nassen Standorten mit Jahresniederschlagsraten über 1500 mm beheimatet. Trockenperioden können dort in Form von verdickten Stolonen überdauert werden. Die aquatischen Formen sind hingegen auch in der borealen Zone, vereinzelt sogar bis an den Rand der arktischen Zone in Fennoskandien und Westgrönland, verbreitet (s. Kap. 2.2.). Durch die Bildung von besonderen Überwinterungsorganen, sogenannten Turionen (Winterknospen), sind sie befähigt, Kälteperioden unter der isolierend wirkenden Eisschicht zu überdauern.

Eine morphologisch-vegetative Unterteilung der Gattung *Utricularia* erfolgt nach TAYLOR (1989) in insgesamt 35 Sektionen. Die Sektion *Utricularia* umfaßt mit 34 Arten die aquatischen Formen, zu denen die sieben mitteleuropäischen Arten *Utricularia vulgaris*, *U. australis*, *U. intermedia*, *U. ochroleuca*, *U. stygia*, *U. bremsii* und *U. minor* zu zählen sind. Die Sektion *Utricularia* kennzeichnet sich durch den einheitlichen Fangblasenaufbau und den submersen Spross, der mit distich stehenden fadenförmigen Blättern besetzt ist. Auf-

grund der freien Flotation im Wasser wird er als sogenannter „Wasserspross“ bezeichnet. Neben diesem plagiotrop orientierten Wasserspross tragen einige der Arten aus der Sektion *Utricularia* zusätzlich farblose Sprosse, die auf Grund ihrer geotropen Ausrichtung und ihrer Fähigkeit, sich im seichten Wasser in dem Substrat zu verankern, als sogenannte „Erdsprosse“ bezeichnet werden. Die Einteilung in Sektionen ist für die morphologische Eingruppierung von Vorteil, stellt jedoch noch keine besonders engen verwandtschaftlichen Beziehungen (Verwandtschaftskreise) zwischen den *Utricularia*-Arten einer Sektion her. Erst molekularbiologische Analysen, wie die Untersuchungen von CHASE et al. (1993) zur Phylogenese der Spermatophyta, oder elektrophoretische Analysen zur Bestimmung der genetischen Variation einzelner Sippen, wie SAMUEL et al. (1995) anhand der Gattung *Quercus* zeigten, könnten dazu beitragen, die taxonomischen Unsicherheiten, die innerhalb der Gattung *Utricularia* deutlich werden, zu vermindern.

Bei den mitteleuropäischen Sippen ist z.B. die Artdifferenzierung zwischen *Utricularia australis* und *Utricularia vulgaris* problematisch, da im vegetativen Stadium häufig keine eindeutigen morphologischen Charakteristika für beide Arten vorliegen. In den älteren Verbreitungskarten und Florenlisten, wie z.B. von HÖPPNER (1915), kommt dies in einer zahlenmäßigen Unterrepräsentation der Fundmeldungen von *Utricularia australis* gegenüber *Utricularia vulgaris* zum Ausdruck (CASPER 1967a). Die Fundorteintragungen erfolgten in den jüngeren Karten von z.B. HAUPLER & SCHOENFELDER (1988), GARVE (1994) und KLEINSTEUBER (1996) sowohl in einer gemeinsamen Darstellung beider Arten als Aggregat für unsichere Fundmeldungen als auch in einer getrennten Darstellung für eindeutig bestimmte Pflanzen.

CASPER & MANITZ (1975) beschrieben das Problem der taxonomischen Stellung der heimischen *Utricularia*-Arten anhand zytologischer und embryologischer Untersuchungen. So zeichnen sich *Utricularia vulgaris*, *U. minor* und *U. intermedia* durch einen konstanten haploiden Chromosomensatz von $n=22$ aus. Dagegen schwanken bei *Utricularia australis* und *Utricularia ochroleuca* s.l. die Werte der Chromosomensätze zwischen $n=18$ bis $n=24$ bei einer Häufung der Werte von $n=22$. Als Ursache hierfür nannten CASPER & MANITZ (1975) Störungen, die während der Androsporogenese und der Pollenreifung auftreten und letztlich zu einer fehlerhaften Samenbildung führen. Diese haben Sterilität zur Folge, was als Hinweis auf eine Bastardierung dieser Arten gewertet wird. So kann *Utricularia ochroleuca* (einschließlich *Utricularia stygia*) nach TAYLOR (1972, 1989) entweder als Varietät von *Utricularia intermedia* oder als Bastard von *Utricularia intermedia* und *Utricularia minor* betrachtet werden.

Zur Artdetermination kann neben den morphologischen Merkmalen wie Blüten- und Blattaufbau auch die Struktur der Fangblasen von Bedeutung sein. Den taxonomischen Wert der internen Fangblasendrüsen demonstrierte THOR (1987, 1988), der die zentraleuropäischen Arten anhand der Winkelstellung der vierarmigen Sternhaare (sog. „quadrifids“) differenzierte und mittels dieses Merkmals *Utricularia stygia* als Erstbeschreibung von der Sippe *Utricularia ochroleuca* abtrennte. Die Untersuchungen von THOR (1987, 1988) zeigten, dass es sich bei den von SCHUMACHER (1937) und DIERSSEN & DIERSSEN (1984) beschriebenen Vorkommen im Schwarzwald nicht um *Utricularia ochroleuca* s.str., sondern um die Art *Utricularia stygia* handelt. In der Niederlausitz liegt dagegen *Utricularia ochroleuca* s.str. vor, was von SEITZ & JENTSCH (1999) auch für Rezentnachweise bestätigt wird. Nach WITTIG & ESSER (1986) galt für den nordwestdeutschen Naturraum bis zu der Revision von THOR (1988) das NSG Langenbergteich in der Senne als einziger Fundort von *Utricularia ochroleuca*. Die morphologischen Merkmale stimmen aber mit der Originalbeschreibung von *Utricularia stygia* überein und sind nach KAPLAN (1992) und RAABE et al. (1996) auf diese Art zu beziehen.

2.1. Morphologische Charakteristik der *Utricularia*-Arten Nordwestdeutschlands

In der folgenden Übersicht über die Bestimmungsmerkmale der fünf in Nordwestdeutschland verbreiteten *Utricularia*-Sippen werden diese als Arten aufgefaßt. Die Arttermination richtet sich nach den Ausführungen von CASPER & KRAUSCH (1981), THOR (1988) und KLEINSTEUBER (1996).

Utricularia vulgaris L. 1753:

Die größte heimische *Utricularia*-Art wird im Untersuchungsgebiet zwischen 30 und 200 cm lang. Der submerse, im Wasser frei flottierende Spross ist bei *Utricularia vulgaris* grün. Erdsprosse werden nicht ausgebildet. Die Blätter sind in fadenförmig gebaute Blattzipfel mit zahlreichen Fangblasen geteilt. Die juvenilen Blätter nahe der Sprossspitze stehen bei kräftigen Exemplaren relativ eng und wirken dadurch unregelmäßig angeordnet („ungekämmt“). Die Blattendzipfel sind am Rand borstig bewimpert. Die Schläuche (Fangblasen) sitzen in den Achseln der Blattsegmente und tragen auf der Blaseninnenwand vierarmige Sternhaare, deren Winkelstellung zwischen den kürzeren Armen 86° - 131° beträgt (THOR 1988). Der sich über der Wasseroberfläche entfaltende Blütenstand wird durch eine 15-35 cm hohe, 4-25 Blüten tragende Traube mit dottergelben Kronblättern gebildet. Die Blütenstiele sind etwa zwei- bis dreimal so lang wie das eilanzettliche Deckblatt und verlängern sich zur Fruchtreife kaum. Der gaumenfreie Saum der Kronblattunterlippe ist seitlich sattelförmig umgeschlagen und bildet mit der Oberlippe einen mehr oder weniger spitzen Winkel. Der niedergedrückte, vorn höckerige Gaumen schmiegt sich der Oberlippe an. Am Sporn ist die innere, abaxiale Oberfläche beiderseits des Kielnervs mit kurzgestielten Drüsen besetzt, und der Fruchttansatz weist für *Utricularia vulgaris* typische bogenlampenförmig gekrümmte Fruchtsiele auf.

Utricularia australis R. Brown 1810 (Syn. *Utricularia neglecta* Lehmann 1828):

Im Untersuchungsgebiet erreicht *Utricularia australis* eine Länge von 20-100 cm. Im Unterschied zu *Utricularia vulgaris* ist die Art weniger kräftig ausgebildet und im vegetativen Zustand durch eine regelmäßigeren Anordnung („gekämmt“) der juvenilen, relativ entfernt stehenden Blätter nahe der Sprossspitze zu erkennen. Die Sprosse, die bei dieser Art nur als grüne Wassersprosse ausgebildet sind, besitzen mit zahlreichen Fangblasen besetzte Blätter. Die Blattendzipfel tragen auf den randlichen, entfernt stehenden Sockeln hyaline Wimperborsten. Der Vorschlag von RAABE (1979) *Utricularia australis* und *Utricularia vulgaris* anhand des Verhältnisses von Borstenlänge zur basalen Borstenbreite zu differenzieren, wurde durch eigene Untersuchungen überprüft und kann als Bestimmungshilfe nicht herangezogen werden. Die Sternhaare der Fangblaseninnenwand bilden zwischen den kürzeren Armen einen Winkel von durchschnittlich 101° - 157° . Auch dieses Merkmal kann als eindeutige Abgrenzung zu *Utricularia vulgaris* nicht gewertet werden, da der Streuungsbereich der Werte sehr groß ist (THOR 1988). Der traubige Blütenstand trägt 3-12 Blüten, die nach CASPER & KRAUSCH (1981) und KLEINSTEUBER (1996) in der Regel steril bleiben. Der gaumenfreie Saum der dottergelben Blütenunterlippe breitet sich annähernd flach aus, kann jedoch durch Reduktion des Turgors infolge Seneszenz auch herabgesenkt vorliegen. Im Unterschied zu *Utricularia vulgaris* bilden bei *Utricularia australis* Ober- und Unterlippe einen rechten bis stumpfen Winkel und der kalottenförmige bis halbkugelige Gaumen schmiegt sich der Oberlippe nicht an. Der Sporn ist auf der inneren Oberfläche ab- und adaxial zerstreut mit kurzgestielten Drüsen besetzt. Nach dem Abblühen verlängern sich der Blütenstand und die Blütenstiele um ein mehrfaches, welches von CASPER (1967b) und CASPER & KRAUSCH (1981) als Reaktion auf eine ausblei-

bende Fruktifikation gedeutet wird. Die Blütenstiele stehen dann schräg nach oben ab, sind nicht bogenlampenförmig gekrümmt wie bei *Utricularia vulgaris*, und die Blüten- traube ist S-förmig gebogen.

Utricularia intermedia Hayne 1800:

Die Sprosse dieser Art differenzieren sich in bis zu 50 cm lange, in der Regel keine Fang- blasen tragende Wassersprosse und in kürzere, mit Fangblasen besetzte Erdsprosse. Wie die Untersuchungen von KLEINSTEUBER (1996) sowie eigene Beobachtungen zeigen, kön- nen aber durchaus vereinzelt Fangblasen an den Wassersprossen vorhanden sein. Die End- zipfel der Blattsegmente sind abgerundet und tragen eine aufgesetzte Stachelspitze. An den einzelnen Blattsegmenten sitzen lateral jeweils bis zu 10 Wimperborsten, die ohne Sockel unmittelbar an den Zipfelrand angrenzen. Allerdings können an Frühsommer- und Herbstblättern deutliche Sockel ausgebildet sein, so dass dann eine Ähnlichkeit mit *Utri- cularia stygia* besteht. Die Blätter der Erdsprosse sind auf fädig gestielte Schläuche redu- ziert. Die Winkelstellung der „quadrifids“ beträgt in der Aufsicht zwischen den kurzen Drüsenzellen weniger als 21° sowie zwischen den langen Drüsenzellen weniger als 12°, was im Erscheinungsbild eine fast parallele Anordnung ergibt. Der Blütenstand besteht aus einer zwei- bis fünfblütigen Traube. Die Krone ist gelb, weist aber auf der Oberlippe und dem Gaumen rötlich-braune Streifen auf. Die Unterlippe ist fast kreisförmig und flach ausgebreitet. Der Sporn ist mit 8-10 mm etwa so lang wie die Unterlippe und liegt dieser dicht an. Die Turionen sind stark borstig behaart und damit von *Utricularia minor* gut abzugrenzen.

Utricularia stygia Thor 1988:

Utricularia stygia ist *Utricularia intermedia* und *Utricularia ochroleuca* s.str. habituell sehr ähnlich. Auch sie bildet grüne Wassersprosse und bleiche Erdsprosse aus. *Utricularia stygia* unterscheidet sich von den beiden Arten aber durch die Bewimperung der Blatt- segmentzipfel. Bei ihr können die Blattränder beidseitig mit jeweils bis zu sieben Wim- perborsten, die auf deutlich abgesetzten Sockeln stehen, besetzt sein. *Utricularia ochro- leuca* s.str. weist zwar auch deutliche Sockel auf, die Anzahl der Borsten ist aber mit jeweils null bis drei deutlich niedriger. Die Winkelstellung der „quadrifids“ eignet sich hier gut zur Differenzierung der Arten: *Utricularia stygia* bildet mit den kurzen Drüsen- zellen einen Winkel von 60°-93°, *Utricularia ochroleuca* s.str. dagegen einen Winkel von 146°-197°. Bei beiden Arten ist der Sporn nur halb so lang wie die Unterlippe. Während *Utricularia stygia* gelb bis leicht rötliche Kronblätter hat, sind sie bei *Utricularia ochro- leuca* s.str. hellgelb und insgesamt kleiner. Die Unterlippe von *Utricularia stygia* besitzt eine Größe von 9-11 mm x 12-15 mm, die von *Utricularia ochroleuca* s.str. ist dagegen nur 8 mm x 9 mm groß.

Utricularia minor L. 1753:

Auch bei dieser Art ist der vegetative Spross in grüne Wassersprosse und farblose Erd- sprosse differenziert. Letztere verankern den Vegetationskörper im Substrat, können aber im tieferen Wasser zurückgebildet sein. Die Wassersprosse sind 8-50 cm lang und tragen rundliche, breit-elliptische bis zu 2 cm lange zweizeilig angeordnete Blätter, die mit 1-7 Schläuchen besetzt sind. Die Blattsegmentzipfel sind ganzrandig, nicht borstig bewimpert und höchstens mit einem Zähnchen an der Segmentspitze ausgestattet. Die Turionen sind ebenfalls unbehaart. Die Form der „quadrifids“ differenziert *Utricularia minor* von den anderen im Gebiet vorkommenden *Utricularia*-Arten: die beiden kürzeren Ärmchen der Sternhaare bilden einen sehr großen Winkel von 243°-300°. Der traubige Blütenstand

trägt 2-5, bis zu 8,5 mm große Blüten, deren hellgelbe Krone zweilippig ist. Die Oberlippe ist eirundlich und etwa so lang wie der braun bis rötlich gestreifte Gaumen. Dagegen ist die Unterlippe oval bis eirundlich mit meist nach unten umgeschlagenen seitlichen Rändern. Der Sporn ist deutlich kleiner als die 6-9,5 mm lange Unterlippe. *Utricularia minor* unterscheidet sich von der im Untersuchungsgebiet nicht vorkommenden Art *Utricularia bremii* Heer 1839 durch viel kleinere Blüten und einen insgesamt zierlicheren Bau.

Der einzige Beleg von *Utricularia bremii* in Nordrhein-Westfalen (1835 bei Siegburg) wird im Herbarium des Westfälischen Museums für Naturkunde in Münster verwahrt (RAABE et al. 1996). Nördlichere Fundorte von *Utricularia bremii* in Deutschland sind nicht bekannt. Rezent Vorkommen befinden sich nach KLEINSTEUBER (1996) in Mittelfranken und nach FLINTROP & GREGOR (1998) im Bundsandsteinvorland der Rhön.

2.2. Gesamtareale der in Nordwestdeutschland nachgewiesenen *Utricularia*-Arten

Die untersuchten Arten stellen mit Ausnahme von *Utricularia australis* auf die Holarktis beschränkte Geoelemente dar. Dabei unterscheiden sich die Arten *Utricularia vulgaris*, *U. intermedia*, *U. stygia* und *U. minor* sowohl hinsichtlich der zonalen Bindung als auch in ihrer Arealgröße.

Das Areal von *Utricularia vulgaris* erstreckt sich in Europa von der meridionalen Zone bis zur borealen Zone. Die Ozeanitätsbindung ist schwach, zeigt aber nach OBERDORFER (1994) eine Tendenz zu subozeanisch bis kontinental geprägten Klimaregionen. Die Nordgrenze des Areals liegt in Fennoskandien bei ca. 70° nördlicher Breite. Die Südgrenze zieht sich über den Balkan, den Apennin, über die Iberische Halbinsel bis nach Nordafrika zum Atlasgebirge. In der temperaten Zone Asiens ist die Art im westsibirischen Tiefland verbreitet. Einzelne Exklaven liegen nach TAYLOR (1989) weiter südwärts im Kaukasus, in Afghanistan und in China. Die Angaben von MEUSEL et al. (1965) zur Verbreitung von *Utricularia vulgaris* in Nordamerika beziehen sich nach TAYLOR (1989) auf die inzwischen als eigenständig betrachtete Sippe *Utricularia macrorhiza*, so dass bislang noch nicht abschließend geklärt ist, ob dort auch Vorkommen von *Utricularia vulgaris* s.str. liegen.

Utricularia intermedia besiedelt nach CASPER (1974) die boreale, temperate und vereinzelt auch die submeridionale und arktische Florenzone und stellt somit ein circumpolar verbreitetes Geoelement dar. Das Areal reicht von den Nord-Staaten der USA über Kanada und Alaska nach Ostsibirien und Kamtschatka. Weitere Fundmeldungen in Asien liegen nach TAYLOR (1989) aus Japan, China, Nordkorea und dem Ural vor. In Europa erstreckt sich das Arealzentrum von *Utricularia intermedia* von Skandinavien über Weißrußland bis nach Polen, Norddeutschland und den Niederlanden. Allerdings sind die von HAUÉPLER & SCHOENFELDER (1988), VAHLE (1990b), GARVE (1994) und WEBER (1995) aufgeführten nordwestdeutschen Vorkommen inzwischen erloschen, so dass offenbar nur das NSG Ochsenweide in Ostfriesland als rezenter Fundort zu betrachten ist. Die südwestlichen Arealgrenzen des europäischen Teilareals sind unscharf. Einzelne Exklaven von *Utricularia intermedia* liegen in Südfrankreich und in Norditalien.

Die Verbreitung von *Utricularia stygia* ist noch unzureichend erfaßt. Bislang liegen Fundmeldungen von *Utricularia stygia* aus Europa und nach KLEINSTEUBER (1996) auch aus Nordamerika vor. Dies würde bedeuten, dass zahlreiche Verbreitungspunkte aus der Arealbeschreibung von TAYLOR (1989) mit *Utricularia ochroleuca* s.l. als circumborealem Element auf *Utricularia stygia* und nicht auf *Utricularia ochroleuca* s.str. zurückge-

hen. Auch die Vorkommen in Deutschland beziehen sich, wie anhand von Herbar- und Rezentbelegen bestätigt wird, überwiegend auf diese Art (vgl. KLEINSTEUBER 1996). Die Rezentnachweise befinden sich nach LANG & WOLFF (1993), KLEINSTEUBER & WOLF (1993) und SCHMIDT (1995) neben dem in Westfalen liegenden NSG Langenbergteich, das in die vorliegenden Untersuchungen einbezogen wurde, im Südschwarzwald, im württembergischen Alpenvorland und in der Pfalz. In Europa verläuft nach THOR (1988) die Nordgrenze von *Utricularia stygia* somit in Finnland bei ca. 70° nördlicher Breite. Weitere Fundmeldungen liegen aus Schweden (LIND 1995), der Schweiz (SCHMIDT 1995), Österreich (ZIDORN 1996) und nach KLEINSTEUBER (1996) auch aus Frankreich und Italien vor.

Utricularia minor ist wie *Utricularia intermedia* circumpolar verbreitet und besiedelt vor allem die boreale und temperate Florenzone. In Europa verläuft nach CASPER (1974) die nördliche Arealgrenze von Irland über Schottland, Skandinavien (ca. 70° nördlicher Breite) bis hin zum Ural. Ihre Südgrenze wird durch vereinzelte Vorkommen in Spanien, Italien, dem Balkan und Griechenland markiert (TAYLOR 1989). Nach ROTHMALER et al. (1990) weist *Utricularia minor* in der meridionalen Zone eine Bindung an die montane Stufe auf. In den Zentralalpen reichen einzelne Vorkommen sogar bis in die subalpine Stufe (z.B. im Fimbertal bis ca. 2200 m Höhe, KATENHUSEN 1996). In Asien ist die Art von der Türkei über Afghanistan, Nepal, China bis nach Japan verbreitet. Die Vorkommen in Nordamerika reichen nach TAYLOR (1989) von Alaska über Kanada bis zu den nördlichen Staaten der USA.

Utricularia australis weist im Unterschied zu den vier genannten *Utricularia*-Arten ein ausgesprochen disjunktes Areal auf. Das sich nach MEUSEL et al. (1965) im westlichen und südlichen Europa befindende Hauptareal der Art reicht an der Nordgrenze bis Irland, England, Südnorwegen, Südschweden und Südfinnland, wobei die nördlichsten Vorposten nach STENBERG (1995) in Nordschweden bei ca. 65° nördlicher Breite liegen. Die Ostgrenze des europäischen Teilareals von *Utricularia australis* wird in Rußland bei ca. 40° östlicher Länge gebildet. CASPER (1974) beschreibt auf der Iberischen Halbinsel die Region des Alentejo als südwestlichste Verbreitungsgrenze. Das Areal ist in Europa bei einer schwachen subozeanischen Bindung vor allem der temperaten und submeridionalen Zone zuzuordnen. Die kleineren außereuropäischen Teilareale befinden sich auf dem asiatischen, afrikanischen und australischen Kontinent, wobei das Areal nur in Südostaustralien, Tasmanien und Neuseeland als geschlossen zu betrachten ist. Die von MEUSEL et al. (1965) dargestellten Teilareale und Exklaven von *Utricularia australis* in Asien und Afrika sind nach den Untersuchungen von TAYLOR (1989) wesentlich größer und zahlreicher, was offenbar auf das Schließen von Bearbeitungslücken zurückzuführen ist.

2.3. Ökophysiologie der Nährstoffaufnahme bei aquatischen *Utricularia*-Arten

Der Nährstoff-Pool des Substrates stellt nach BRISTOW & WHITECOMBE (1971) die hauptsächliche Phosphat-Quelle bewurzelter Hydrophyten dar. Dieser ist zumindest für die *Utricularia*-Arten, die keine Erdsprosse besitzen, nicht direkt verfügbar. Bei diesen Arten stellen die im Wasser gelösten Mineralstoffe sowie das über die Fangblase aufgenommene Zooplankton, wie im folgenden dargestellt wird, somit die einzigen Quellen für Nährelemente dar. Nach ARBER (1920) scheint bei den Erdsprosse tragenden *Utricularia*-Arten eine Resorption von Nährstoffen aus dem Sediment möglich, was von SCULTHORPE (1967) aber kritisch betrachtet wird.

Im allgemeinen erfolgt die Nährstoffaufnahme bei den wurzellosen Hydrophyten über die

Hydropoten. Dies sind nach WETZEL (1983) drüsenartige Epidermidifferenzierungen des Sprosses und des Blattes, die durch aktive, energieverbrauchende Transportmechanismen Mineralstoffe aus dem Wasser absorbieren können. Die Bedeutung der Stickstoff-Aufnahme von *Myriophyllum spicatum* über Hydropoten demonstrierten NICHOLS & KEENEY (1976). Auch die aquatischen *Utricularia*-Arten tragen nach JUNIPER et al. (1989) auf der Spross- und Blattepidermis Drüsenhaare, über die eine Nährstoffaufnahme erfolgt. Dies konnte in den Untersuchungen von FRIDAY & QUARMBY (1994) gezeigt werden. Mit Ausnahme der Drüsenzellen ist die Sprossoberfläche vermutlich impermeabel, wie FINERAN & GILBERTSON (1980) am Beispiel von *Utricularia monanthos* nachwies. Die Drüsen auf der äußeren Zellschicht der Fangblase bestehen nach KRISTEN (1974) aus Basal-, Fuß- und Terminalzelle und weisen damit morphologisch ähnliche Strukturen wie die Hydropoten auf. Sie übernehmen nach FINERAN (1985) in frühen, nicht ausdifferenzierten Stadien die Funktion der Mineralstoffaufnahme aus dem umgebenden Medium. Diese Phase liegt vor, wenn die nach außen grenzende Zellwand der Terminalzelle Invagination aufweist und diese allein als Transferzelle fungiert. Im späteren ausdifferenzierten Zustand ist auch der basale Zellwandbereich der Terminalzelle im Kontakt zu den Fußzellen invaginiert. Beide Zellen sind als Transferzellen in den Wassertransport, der aus dem Lumen der Fangblase in das wässrige Außenmedium erfolgt und zur Wiederherstellung des Saugmechanismus dient, einbezogen. Dies hat für die ausgereiften Drüsenzellen im Vergleich zu den juvenilen Stadien eine Umkehr der Wasserströmungsrichtung zur Folge.

Die schon von DARWIN (1888, in BARRETT & FREEMAN 1989) beschriebene Fähigkeit der *Utricularia*-Arten über hochdifferenzierte Fangblasen Zooplankton als Nahrungsquelle erschließen zu können, stellt eine weitere wichtige Möglichkeit der Nährstoffaufnahme dar. Die innere Zellschicht der Fangblase besitzt neben den vierarmigen „quadrids“ auch zweiarmige Drüsen, die als sogenannte „bifids“ bezeichnet werden. Beide Drüsen erfüllen sowohl sekretorische als auch resorptive Aufgaben. Am Beispiel von *Utricularia vulgaris* zeigten FRIDAY & QUARMBY (1994), dass die Resorption der zersetzten Stickstoff- und Phosphorverbindungen über die inneren Drüsen der Fangblase erfolgt. VINTÉJOUX (1974) wies in diesen Drüsen Protease- und saure Phosphatase-Aktivitäten nach. Der genaue Mechanismus solcher Beuteverdauung ist aber bislang unklar.

Die *Utricularia*-Arten sind auf Grund ihrer photosynthetischen Aktivität grundsätzlich kohlenstoffautotroph, wobei die Frage, ob gelöstes oder über Carbonate gebundenes Kohlendioxid als Kohlenstoffquelle genutzt werden kann, zumindest für die mitteleuropäischen *Utricularia*-Arten noch ungeklärt ist. MOELLER (1978) zeigte am Beispiel der nord- und zentralamerikanischen *Utricularia purpurea*, dass eine CO₂-Aufnahme über Bicarbonatspaltung nicht möglich ist. Diese Art zeigt dadurch eine enge Bindung an Silikatgewässer. Die Kohlenstoffautotrophie schließt nach LÜTTGE (1983) nicht aus, dass carnivore Pflanzen Nutzen aus der Versorgung mit Kohlenhydraten ziehen. Nach HARDER (1970) stimuliert z.B. eine Applikation von organischer Substanz in Form von Saccharose und Essigsäure in das Kulturmedium das Wachstum von *Utricularia exoleta* beträchtlich. SORENSEN & JACKSON (1968) stellten bei *Utricularia gibba* in Nährmedien ohne Kalium und Magnesium, aber mit Zugabe von *Paramecium* eine Mangelversorgung der Pflanzen mit diesen Elementen fest. Eine Aufnahme von Kalium und Magnesium über die inneren Drüsen der Fangblase erfolgt danach unzureichend.

Diese Untersuchungen zeigten, dass die Nährstoffaufnahme der einzelnen *Utricularia*-Pflanzen entscheidend vom Nährstoffangebot der Gewässer in Form von Zooplankton sowie von gelösten Mineralien beeinflusst wird. Indirekt ist ihre Versorgung mit pflanzenverfügbaren Nährstoffen auch über Wachstumsparameter wie Sprosslängen- und Blattgrößenzunahme zu quantifizieren, welches am Beispiel von *Utricularia exoleta* (PRINGSHEIM & PRINGSHEIM 1962), *U. macrorrhiza* (KNIGHT & FROST 1991) und *U. vulgaris* (KOSIBA 1992b, OTTO 1999) demonstriert wurde. Nach RYDER (1982) ist die Sekundärproduk-

tion im Gewässer positiv korreliert mit der elektrolytischen Leitfähigkeit, was KNIGHT & FROST (1991) anhand der Bestimmung der sommerlichen Zooplankton-Biomasse bestätigten. Dadurch beeinflussen die hydrochemischen Gewässerkomponenten das Wachstum der *Utricularia*-Pflanzen sowohl direkt über die Bereitstellung der Nährelemente als auch indirekt über die Menge des zur Verfügung stehenden Zooplanktons. KNIGHT & FROST (1991) zeigten bei den Wachstumsuntersuchungen von *Utricularia macrorhiza* außerdem, dass mit zunehmendem Nährstoffgehalt des Gewässers die Anzahl der gebildeten Fangblasen pro Blatt steigt. Mit der vermehrten Bildung von Fangblasen wird die Aufnahme von Nährstoffen über die sekretorische Zersetzung von Zooplankton erhöht und die Gesamtnährstoffversorgung der einzelnen Pflanzen verbessert. Nach HARMS (1999) bestehen zwischen den einzelnen *Utricularia*-Arten signifikante Unterschiede in der Fangblasengröße, so dass sie sich auch in ihrem potentiellen Beutespektrum voneinander unterscheiden. Während *Utricularia minor* in ihren meist unter 2,1 mm langen Fangblasen nur sehr kleine Beuteorganismen von unter 1 mm Größe aufnehmen kann, weist das Zooplankton in den bis zu 4,7 mm langen Fangblasen von *Utricularia intermedia* und *Utricularia stygia* dagegen eine Größe von 1-4 mm auf. *Utricularia vulgaris* nimmt in Bezug auf Fangblasen- und Beutegröße eine intermediäre Stellung zwischen den genannten Arten ein.

2.4. Wachstums- und Reproduktionsoptionen der aquatischen *Utricularia*-Arten

Als Reproduktionsoption der Hydrophyten ist die vegetative Vermehrung, wie von LANDOLT (1986, 1998) am Beispiel der *Lemnaceae* sowie von WIEGLEB & TODESKINO (1985), WIEGLEB & BRUX (1991) und VAN DE WEYER (1997) am Beispiel der *Potamogetonaceae* beschrieben, weit verbreitet und kann auch für die mitteleuropäischen *Utricularia*-Arten als vorherrschend angesehen werden. Die sexuelle Reproduktion scheint dagegen von untergeordneter Bedeutung zu sein. Während nach THOR (1988) bei den Arten *Utricularia intermedia* und *Utricularia stygia* eine Blütenbildung nur sehr selten beobachtet wird, blühen *Utricularia vulgaris*, *U. australis* und *U. minor* meist regelmäßig. Wie die Untersuchungen von CASPER & MANITZ (1975) zeigten, erfolgt allerdings bei *Utricularia australis* ebenso wie bei *Utricularia ochroleuca* und *Utricularia stygia* auf Grund von Störungen in der Androsporogenese und der Pollenreife meist keine Samenbildung.

Die wesentlich häufigere Form der Vermehrung der Utricularien stellt nach LUTHER (1951) die asexuelle Produktion neuer Individuen über Fragmentation und Turionienbildung dar. Diese Fähigkeit, die eine sukzessive Bildung neuer, sich potentiell verselbständigender Sprossmodule beinhaltet, wird von STÖCKLIN (1992) als klonales Wachstum bezeichnet. So entsteht aus einem *Utricularia*-Spross im Laufe der Vegetationsperiode ein stark verzweigter Sprosskomplex, der sich durch basales Absterben des Primärsprosses, aber auch durch Verletzungen, die durch äußere Einwirkungen hervorgerufen werden können, in voneinander unabhängige Pflanzen fragmentiert. Bemerkenswert ist hier die hohe morphologische Plastizität sowie die Regenerationsfähigkeit der Individuen, die z.B. in der von LUTHER (1951) beschriebenen Bildung von Adventivsprossen aus abgetrennten Blättern zum Ausdruck kommt.

Die Turionien der Utricularien stellen stark gestauchte Sprossachsen mit dicht stehenden, eng anliegenden Knospenblättern dar. Nach den Beschreibungen von WINSTON & GORHAM (1979) tragen diese Blätter Trichome, die eine muköse, die Turionien umhüllende Matrix produzieren. Die Turionien zeichnen sich weiterhin durch Stärkeeinlagerungen und im Vergleich zu voll entwickelten Pflanzen durch einen geringen Wassergehalt aus, wie

von MAIER (1973) am Beispiel von *Utricularia vulgaris* gezeigt wurde. Die Bildung der Turionen, die als saisonale Fragmentation betrachtet werden kann, erfolgt im Spätsommer. Sie kann nach MAIER (1973) und LUTHER (1951) aber bei Niedrigwasserständen bereits zu einem früheren Zeitpunkt induziert werden und sichert dann die Persistenz der Individuen in der darauffolgenden Austrocknungsphase. Die ausgereiften Turionen lösen sich in der Regel im Spätherbst von der absterbenden Mutterpflanze, treiben an der Wasseroberfläche und frieren bei weiter sinkenden Temperaturen im Eis ein, wobei sie ihre Keimfähigkeit zumeist nicht verlieren. So zeigten WINSTON & GORHAM (1979), dass aus dem Eis entnommene Turionen von *Utricularia vulgaris* eine Frosthärtung entwickelt haben und Temperaturen bis zu -8°C , nicht aber von -12°C überdauern können. Im späten Winter nimmt diese Frosthärtung ab und die Bereitschaft zum Austreiben wird nach Aufhebung einer endogenen Hemmung durch exogene Faktoren wie Tageslänge und Wassertemperatur gesteuert. Bezeichnend ist, dass es zwischen den einzelnen *Utricularia*-Arten Unterschiede in der Bereitschaft zum Austreiben der Turionen gibt. So zeigt HARTMANN (1967), dass *Utricularia minor* im Vergleich zu *Utricularia vulgaris* offenbar stärker wirksame interne Kontrollsysteme besitzt, die ein frühzeitiges Austreiben der Turionen unterbinden.

3. Das Untersuchungsgebiet

3.1. Die Gewässerauswahl

Um eine höhere Repräsentativität bei der Festlegung der Untersuchungsgewässer zu erreichen, wurden im Gesamtrahmen der pleistozänen Sandlandschaften verschiedene Naturräume abgedeckt. Für die physikochemische Gewässeruntersuchung war von Bedeutung, dass instabile Parameter, die nicht direkt im Gelände bestimmt werden konnten, möglichst schnell nach der Probeentnahme im Labor analysiert wurden. Mit der Möglichkeit, die Laboreinrichtungen des Institutes für Geobotanik der Universität Hannover sowie der Station „Heiliges Meer“ in Hopsten (Außenstelle des Westfälischen Museums für Naturkunde, Münster) nutzen zu können, waren die genannten Kriterien erfüllt, um das Untersuchungsgebiet auf Westfalen, das angrenzende südwestliche Niedersachsen und die Hannoversche Moorgeest bis hin zur Lüneburger Heide auszudehnen. Um auch für die Art *Utricularia intermedia* eine standörtliche Charakterisierung vornehmen zu können, wurde zusätzlich das in Ostfriesland liegende NSG Ochsenweide, in dem sich nach GARVE (1998) die einzigen aktuellen Siedlungsgewässer von *Utricularia intermedia* in Niedersachsen befinden, in die Untersuchungen einbezogen.

Als Datenbasis für die Auswahl der Untersuchungsgewässer konnten die Fundortmeldungen für Rote Liste Arten des Niedersächsischen Landesamtes für Ökologie (NLÖ) aus den Jahren 1984-1992 sowie des Biotopkatasters der Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten in Nordrhein-Westfalen (LÖBF) aus den Jahren 1981-1992 ausgewertet werden. Das *Utricularia minor*-Vorkommen wurde im Untersuchungsgebiet anhand von 43 Einzel-Fundmeldungen in 27 Gewässergruppen überprüft und konnte nur noch in 18 Gewässergruppen bestätigt werden. Als Ursache für den Rückgang von *Utricularia minor* kann in drei von neun Fällen der Verlust der Gewässerstruktur genannt werden, die durch Grundwasserabsenkungen oder straßenbauliche Veränderungen beseitigt wurde. Die Auswertung der *Utricularia vulgaris*- und *Utricularia australis*-Fundmeldungen, die auf Grund der Datenvorgabe des NLÖ und der LÖBF hier als *Utricularia vulgaris* agg. zusammengefaßt werden, ergab 89 Einzel-Fundmeldungen in 49 Gewässergruppen. Während das Vorkommen von *Utricularia vulgaris* agg. in 34 Gewässergruppen belegt wurde, konnten 15 Fundorte dagegen nicht bestätigt werden. Neun dieser früheren Fund-

orte zeichneten sich durch den Verlust der Gewässerstruktur aus. Für *Utricularia intermedia* wurde die Fundmeldung im NSG Ochsenweide überprüft und bestätigt. Auch die Fundortangabe von *Utricularia stygia* im NSG Langenbergteich konnte belegt werden.

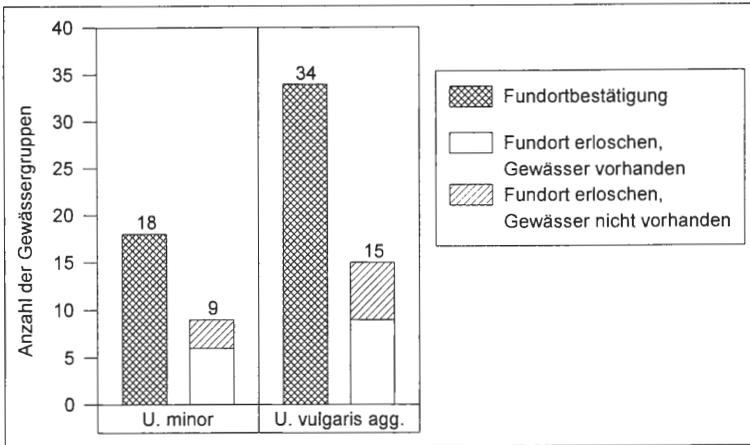


Abb. 1: Ergebnis der Überprüfung von *Utricularia minor*- und *Utricularia vulgaris* agg.-Fundmeldungen des Niedersächsischen Landesamtes für Ökologie (1984-1992) sowie des Landesamtes für Ökologie, Bodenordnung und Forsten NRW (1981-1992) in den Jahren 1996/1997.

3.2. Naturräumlicher Überblick

Das Untersuchungsgebiet umfaßt zum einen die Region der westfälischen Tieflandsbucht und des westfälischen Tieflandes, zum anderen die Region des Weser-Aller-Flachlandes und der Lüneburger Heide sowie mit einem Untersuchungsgewässer auch das Gebiet der Ostfriesischen Geest (s. Abb. 2). Die Einteilung in Regionen ergibt sich aus der naturräumlichen Gliederung Deutschlands, die von den natürlichen Landschaftsfaktoren, wie Relief, Geologie, Boden, Klima und Vegetation ausgeht und eine klare Differenzierung unterschiedlich strukturierter Landschaftsraumeinheiten erlaubt. Die Naturräume des Untersuchungsgebietes werden von MEISEL (1959a-c, 1960a, 1960b, 1961a, 1961b, 1964) beschrieben und sind in Abb. 3 und Abb. 4 dargestellt.

3.2.1. Geologie und Geomorphologie

3.2.1.1. Entstehungsgeschichte

Maßgebend für die geomorphologische Gestaltung des norddeutschen Flachlandes waren die drenthezeitlichen Eisvorstöße des Saale-Komplexes, die über das Gebiet hinaus weit nach Süden reichten und weitgehend die Ablagerungen der älteren Elster-Vereisung erodierten und aufarbeiteten bzw. diese mit neuen Sedimenten überdeckten. Besonders markant ist der Rehburger Stauchendmoränenzug, der nach TEMLITZ (1991) in west-östlicher Richtung über die Höhen von Uelsen, Fürstenau, Damme und Rehburg-Loccum bis über Braunschweig hinaus verläuft. Nach CASPERS et al. (1995) überschritten die skandinavischen Gletscher während der Weichsel-Kaltzeit die Elbe nicht mehr und das Altmoränengebiet lag im Bereich des Permafrostbodens, dessen sommerliche Auftauschicht zu

Bodenfließen und in Trockenzeiten zu Auswehungen neigte. Das trocken-kalte Klima des Weichsel-Hochglazials führte am Mittelgebirgsrand zur Ablagerung von Löss, während im Flachland feinsandhaltiger, kalkfreier Schluff, sogenannter Sandlöss auftritt. Im ausgehenden Weichselglazial kam es sowohl auf der Geest als auch in den Niederungen zur Aufwehung von Flugdecksanden mit einer Stärke von meist ein bis zwei Metern.

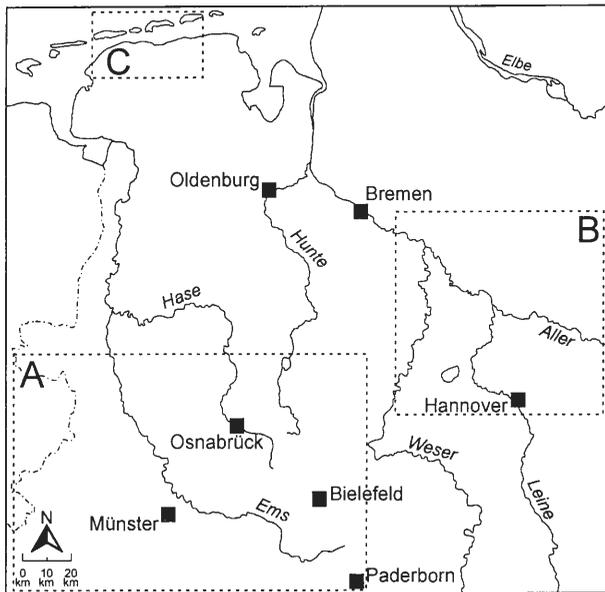


Abb. 2: Lage des Untersuchungsgebietes mit Kennzeichnung der Teilgebiete A, B und C.

Die wichtigsten Flussgebiete Nordwestdeutschlands mit Ems, Vechte, Hase, Hunte, Weser, Aller und Elbe bildeten sich in der heutigen Form erst im Spätglazial. Zu dieser Zeit wirkte sich die beginnende Klimaerwärmung gravierend auf die fluviatile Dynamik aus, was nach POTT (1990) spätestens im Alleröd einen Umschwung vom „braided river“ zum mäandrierenden Fluss mit ganzjährig verteilter Wasserführung zur Folge hatte. Sie führte im Ober- und Mittellauf zur Ausräumung der Talböden mit geringer Einsenkung der Aue in die Niederterrasse, während am Unterlauf die Ablagerungen der mäandrierenden Flüsse auf die eiszeitliche Niederterrasse übergriffen.

Im Holozän kam es auf Grund des zunehmend atlantischer geprägten Klimas in Niederungen, Senken und Hanglagen zu groß- und kleinflächigen Vernässungen, die je nach edaphischen und hydrologischen Ausgangsbedingungen zur Ausbildung minerotropher Niedermoore oder ombrotropher Hochmoore führen konnten. Diese Entwicklungstendenz zeigen auch die Seen und Weiher, deren Entstehung in Norddeutschland häufig auf Windausblasung und periglaziale Formbildungsprozesse, aber auch auf Erdfallbildung infolge Salzauslaugung im Untergrund zurückgeht.

3.2.1.2. Beschreibung der Naturräume

Die quartäre Strukturierung des norddeutschen Tieflands führt zur Entstehung vielfältig gestalteter Landschaften. Die einzelnen Naturräume, in denen die untersuchten *Utricularia*-Gewässer liegen, werden im folgenden vorgestellt (s. Abb. 2, Abb. 3 und Abb. 4):

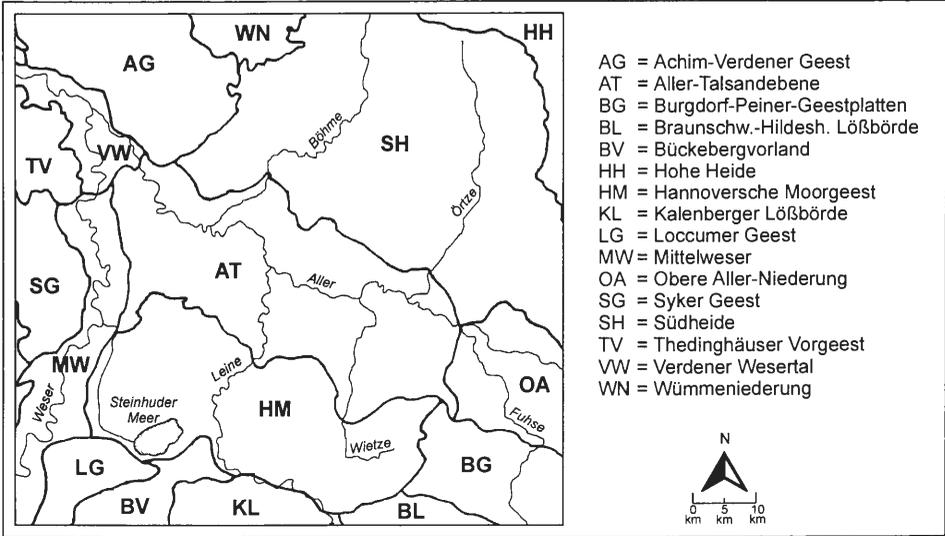


Abb. 3: Übersichtskarte der naturräumlichen Gliederung des Untersuchungsgebietes, Teilgebiet A.

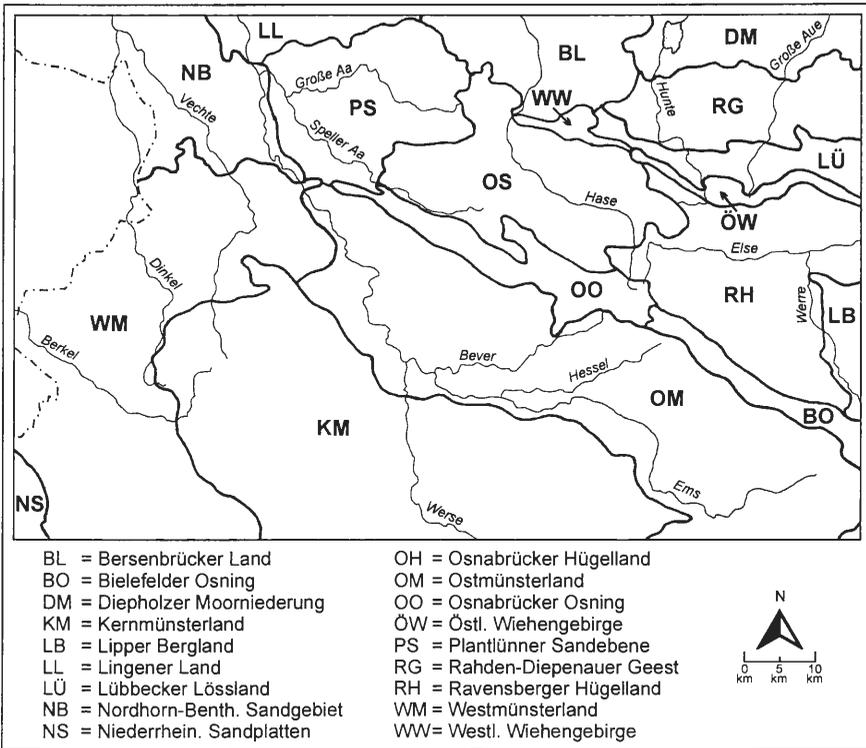


Abb. 4: Übersichtskarte der naturräumlichen Gliederung des Untersuchungsgebietes, Teilgebiet B.

Die westfälische Tieflandsbucht stellt ein nach Westen geöffnetes Kreide-Schichtstufenbecken dar, dessen Kern aus kreidezeitlichen Sedimenten, z.B. am nordwestlichen Rand des Kernmünsterlandes mit dem Altenberger Rücken und den Baumbergen, inselartig an die Oberfläche tritt. Die Ablagerungen der Oberkreide liegen aber meist unter einer bis zu 20 m mächtigen saaleiszeitlichen Sedimentdecke. Im Untersuchungsgebiet des nördlichen Westmünsterlandes sowie des Ostmünsterlandes mit der Emssandebene und der Senne sind es fluvioglaziale Sande, die weite Flächen einnehmen. Vor allem am Westrand in Richtung niederländischer Grenze kommen Talsandablagerungen und Moorbildungen hinzu.

Im Norden wird die westfälische Tieflandsbucht durch den Bentheimer Berg begrenzt, der nach MÜLLER-WILLE (1966) in tektonischer Hinsicht die westliche Fortsetzung der Osningachse bildet und aus Kreidesandsteinschichten aufgebaut wird. Der hier untersuchte Abschnitt der sich nördlich anschließenden Nordhorn-Bentheimer Sandebene sowie der Plantlünner Sandebene wird im Vorfeld der Lingener, Baccumer und Fürstenaauer Endmoränenzüge durch ausgedehnte Talsandplatten und Niederungen bestimmt. Diese setzen sich weiter östlich im Bersenbrücker Land zwischen Wiehengebirge und dem Dammer Endmoränenbogen fort. Zur Diepholzer Moorniederung nimmt allerdings der Anteil der grundwassernahen Niederungen mit Hoch- und Niedermooren zu. Der Naturraum der Rahden-Diepenauer Geest mit den nach Norden gerichteten Oberläufen der Hunte und der Großen Aue wird durch kreidezeitlichen Untergrund geprägt, dessen Gesteinsschichten durch Bergrücken und kleinere Bodenwellen das Bild der Landschaft prägen. In den Niederungen bedingen die wasserstauenden Kreideschichten hingegen Vernässungen, die nach MEISEL (1959b) zur Bildung von Hoch- und Niedermooren führten.

Östlich der Weser erstreckt sich das Untersuchungsgebiet der Hannoverschen Moorgeest, die dem Endmoränenzug der Loccumer Geest sowie der Kalenberger Lössbörde nördlich vorgelagert ist. Sie stellt eine wellige Geestlandschaft dar, deren naturräumliches Gefüge nach MEISEL (1960b) in dem Wechsel von vorwiegend in ost-westlicher Richtung verlaufenden Diluvialrücken (Endmoränen, Kames und Oser) und dazwischenliegenden flach- und hochmoorerfüllten Niederungen zum Ausdruck kommt.

Als größter Fluss des östlichen Niedersachsens prägt die Aller im Untersuchungsgebiet die naturräumlichen Einheiten der Aller-Talsandebene und der Oberen Allerniederung. Der geologische Untergrund des Aller-Urstromtales besteht aus fluvioglazialen Sanden, die im Postglazial zunehmend von Auelehmen überdeckt wurden. Über die Überschwemmungsflächen heben sich Niederterrassenplatten, die aus trockenen Talsandplatten sowie feuchteren Talsandmulden aufgebaut sind. Weiterhin entstanden im gesamten Talbereich im Spätglazial und in der frühen Nacheiszeit durch Ausblasung der Talsandebenen bis zu 12 m hohe Dünen, die nach SEEDORF & MEYER (1992) bis in die Zeit des Heidebauerntums immer wieder umgelagert wurden. So zieht sich z.B. am Nordrand des Allertales ein breiter Dünenstreifen von Hodenhagen bis Celle entlang.

Nördlich des Allertales schließen sich die Geestlandschaften der Lüneburger Heide mit der untersuchten Region der Südheide an. Dieses durch Schmelzwassersande geprägte Gebiet wurde im Warthestadium, in der die Endmoränenzüge der Hohen Heide entstanden, von der Saale-Vereisung nicht mehr erreicht. Nach VÖLKSEN (1984) wechseln trockene Sandplatten und Geschiebelehmflächen mit Hoch- und Niedermooren, die sich in den durch Schmelzwässer ausgewaschenen Vertiefungen bildeten.

Der nordwestdeutsche Küstenraum wird, neben den ostfriesischen Düneninseln und Sandplatten, durch den holozänen Sedimentkörper der Ostfriesischen Seemarschen geprägt, der sich im Zuge der Meerestransgressions- und Meeresregressionsphasen bildete und mit Niedermoortorfen durchsetzt ist. Die niedrigen Geestplatten der Ostfriesischen

Geest schließen sich nach Süden an die Marsch an und werden nach OVERBECK (1975) von umfangreichen Vermoorungen, wie dem ostfriesischen Zentralmoor und dem Hochmoorkomplex nordwestlich von Aurich, eingenommen.

3.2.2. Klima

Nordwestdeutschland gehört klimatisch zur feuchttemperierten Zone Europas und wird durch atlantische Tiefausläufer mit vorherrschenden West- und Südwestwinden bestimmt. Nach HOFFMEISTER (1937) wird das Klima jedoch innerhalb des Flachlandes mit wachsender Entfernung zur Küste kontinentaler.

Im Nordseeküstenkreis, in dessen Bereich die Ostfriesische Geest mit dem Untersuchungsgebiet der Ochsenweide liegt, zeigt der Jahresgang der Temperatur einen ausgeglichenen Verlauf mit abgeschwächter Sommerwärme und milden Wintern. Die durchschnittliche Temperatur liegt bei 8,7 °C (Klimastation Langeoog, s. Tab. 1) und ist mit den Daten der nordwestdeutschen Tieflandsregionen vergleichbar. Die mittleren jährlichen Niederschlagsmengen von 726,1 mm verteilen sich relativ gleichmäßig auf das Jahr, zeigen aber in der zweiten Jahreshälfte ein leichtes Maximum.

Tab. 1: Mittlere Jahrestemperatur [°C] und Niederschlagsmenge [mm/a] ausgewählter Klimastationen im Zeitraum 1961-1990 (MÜLLER-WESTERMEIER 1996), * = Zeitraum 1951-1980 (STRÄSSER 1993).

Klimastation	Langeoog (5 m ü. NN)	Lingen (22 m ü. NN)	Münster (62 m ü. NN)	Gütersloh (72 m ü. NN)	Rahden (42 m ü. NN)
Niederschlag [mm/a]	726,1	798,8	758,1	762,4	692,0
Jahresmittel der Temperatur [°C]	8,7	9,4	9,4	9,2	9,0

Klimastation	Nienburg (26 m ü. NN)	Hannover (53 m ü. NN)	Celle* (55 m ü. NN)	Soltau (77 m ü. NN)	Unterlüß (98 m ü. NN)
Niederschlag [mm/a]	703,6	655,6	698,0	811,2	800,5
Jahresmittel der Temperatur [°C]	9,0	8,9	8,7	8,4	8,1

Auch die Westfälische Bucht und das Westfälische Tiefland zeichnen sich durch ein ozeanisches Klima mit geringen Temperaturschwankungen aus. Das Tiefland der Plantünner Sandebene erhält im Vergleich zum Nordseeküstenkreis etwas höhere Mengen an Jahresniederschlägen (Klimastation Lingen: 798,8 mm/a). In der westfälischen Bucht beträgt die Jahresmenge der Niederschläge im Mittel über 700 mm mit einem Maximum im Juli (Südosten) bzw. im August (Nordwesten). Eine klimatische Übergangsposition nehmen dort nach MÜLLER-WILE (1966) das euatlantische Westmünsterland und das subatlantische Ostmünsterland ein. Die Niederschlagsmenge steigt wiederum in der Senne, die zum Luvgebiet des Lippischen Waldes und des Osnings gehört, auf über 800 mm pro Jahr an.

Weiter östlich, im Untersuchungsgebiet der Hannoverschen Moorgeest und der Allertalsandebene nimmt der kontinentale Klimaeinfluss zu, was sich in einer Abnahme der Niederschlagsmenge und einer Erhöhung der Lufttemperatur-Jahresamplitude zeigt. Die durchschnittlichen Jahresniederschlagsmengen liegen in Hannover bei 655,6 mm bzw. in Celle bei 698,0 mm (Tab. 1). Im Luvbereich der Moränenzüge der Lüneburger Heide steigen die Werte wieder auf ca. 800 mm pro Jahr an.

3.2.3. Böden

Die Böden stellen wichtige Strukturelemente der Naturräume dar und prägen mit ihren spezifischen physikalisch-chemischen Eigenschaften die qualitative und quantitative Artenzusammensetzung der Phytozönosen. Die Vegetation wirkt wiederum auf die Pedogenese ein, indem sie z.B. das Ausgangsmaterial der organischen Bodensubstanz liefert. Im Umfeld der Gewässer beeinflussen die Bodeneigenschaften die Wasserzuführung sowie durch Einwaschungen und Austauschprozesse in gewissem Rahmen auch den Nährstoffgehalt der Gewässer.

Nach ROESCHMANN (1971) sind im Einflussbereich des kühl-gemäßigten Klimas der nordwestdeutschen Geestlandschaft Podsole, Braunerden und Parabraunerden die vorherrschenden Bodentypen der grundwasserfernen Standorte. In der Umgebung der Gewässer dominieren dagegen Böden mit hydrogenen Merkmalen. Unter Stauwassereinfluß entstanden Pseudogleye, die überall dort verbreitet sind, wo das Einsickern des Niederschlagswassers in den Untergrund durch verdichtete Geschiebelehmsschichten der saalezeitlichen Moränen behindert wird. Gleye bildeten sich in Tälern und Senken unter Grundwassereinfluss. Hierbei handelt es sich nach SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL (1998) um nachhaltig vom Grundwasser beeinflusste Böden mit einem oberen, zeitweise grundwassererfüllten Oxidationshorizont und einem unteren, ständig grundwassererfüllten Reduktionshorizont. Während die Böden der Flussauen eine wechselnde Horizontfolge aus fluviatilen Sedimenten zeigen, sind die sedimentären Schichtungen der Marschböden an der Nordseeküste unter Einfluss von Ebbe und Flut entstanden. Die Böden der Nieder- und Hochmoore bestehen aus einem mehr als 30 cm mächtigen Humus-Horizont mit Torf als Humus-Form. Die Torfe bildeten sich unter ständiger Vernässung durch eine starke Humifizierung und anschließende Konservierung der Pflanzenreste.

Die subhydrischen Böden, die im Hinblick auf die Standortansprüche der *Utricularia*-Arten von besonderem Interesse sind, werden vor allem anhand der Struktur und der Chemie ihrer organischen Sedimente charakterisiert. Diese setzen sich aus humifiziertem sowie schwach- oder unzersetztem Material zusammen. Nach der Gliederung von FISCHER (1984) ergibt sich eine charakteristische, vertikale Horizontabfolge, die zu unterschiedlich ausgeprägten Bodentypen führt. Dabei liegt der mit dem Wasserkörper in Kontakt stehende Oxidationshorizont über dem Reduktionshorizont, welcher infolge biologischer Abbauprozesse durch ein Sauerstoffdefizit gekennzeichnet ist. Daran schließt sich das mineralische Ausgangsmaterial der Bodenbildung oder das nicht in die Bodenbildung einbezogene Fremdmaterial an.

Im folgenden werden die in den Untersuchungsgewässern verbreiteten subhydrischen Bodentypen nach der Einteilung von FISCHER (1984) dargestellt:

Rohboden (= Protopedon): Dieser Boden weist bei einem Humusgehalt von unter 1 % eine geringe Sedimentation organischer Substanz auf. Er ist charakteristisch für die durch Sand- und Kiesentnahme neu geschaffenen Gewässer sowie für die Litoralabschnitte in oligotrophen Gewässern, die auf Grund stärkerer Wellenbewegung keine Sedimentation aufweisen.

Dy: Der Braunschlammboden hat saure Eigenschaften und besteht aus einer dunkelbraunen organischen Masse, die durch Ausflockung der im Wasser gelösten organischen Verbindungen entstanden ist. Er zeigt auf Grund einer geringen biologischen Aktivität keine nennenswerte Bodenbildung. Im Untersuchungsgebiet ist der Dy charakteristisch für die Torfstichgewässer sowie für nährstoffarme Kleingewässer in Heidelandschaften.

Gyttja: Der Grauschlammboden bildet sich in gut durchlüfteten Gewässern und weist in Abhängigkeit von der Trophie verschiedene Entwicklungsstadien auf. Während die oligotrophe Gyttya nur aus einer vollständig oxidierten, organischen Schicht besteht, ist in der eutrophen Gyttya der Reduktionshorizont deutlich ausgebildet. Der Bodentyp der Gyttya ist in den verschiedenen trophieabhängigen Ausbildungen in den basenreicheren Untersuchungsgewässern häufig anzutreffen.

Sapropel: Bei Zuführung großer Mengen organischer Substanz oder NH_4 -Verbindungen bildet sich unter reduzierenden Bedingungen ein Faulschlammboden aus. Charakteristisch ist die tiefschwarze Farbe sowie der durch Fäulnisbakterien verursachte Geruch nach Schwefelwasserstoff und Methan. Im Gebiet ist nur in wenigen der *Utricularia*-Gewässer ein Sapropel ausgebildet.

Die Ausbildung der subhydrischen Böden richtet sich vor allem nach dem mineralischen Ausgangsmaterial der Bodenbildung sowie dem Alter und der Trophie der Gewässer. Dabei kann in den künstlich angelegten bzw. durch Bodenentnahme eingetieften Gewässern die Horizontabfolge und Horizontmächtigkeit der Gewässerböden von den beschriebenen Typen abweichen, da der Prozeß der Sedimentation erst bzw. erneut zum Zeitpunkt des gewässertechnischen Eingriffes einsetzt.

3.3. Lage der Untersuchungsgewässer einschließlich der *Utricularia*-Fundorte

Im folgenden werden die 43 untersuchten Gewässergruppen einzeln, ihrer naturräumlichen Zuordnung entsprechend, vorgestellt. Dabei wird innerhalb der einzelnen Untersuchungsflächen sowohl auf gebietsspezifische Charakteristika als auch auf die Fundorte der verschiedenen *Utricularia*-Arten eingegangen. Die Lage der Gewässergruppen ist in Abb. 5 (Nr. 1-18) und Abb. 6 (Nr. 19-42) dargestellt.

Gewässer im Westmünsterland:

NSG Ammeloer Venn (Nr. 1), TK 3806 Vreden: Das Ammeloer Venn und das auf niederländischer Seite liegende Haaksbergerveen wurden seit der 1939 beginnenden schrittweisen Unterschutzstellung wiedervernäßt. Auf die Moorstruktur deuten heute nur noch Restflächen mit einer Größe von ca. 20 ha entlang des Grenzpfades hin. Dort sind es Bereiche mit regelmäßig angeordneten wasserführenden Torfstichen, in denen die Fundpunkte von *Utricularia minor* liegen.

NSG Lüntener Fischteich (Nr. 2), TK 3807 Altstätte: Der Kernbereich des 2 km nordwestlich von Lünten liegenden Gebietes wird von einem 200 x 400 m² großen, weniger als 2 m tiefen Heideweiher gebildet. Die *Utricularia minor*-Bestände verteilen sich auf den gesamten Uferbereich, haben aber ihre maximale Ausdehnung in den nordöstlichen Uferabschnitten.

Blutfeld bei Wüllen (Nr. 3), TK 3907 Ottenstein: Das im Naturraum des Almsieker Waldes gelegene Blutfeld ist Teil eines ausgedehnten Waldgebietes. Am Nordostrand des Gebietes, 4 km südsüdwestlich von Wüllen, befinden sich drei Teiche inmitten einer kleinen Lichtung. Das zentrale (Nr. 3 a) und das westlich (Nr. 3 b) liegende Kleingewässer mit einer Wasserfläche von jeweils etwa 30 m² werden von *Utricularia australis* besiedelt.

NSG Amtsvenn (Nr. 4), TK 3807 Altstätte: Das 1983 unter Schutz gestellte Gebiet umfaßt das Hündfelder Moor und das eigentliche Amtsvenn. Durch Verschließen der Haupt- und Nebenfluter wurde das großflächig abgetorfte Moor wiedervernäßt. Im Südosten des Gebietes wurden kleine, nur wenige Quadratmeter große Torfstiche mit *Utricularia minor*-Vorkommen untersucht.

NSG Gildehauser Venn (Nr. 5), TK 3708 Gronau: Das Gildehauser Venn liegt etwa 3,5 km südlich von Gildehaus auf der Wasserscheide zwischen Dinkel und Vechte. Das heutige Erscheinungsbild des Vennis wird durch alte, teilweise verfallene Torfstiche geprägt. In mehreren zentral gelegenen, nur wenige m² großen Torfstichen konnte das Vorkommen von *Utricularia minor* bestätigt werden.

Weihar am Achterberg bei Gildehaus (Nr. 6), TK 3708 Gronau: Das Gewässer liegt 4 km in WSW-Richtung von Gildehaus am Achterberg. Der extensiv genutzte Fischteich hat einen Durchmesser bis zu 100 m und zeichnet sich im Süden durch einen flach auslaufenden Uferbereich aus, in dem *Utricularia australis* nachgewiesen wurde.

Teich am Bentheimer Berg (Nr. 7), TK 3609 Schüttorf: Das Gewässer liegt 2,5 km östlich von Bentheim in einem Steinbruch am Bentheimer Berg. Das durch Erlen stark beschattete Gewässer wird am Westufer von *Utricularia australis* besiedelt.

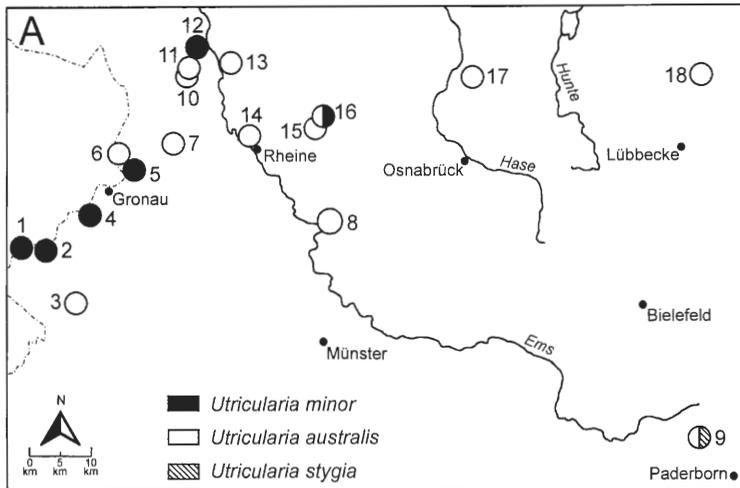


Abb. 5: Vorkommen von *Utricularia minor*, *U. australis* und *U. stygia* in den Gewässergruppen 1-18, Teilgebiet A.

Gewässer im Ostmünsterland:

NSG Hanfteich (Nr. 8), TK 3811 Emsdetten: Im Emssandgebiet, 1,2 km südöstlich von Saerbeck, liegt der 100 x 200 m² große und weniger als 1 m tiefe Heideweihar. Das Vorkommen der Art *Utricularia australis* beschränkt sich auf wenige Quadratmeter am Südwestufer des Weihers.

NSG Langenbergteich (Nr. 9), TK 4218 Paderborn: Der 3 km nordwestlich von Sennelager gelegene Heideweihar Langenbergteich gliedert sich in mehrere Teilbereiche. Untersucht wurde sowohl der etwa 20 bis 50 cm tiefe Gewässerabschnitt im Osten mit Vorkommen von *Utricularia australis* und *Utricularia stygia* (Nr. 9 a) als auch der bis zu 1,5 m tiefe Gewässerabschnitt im Nordwesten, in dem nur *Utricularia australis* zu finden ist (Nr. 9 b).

Gewässer im Nordhorn-Bentheimer Sandgebiet:

Fischteich im Lescheder Feld (Nr. 10), TK 3509 Lingen Süd: Im Lescheder Feld liegt etwa 4 km westlich von Leschede ein Teichgebiet, das durch Sandabtragung geschaffen wurde. Aufgrund des Vorkommens von *Utricularia australis* wurde das südlich gelegene Gewässer in die Untersuchungen einbezogen.

Gräben am Bernter Moor (Nr. 11), TK 3509 Lingen Süd: 5 km westlich von Bernte im ehemaligen Bernter Moorgebiet befinden sich schmale, bis zu 1 m breite Drainagegräben mit Vorkommen von *Utricularia australis*. Der untersuchte Graben 11 b wird nur unterhalb der Einmündung des Stichgrabens 11 a von *Utricularia australis* besiedelt.

Gewässer im Lingener Land:

Teich im Lohner Sand bei Hanekenfähr (Nr. 12), TK 3509 Lingen Süd: Das Gewässer liegt 2 km westlich der Einmündung des Ems-Vechte-Kanals bei Hanekenfähr in die Ems. In einer vermoorten Ausblasungsmulde befindet sich ein durch Sandabtragung entstandener, etwa 4 x 20 m großer Teich, der von ausgedehnten *Utricularia minor*-Beständen eingenommen wird.

Gewässer in der Plantlünner Sandebene:

Altgewässer der Großen Aa bei Bramsche (Nr. 13), TK 3510 Lünne: Das 2 km südlich von Bramsche liegende Gewässer zeichnet einen alten Mäander der Großen Aa nach. Das Altgewässer, in dem *Utricularia australis* siedelt, hat eine Ausdehnung von 6 x 30 m.

Moor bei Rheine (Nr. 14), TK 3610 Salzbergen: An der Grenze zwischen Niedersachsen und Nordrhein-Westfalen liegt 4 km nordwestlich von Rheine im Naturraum des Listruper Sandes eine vermoorte Senke. Im Ostteil des Kleinstmoores liegt ein 8 x 8 m großes Torfstichgewässer mit Vorkommen von *Utricularia australis*.

NSG Knollmanns Meerkott (Nr. 15), TK 3611 Hopsten: Das NSG Knollmanns Meerkott liegt 4 km nördlich von Hörstel. *Utricularia australis* kommt sowohl in dem östlichsten der beiden Erdfallgewässer (Nr. 15 a) als auch in einem unmittelbar daran angrenzenden Sekundärgewässer (Nr. 15 b) vor, von dem sich bei hohen Wasserständen weitere Kleinstgewässer (Nr. 15 c-d) abtrennen lassen.

NSG Heiliges Meer (Nr. 16), TK 3611 Hopsten: Das NSG Heiliges Meer liegt ca. 4 km südöstlich der Gemeinde Hopsten (s. POTT 1999). Die hier als Heidekolke bezeichneten Kleingewässer werden zum Teil von *Utricularia*-Arten besiedelt. *Utricularia australis* kommt rezent in einem deutlich trichterförmigen Kolk (Nr. 16 d) und in einem unmittelbar daran angrenzenden Flachgewässer (Nr. 16 e) vor. *Utricularia minor* wurde in einer 100 m langen Flachsente (Nr. 16 f) aufgefunden.

Gewässer im Bersenbrücker Land:

NSG Vallenmoor (Nr. 17), TK 3514 Vörden: Im Zentrum des 2 km südöstlich von Margarten liegenden Vallenmoores befindet sich ein etwa 250 x 50 m großer See. Er stellt ein bis zu 3 m tiefes Torfstichgewässer dar, das von einem Drainagegraben durchflossen wird. In der Verlandungszone des Gewässers, dessen Nordostufer (Nr. 17 a) und Südufer (Nr. 17 b) in die hydrochemischen Analysen einbezogen wurden, kommt *Utricularia australis* vor. Von den zahlreich vorhandenen kleinen Torfstichen am Moorrande wird auch ein 7 x 10 m großes Flachgewässer im Osten des Schutzgebietes von *Utricularia australis* besiedelt.

Gewässer in der Rahden-Diepenauer Geest:

NSG Weißes Moor (Nr. 18), TK 3518 Diepenau: Das Weiße Moor liegt 2,5 km nordwestlich von Diepenau in einer Niederung der Varl-Rahdener Moorgeest. Am Südostrand des Naturschutzgebietes befindet sich ein im Grünland liegender Teich, in dem Vorkommen von *Utricularia australis* nachgewiesen wurden.

Gewässer in der Hannoverschen Moorgeest:

Drainagegraben am Südbach der Meerbruchswiesen (Nr. 19), TK 3521 Rehburg: In den Meerbruchswiesen liegt ein schmaler, in den Südbach entwässernder Drainagegraben, in dem *Utricularia vulgaris* auftritt. Der untersuchte Fundort befindet sich 2 km südöstlich von Rehburg im Feuchtgrünland.

Drainagegraben am Nordbach der Meerbruchswiesen (Nr. 20), TK 3521 Rehburg: Dieser Drainagegraben, der Vorkommen von *Utricularia vulgaris* aufweist, befindet sich in der Niederung der Meerbruchswiesen zwischen Rehburg und dem Steinhuder Meer. Er stellt einen 200 m langen Stichgraben dar, der am östlichen Ortsrand von Rehburg in den Nordbach entwässert.

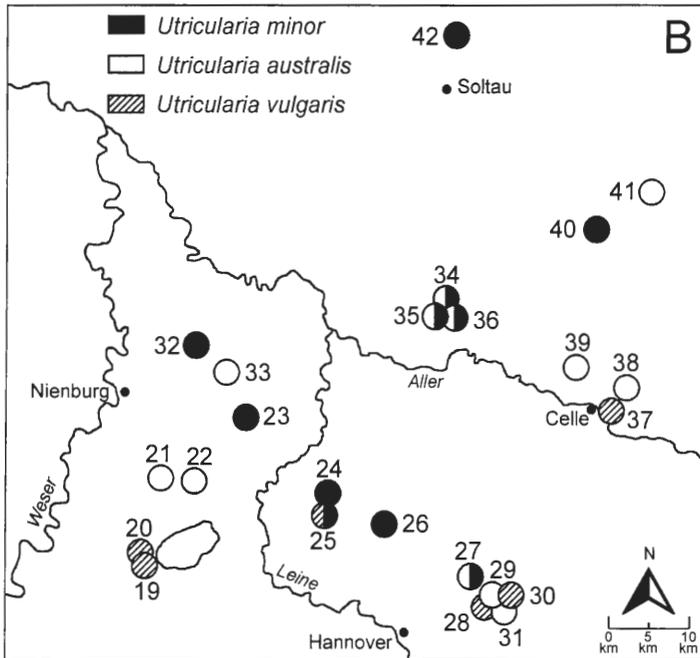


Abb. 6: Vorkommen von *Utricularia minor*, *U. australis* und *U. vulgaris* in den Gewässerguppen Nr. 19-42, Teilgebiet B.

Neues Moor bei Husum (Nr. 21), TK 3421 Husum: Das 1 km von Husum in WSW-Richtung gelegene Neue Moor wurde drainiert und abgetorft. Das Gewässer am nördlichen Rand des Moores weist Vorkommen von *Utricularia australis* auf. Dieses stark beschattete Torfstichgewässer hat eine Tiefe bis zu 1 m und eine Größe von etwa 6 x 20 m.

Teich im Grinderwald bei Husum (Nr. 22), TK 3421 Husum: Am südlichen Rand des Grinderwaldes, 3 km nördlich von Schneeren, befindet sich eine Gruppe von mehreren, zum Teil aufgestauten Stillgewässern, die als Fischteiche extensiv genutzt wurden. In dem nördlichsten, 20 bis 40 cm tiefen Gewässer siedelt *Utricularia australis*.

Dudenser Moor (Nr. 23), TK 3322 Rethem: Das Dudenser Moor liegt 1 km nördlich der Ortschaft Dudensen in der Niederung der Alpe. Die ehemals vorhandenen Hochmoorflächen wurden zum großen Teil abgebaut. Nur die hier liegende „Torfkuhle“ westlich des Flurstückes „Breiter Specken“ stellt heute noch einen Torfstichkomplex mit hoch anstehendem Wasser dar, in dem *Utricularia minor* in mehreren der bis zu 30 m² großen Gewässern auftritt.

NSG Helstorfer Moor (Nr. 24), TK 3423 Otternhagen: Das Helstorfer Moor liegt etwa 2 km nordwestlich von Scharrel. Am Westrand des Moores befinden sich wassergefüllte, wenige Quadratmeter große Torfstiche, in denen *Utricularia minor* nachgewiesen wurde (Nr. 24 a und b). Ein weiterer Fundort von *Utricularia minor* liegt in einem Torfstichgewässer (Nr. 24 c) etwa 700 m weiter nördlich.

NSG Otternhagener Moor (Nr. 25), TK 3423 Otternhagen: Nordwestlich von Resse liegt das Otternhagener Moor. Im Frielinger Moor, einem südlichen Teilgebiet des Otternhagener Moores, liegen die mit *Utricularia minor* besiedelten Torfstichgewässer Nr. 25 b-j. Weiterhin wurde ein durch Sandabtragung entstandenes Gewässer südöstlich des Otternhagener Moores mit dem Vorkommen von *Utricularia vulgaris* in die Untersuchungen einbezogen (Nr. 25 a).

NSG Bissendorfer Moor (Nr. 26), TK 3524 Hannover Nord: Das Bissendorfer Moor liegt in der Niederung zwischen der Engelbosteler Moorgeest im Süden und den Brelinger Bergen im Norden. Am Südrand des Moores, 500 m südwestlich des Moorkolkes Muswilensee, befindet sich ein 20 m² großes Torfstichgewässer, das sich durch das Vorkommen von *Utricularia minor* auszeichnet.

NSG Altwarmbüchener Moor (Nr. 27), TK 3525 Großburgwedel: Östlich der Wietze-Niederung befindet sich die ehemalige Hochmoorfläche des Altwarmbüchener Moores. Die beiden untersuchten Gewässer (Nr. 27 a und b) liegen 500 m westlich des Autobahnkreuzes Hannover/Kirchhorst. Das von *Utricularia australis* besiedelte Torfstichgewässer 27 a nimmt eine Fläche von etwa 100 m² ein, das zweite Gewässer, in dem sowohl *Utricularia australis* als auch *Utricularia minor* siedeln (Nr. 27 b), hat eine Größe von etwa 10 m².

Sandabtragungsgewässer Ahltener Wald West (Nr. 28), TK 3525 Großburgwedel: Im Ahltener Wald grenzen zwei durch Entnahme von Bodenmaterial entstandene Teiche unmittelbar an die nordwestliche Streckenführung des Autobahnkreuzes Hannover Ost. Der westlichste der beiden Teiche zeichnet sich durch das Vorkommen von *Utricularia vulgaris* aus und umfaßt eine Fläche von etwa 800 m².

Teich im Ahltener Wald Nord (Nr. 29), TK 3525 Großburgwedel: Auf dem Geestrücken des Ahltener Waldes, 400 m westlich der Autobahn A 7, liegt ein 10 x 20 m großer, bis zu 1 m tiefer Teich, der von *Utricularia australis* besiedelt wird.

Erlenbruch im Ahltener Wald Ost (Nr. 30), TK 3525 Großburgwedel: Am Südostrand des Altwarmbüchener Moores, im Übergang zum Ahltener Wald, wurde durch kleinparzellige Abtragung der oberflächennah anstehenden Mergelschichten ein Gewässernetz geschaffen, in dem *Utricularia vulgaris* siedelt. Während die Untersuchungsgewässer Nr. 30 b-c im stark beschatteten Erlenbruch liegen, stellt Nr. 30 a in der nördlich angrenzenden Brachfläche ein weitgehend unbeschattetes Gewässer dar.

NSG In den sieben Bergteilen (Nr. 31), TK 3625 Lehrte: Das Gebiet „In den sieben Bergteilen“ liegt 700 m östlich des Autobahnkreuzes Hannover Ost im Ahltener Wald und stellt eine Sandabtragungsfläche dar, deren zentraler Bereich mehrere Meter tief eingesenkt ist. Der im Ostteil liegende Teich wurde in den letzten Jahren durch Grundwasserspiegelabsenkungen in zahlreiche bis zu 0,5 m tiefe Kleingewässer aufgeteilt, die von *Utricularia australis* besiedelt werden.

Gewässer in der Aller-Talsandebene:

NSG Lichtenmoor (Nr. 32), TK 3222 Rethem: Das drainierte und weitgehend abgetorfte Lichtenmoor gehört naturräumlich zu der westlichen Allertalsandebene, die an den Nienburg-Eystruper Dünenstreifen der Weseraue angrenzt. Das untersuchte 6 m² große Gewässer mit *Utricularia minor*-Vorkommen liegt genau 3,5 km westlich der Siedlung Lichtenhorst in einem unbewaldeten Torfstichkomplex.

NSG Rodewalder Lichtenheide / NSG Steimbker Kühlen (Nr. 33), TK 3322 Steimbke: Am südöstlichen Rand des Lichtenmoores liegen die Flächen der Steimbker Kühlen und der Rodewalder Lichtenheide. Beide Gebiete trennt ein Drainagegraben, der sich im oberen Abschnitt durch temporäre Wasserführung auszeichnet (Nr. 33 d). Die Vorkommen von *Utricularia australis* reichen von dort bis in den unteren Gewässerverlauf mit den

Untersuchungspunkten Nr. 33 e und Nr. 33 f. Weitere Fundorte von *Utricularia australis* befinden sich in einer benachbarten Brache der Rodewalder Lichtenheide mit drei isolierten, 50 bis 100 m² großen Teichen (Nr. 33 a-c).

Fischteiche nördlich der Meißer (Nr. 34), TK 3224 Westenholz: In der Meißer-Niederung, zwischen der Meißer im Süden und dem Ostenholzer Moor im Nordwesten, liegt eine Gruppe von fünf Teichen, die ehemals als Fischteiche genutzt wurden. Diese zwischen 0,3 und 1 ha großen, im Sommer teils austrocknenden Gewässer werden von *Utricularia australis* besiedelt.

Sandabtragungsgewässer südlich der Meißer (Nr. 35), TK 3224 Westenholz: Auf einer Brachfläche zwischen den Meißendorfer Teichen und der Meißer liegen in einer etwa 2 ha großen Sandabtragungsfläche zahlreiche, nur wenige m² große Gewässer, die von *Utricularia minor* und *Utricularia australis* besiedelt werden (Nr. 35 b-d). Eine Ausnahme bildet das am westlichen Rand gelegene Gewässer, in dem nur *Utricularia minor* vorkommt (Nr. 35 a).

Teiche am Gut Sunder bei Meißendorf (Nr. 36), TK 3224 Westenholz: In der Brachfläche 200 m südlich von Gut Sunder bei Meißendorf befindet sich eine Gewässergruppe, die sich durch das Vorkommen von *Utricularia*-Arten auszeichnet. Während der nördliche, etwa 30 m² große Teich von *Utricularia minor* besiedelt wird (Nr. 36 a), kommen in dem südlich daran angrenzenden Gewässer mit einer Fläche von 50 m² sowohl *Utricularia minor* als auch *Utricularia australis* vor (Nr. 36 b).

Gewässer in der Oberen Aller-Niederung:

Allertal bei Celle (Nr. 37), TK 3326 Celle: Südlich der Einmündung der Lachte in die Aller zeichnen zahlreiche Altgewässer den ehemaligen Flusslauf der Aller nach. Es wurden zwei an den westlichen Geestrand der Schwalbenberge sowie des Finkenherdes angrenzende Teiche untersucht, in denen *Utricularia vulgaris* nachgewiesen wurde (Nr. 37 a und b). Weitere Vorkommen dieser Art liegen in einem westlich von Lachtehausen bis zur Lachtemündung reichenden Drainagesystem, dessen Abschnitte südlich der Schwalbenberge (Nr. 37 c) und parallel des Aller-Flusslaufes (Nr. 37 d) in die Analysen einbezogen wurden.

NSG Schweinebruch (Nr. 38), TK 3326 Celle: Nordöstlich von Celle erstreckt sich das am Geestrand liegende Lachendorfer Bruch- und Sandgebiet, in dem sich der weitgehend in Feuchtgrünland umgewandelte Schweinebruch befindet. Etwa 2 km westlich der Ortschaft Bostel liegen zwei bis zu 50 cm tiefe Teiche, deren Größe etwa 6 x 120 m beträgt. Diese Gewässer wurden auf Grund des Vorkommens von *Utricularia australis* untersucht.

Gewässer in der Südheide:

Kiesgrube am Buchholzberg bei Groß Hehlen (Nr. 39), TK 3326 Celle: Im Naturraum der Arloher Sandplatte liegen mehrere Kiesgruben östlich des Buchholzberges. Der westlich der Landstraße L 240 gelegene Aufschluß schneidet grundwassernahe Schichten an und bildet einen flachen, weniger als 50 cm tiefen und etwa 50 m² großen Teich, in dem *Utricularia australis* auftritt.

NSG Heideflächen Mittleres Lüßplateau (Nr. 40), TK 3126 Hermannsburg: Das Gebiet der „Heideflächen Mittleres Lüßplateau“ liegt zwischen Misselhorn und Hiesterhof und wird durch einen kleinräumigen Wechsel von grundwassernahen Senken und erhöhten Sandplatten charakterisiert. Die ehemaligen Heideflächen stellen heute Grünlandbrachen dar, deren östlicher Teil durch Sandabtragung vertieft ist und von zahlreichen Kleingewässern durchzogen wird. In den bis zu 50 cm tiefen Gewässern siedelt *Utricularia minor*.

Diatomitteich bei Ohe an der Sothrieth (Nr. 41), TK 3127 Unterlüß: Südlich der Ortschaft Ohe bei Unterlüß in der Hermannsburger Sandgeest befinden sich zahlreiche Teiche, deren Entstehung auf Abbau der oberflächennahen Kieselgurlager zurückzuführen ist. Das 200 m südlich der Sothrieth gelegene, etwa 0,4 ha große Abbaugewässer zeichnet sich durch das Vorkommen von *Utricularia australis* in einer flachen Bucht am Südufer aus.

NSG Böhmetal bei Huckenrieth (Nr. 42), TK 2925 Bispingen: Das Gebiet liegt etwa 6 km nördlich von Soltau unweit der Siedlung von Huckenrieth. Das Landschaftsbild wird durch Niedermoore geprägt, die östlich an eine Dünenkette angrenzen und westlich in die Böhme-Talaue übergehen. In den untersuchten Gewässern konnte *Utricularia minor* nachgewiesen werden.

Gewässer in der Ostfriesischen Geest:

NSG Ochsenweide (Nr. 43), TK 2311 Esens: Das Geestrandmoor der Ochsenweide, 4 km südwestlich von Esens gelegen, ist Teil des ehemals zusammenhängenden Moorgebietes der Stuhlleide. Die physikochemisch untersuchten Gewässer, in denen *Utricularia*-Arten siedeln, befinden sich am Nordwestrand (Nr. 43 a: *Utricularia vulgaris*-Vorkommen) und im Kernbereich des Moores (Nr. 43 b: *Utricularia vulgaris*- und *Utricularia intermedia*-Vorkommen; Nr. 43 c: *Utricularia minor* und *Utricularia intermedia*-Vorkommen).

3.4. Typisierung der untersuchten *Utricularia*-Gewässer

Das entscheidende Kriterium bei der Auswahl der Untersuchungsgewässer war ihre Besiedlung mit Arten der Gattung *Utricularia*. Die beschriebenen Gewässer können, ungeachtet ihrer individuellen und standortprägenden Merkmale, drei verschiedenen Typen zugeordnet werden, die sich hinsichtlich der Gewässermorphologie, der Entstehung oder der Nutzung ergeben, und zwar in: Drainagegräben, Teiche und Weiher sowie Torfstichgewässer, die im folgenden vorgestellt und gegeneinander abgegrenzt werden (s. Tab. 2).

Drainagegräben: Die untersuchten Drainagegräben, deren Funktion im Abtransport von Wasser aus landwirtschaftlich genutzten Flächen in Bach- und Flusssysteme besteht, nehmen eine vermittelnde Stellung zwischen Still- und Fließgewässern ein. Ihre Standorteigenschaften unterscheiden sich auf Grund des nur in eine Richtung verlaufenden, dem natürlichen Gefälle folgenden Wassertransportes von den Milieubedingungen in Stillgewässern, so dass sie sich als eigener Gewässertyp abgrenzen lassen. In der Vegetationsperiode wird ihre Abflussgeschwindigkeit durch erhöhte Evapotranspiration und durch

Tab. 2: Kurzcharakteristik der untersuchten Gewässertypen mit *Utricularia*-Vorkommen.

Gewässertyp:	Kurzcharakteristik:
Weiher und Teiche	stehende Flachgewässer natürlichen bzw. anthropogenen Ursprungs mit vorwiegend perennierender Wasserführung
Torfstichgewässer	durch bäuerlichen Handtorfstich entstandene Moorgewässer, deren Gewässerrand durch erhöhte Torfrippen gebildet wird
Drainagegräben	künstliche Abflüsse zur Entwässerung landwirtschaftlich genutzter Flächen mit meist geringer Wasserfließgeschwindigkeit

die wasserstauende Wirkung des Pflanzenaufwuchses im Gewässerbett häufig stark reduziert, so dass die Drainagegräben in Stagnationsphasen Stillwassercharakter haben. In den untersuchten Gräben liegt die Breite der Gewässersohle zwischen 1 und 1,5 m, ihre Tiefe beträgt im Sommer meist weniger als 30 cm, im Winter und Frühjahr liegt sie bei etwa 1 m. Aufgrund ihrer geringen Größe sind Drainagegräben zu den Beetgräben zu zählen.

Teiche und Weiher: Die Gruppe der Teiche und Weiher, die in der vorliegenden Untersuchung den größten Teil der Siedlungsgewässer der *Utricularia*-Arten bilden, zählen zu den Stillgewässern und zeigen sich hinsichtlich ihrer flächigen Ausdehnung sehr uneinheitlich. Ihre Größe reicht von wenigen Quadratmetern bis zu einigen Hektar. Mit einer Tiefe von wenigen Dezimetern bis zu maximal vier Metern sind die Gewässer zu flach, als dass sie eine deutliche Gliederung in Litoral und Profundal erkennen lassen. Außerdem kann sich im Sommer auf Grund der geringen Tiefe keine stabile thermische Schichtung mit Epi-, Meta- und Hypolimnion aufbauen, wodurch die Gewässer sich von den dimiktischen Seen der temperaten Zone unterscheiden und zu den Flach- und Kleingewässern überleiten. Für die Klassifizierung dieser Gewässer nach morphologischen Gesichtspunkten zeichnet sich nach ELLENBERG (1973), FELDMANN (1977), WIEGLEB (1980) eine gewisse Unschärfe in der Begriffsdefinition ab. So werden in der limnologischen Typologie von THIENEMANN (1925) die Gewässer mit fehlender Tiefenregion den Weihern zugeordnet, vermitteln aber bei ephemerer Wasserführung zu den Tümpeln. Unter dem Begriff Kleingewässer werden nach MIERWALD (1988) alle kleinräumigen Stillgewässer mit ausdauernder oder periodischer Wasserführung zusammengefaßt. Für FELDMANN (1977) sind Weiher natürliche perennierende Gewässer mit bis zu 5 m Tiefe. Sie sind weiterhin dadurch gekennzeichnet, dass im Laufe eines Sommers mehrfach, bei sehr seichten Weihern sogar täglich, thermische Umschichtungsphasen erfolgen. Im Unterschied zum Weiher wird nach ANT (1971) ein Teich begrifflich nicht durch gewässermorphologische Merkmale, sondern durch die Eigenschaft der künstlichen Entstehung und anthropogenen Nutzung geprägt.

Die hier vorgestellten Untersuchungsgewässer sind anhand der gegebenen Definitionen den Teichen und Weihern zuzuordnen. Da die Gewässer keine auf wenige Monate beschränkte Wasserführung aufweisen, kann der Begriff Tümpel zur Typisierung nicht herangezogen werden. Eine scharfe Abgrenzung von Teichen und Weihern ist in der Praxis nicht aufrechtzuerhalten, da einige der untersuchten Gewässer zwar das Merkmal der natürlichen Entstehung haben, durch die menschliche Einflussnahme aber sekundär überformt werden. Doch auch die Veränderung natürlich entstandener Gewässer durch wasserbauliche Maßnahmen wie Ausräumung (Nr. 9) oder Schaffung von Zu- und Abflüssen (Nr. 6) erschweren die eindeutige Zuordnung als Teich bzw. als Weiher, so dass im folgenden aus pragmatischen Gründen die Gruppe der Teiche und Weiher zusammengefaßt wird.

Torfstichgewässer: Als weiterer Gewässertyp des Untersuchungsgebietes, in dem *Utricularia*-Arten siedeln, sind die Torfstichgewässer zu nennen. Im Zuge der bäuerlichen Abtorfung der Hochmoore sind Torfstiche von unregelmäßiger Gestalt und unterschiedlicher Tiefe entstanden. Nach ANT (1971) und BERTRAM (1988) stellen sie heute wesentliche Bestandteile der Moorreste dar, da nur von diesen Sekundärbiotopen eine Moorregeneration ausgehen kann. Durch die besondere Entstehungsweise lassen sich die Torfstichgewässer sowohl klar von den Teichen und Weihern als auch von den Drainagegräben abgrenzen.

Die Einteilung in Gewässertypen bietet den Vorteil, dass Standortfaktoren erfasst werden, die sich aus den jeweiligen Typen ableiten lassen. Weiterhin können beim Vergleich der *Utricularia*-Arten die drei Gewässertypen isoliert für sich betrachtet werden. Das bedeutet, dass nicht nur für alle Gewässer, sondern auch innerhalb eines Typs die unterschied-

lichen Standortansprüche der einzelnen *Utricularia*-Arten herausgearbeitet werden können. Damit kann z.B. bei der physikochemischen Analyse eine Überbewertung von Unterschieden in den Standortansprüchen der fünf untersuchten *Utricularia*-Arten, die allein durch die Verteilung dieser Arten auf die drei Gewässertypen bedingt werden, vermieden werden.

In Abb. 7 wird deutlich, dass keine gleichmäßige Besiedlung der Gewässertypen mit Arten der Gattung *Utricularia* vorliegt. So ist *Utricularia minor* überwiegend in Torfstichgewässern verbreitet, kann aber auch in Teichen und Weihern vorkommen. *Utricularia australis* und *Utricularia vulgaris* haben ihren Schwerpunkt in Weihern und Teichen. Neben gelegentlichem Auftreten in Torfstichen siedeln sie aber auch in Drainagegräben am Rand landwirtschaftlicher Nutzflächen. Dagegen läßt sich über den Verbreitungsschwerpunkt von *Utricularia intermedia* und *Utricularia stygia* auf Grund der geringen Gewässeranzahl für das Untersuchungsgebiet keine Aussage treffen.

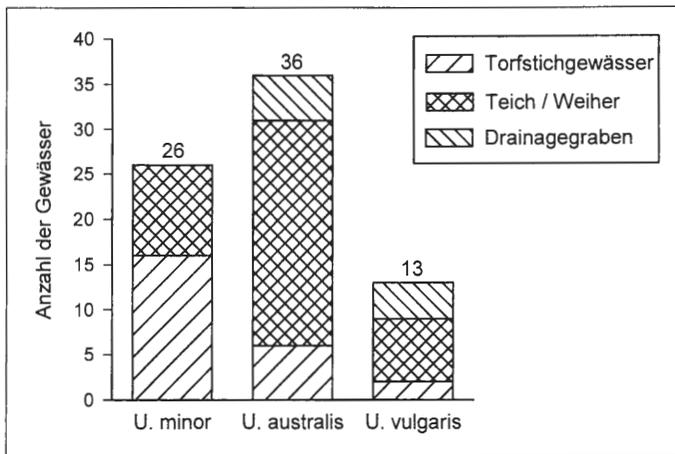


Abb. 7: Verteilung der in Nordwestdeutschland häufiger vorkommenden *Utricularia*-Arten in den physikochemisch untersuchten Gewässern auf die einzelnen Gewässertypen.

Eine zusammenfassende Übersichtsdarstellung der Klassifikation der einzelnen Untersuchungsgewässer nach *Utricularia*-Art und Gewässertyp befindet sich im Anhang.

4. Grundlagen und Methoden der standortkundlichen Untersuchungen

4.1. Hydrochemische und hydrophysikalische Untersuchungen

Im Zeitraum von April 1996 bis Juli 1998 wurden aus insgesamt 73 Gewässern Wasserproben entnommen und physikochemisch untersucht. Die Vielzahl der Untersuchungsgewässer und die Größe des Bearbeitungsgebietes schränkten die Möglichkeiten flächen-deckender Analysen ein. Aus diesem Grunde wurden drei Messprogramme unterschiedlicher Untersuchungsschärfe durchgeführt:

- Die Gewässer im NSG Heiliges Meer (Nr. 16 a-e) wurden von April 1996 bis Februar 1998 in monatlichen Intervallen analysiert. Ziel dieser intensiven Bearbeitung war es,

die enorme Schwankungsbreite des gewässerchemischen Milieus, die von THIENEMANN (1925) für Kleingewässer konstatiert wird, zu erfassen und am Beispiel dieser Gewässergemeinschaft herauszuarbeiten. Die Möglichkeit, die Ergebnisse in Beziehung zu den umfangreichen Grundwasser- und Oberflächenwasser-Untersuchungen eines seit 1996 bestehenden Forschungsprojektes (vgl. POTT et al. 1998, POTT 2000) zu setzen, gestattete weiterhin die detaillierte Analyse der Eutrophierungsprozesse, die in den Untersuchungsgewässern wirksam werden. Neben den Gewässern mit *Utricularia*-Vorkommen wurden als Referenz ein Gewässer (Nr. 16 a) ohne und zwei Gewässer (Nr. 16 b-c) mit früherer Besiedlung von *Utricularia*-Arten in die Untersuchungen integriert, um die Gewässer hinsichtlich Wasserregime und Chemismus miteinander vergleichen zu können sowie mögliche Ursachen für den Rückgang der *Utricularia*-Arten zu finden.

- Das NSG Otternhagener Moor mit den Torfstichgewässern (Nr. 25 b-j), dem benachbarten Teich (Nr. 25 a) sowie die Teiche im NSG Knollmanns Meerkott (Nr. 15 a-d) wurden ab Mai 1996 im kompletten Jahresgang monatlich beprobt. In diesen Gewässern mit Vorkommen von *Utricularia minor* (Nr. 25 b-i), *Utricularia vulgaris* (Nr. 25 a) und *Utricularia australis* (Nr. 15 a-d) wurde einerseits die jahreszeitliche Dynamik der gewässerchemischen Standortfaktoren erfasst, andererseits konnten die Trophiedifferenzierungen in Beziehung zu den verschiedenen Ausbildungen der *Utricularia*-Gesellschaften gesetzt werden.
- In 54 weiteren Gewässern wurden in unregelmäßigen Intervallen von Mai 1996 bis Juli 1998 jeweils zwischen drei und acht Beprobungen durchgeführt. Dabei wurden die Messtermine so ausgewählt, dass mindestens ein Termin im Frühjahr, im Sommer sowie im Herbst/Winter lag, um die Vergleichbarkeit der unterschiedlichen Datensätze der Gewässer zu gewährleisten.

Insgesamt wurden 26 Gewässer mit *Utricularia minor*-Vorkommen physikochemisch untersucht, davon war die Art an fünf Standorten (Nr. 27 b, 35 b-d, 36 a) mit *Utricularia australis* und an einem Standort (Nr. 43 a) mit *Utricularia intermedia* vergesellschaftet. Von 36 beprobten *Utricularia australis*-Gewässern trat an einem Standort (Nr. 9 a) gleichzeitig *Utricularia stygia* auf. Weitere Probeentnahmen erfolgten an 13 *Utricularia vulgaris*-Gewässern, von denen ein Standort (Nr. 43 b) zusätzlich von *Utricularia intermedia* besiedelt wurde. Einen Überblick über die physikochemisch untersuchten Gewässer, ihre Numerierung und ihre Einordnung in Gewässertypen befindet sich im Anhang.

Die Messpunkte zur Beprobung wurden jeweils im Pflanzenbestand an einer gewässertypischen Stelle eingerichtet. Die Entnahme der Wasserprobe erfolgte mit einer Niedervolttauchpumpe vom Typ Comet COMBI 2/12. Um Verwirbelungen mit dem Substrat zu vermeiden, wurde die Pumpe an einem hölzernen Dreifuß fixiert und auf die Wassertiefe von 5 cm abgesenkt. Die Proben wurden für die im Labor zu analysierenden Parameter in Kunststoffflaschen abgefüllt, gekühlt und gegen Licht geschützt aufbewahrt. Die Laboranalyse wurde je nach geographischer Lage der Untersuchungsgewässer im Institut für Geobotanik oder in der Biologischen Station „Heiliges Meer“ am gleichen Tag bzw. bei weiten Transportwegen am darauffolgenden Tag durchgeführt. Die atomabsorptions- und atomemissionsspektrometrischen Messungen erfolgten halbjährlich an der Universität Osnabrück sowie einmalig im August 1998 an der Biologischen Station „Heiliges Meer“.

4.1.1. Messmethoden der physikochemischen Untersuchungen und Bedeutung der einzelnen Parameter

Die Analyse der einzelnen physikochemischen Parameter wurde in der Reihenfolge ihrer Stabilität im Gelände und anschließend im Labor durchgeführt.

Sowohl die Bestimmung der Wassertemperatur [°C] und der elektrolytischen Leitfähigkeit [$\mu\text{S}/\text{cm}$] mit dem Gerät check mate der Fa. Ciba Corning als auch die Bestimmung der Konzentration an gelöstem Kohlendioxid (Neutralisationstiteration mit Natronlauge, D8 in DEV 1994) geschah bereits zum Zeitpunkt der Probeentnahme. Der gelöste Sauerstoff wurde nach der Methode von Winkler vor Ort fixiert und im Labor analysiert. Die Berechnung der Sauerstoffsättigung erfolgte nach TRUESDALE et al. (1955).

Im Labor wurden die pH-Messungen elektrometrisch mit einem pH-Meter der Fa. Knick Typ 642 (Elektrode E 56 von WTW) vorgenommen. Die Bestimmung der Parameter Ammonium (Berthelots Reaktion, DIN 38406 - E5 - 1 in DEV 1994), Nitrat (Salicylatmethode, D9 in DEV 1994), Nitrit (Methode nach Gries, D10 in DEV 1975), Phosphat (Phosphormolybdänblau-Methode, DIN 38405 - D11 - 4 in DEV 1994) und Eisen (1,10-Phenanthrolin-Methode, DIN 38406 - E1 - 1 in DEV 1994) erfolgte colorimetrisch an dem Spektralphotometer Uvikon 931 der Fa. Kontron. Hydrogencarbonat (Neutralisationstiteration mit Salzsäure, D8 in DEV 1994), Chlorid (Methode nach Mohr, DIN 38405 - D1 - 1 in DEV 1994) und Sulfat (komplexometrische Titration, DIN 38405 - D5 - 1 in DEV 1994) wurden titrimetrisch bestimmt. Der Gehalt an organischen Substanzen wurde über den KMnO_4 -Verbrauch (Oxidierbarkeit mit Kaliumpermanganat im Sauren, DIN 38409 - H5) erfasst. Die flammenspektrometrischen Untersuchungen wurden von Januar 1997 bis Januar 1998 am Gerät aa/ae Spectrophotometer 357 der Fa. Instrumentation Laboratory sowie im August 1998 am Gerät Spectraa 220 der Fa. Varian durchgeführt. Nach Konservierung der Proben im Gelände durch Ansäuerung mit konzentrierter Salzsäure (0,5 ml auf 20 ml Probevolumen) erfolgte die Bestimmung der Parameter Magnesium und Calcium in der Atomabsorption, von Natrium und Kalium in der Atomemission. Die Gesamthärte wurde rechnerisch aus dem Gehalt an Ca^{2+} - und Mg^{2+} -Ionen, die Carbo-nathärte über den m-Wert ermittelt und in $^\circ\text{dH}$ ($1 \text{ mmol/l} = 5,6 \text{ }^\circ\text{dH}$) angegeben.

Die Nachweisgrenzen, Analysefehler und Verfahrensstandardabweichungen der einzelnen Methoden entsprechen den Angaben von POTT et al. (1998) und sind in Tab. 3 dargestellt.

Tab. 3: Einheiten, Nachweisgrenzen (X_D), Analysefehler (T_{X_0}) (Statistische Sicherheit von 95 %) und Verfahrensstandardabweichungen (S_{X_0}) der verwendeten Analyseverfahren (POTT et al. 1998).

Parameter	Einheit	X_D	T_{X_0}	S_{X_0}
elektrolyt. Leitfähigkeit	$\mu\text{S}/\text{cm}$	-	± 1	-
pH-Wert	$-\lg c(\text{H}_3\text{O}^+)$	-	$\pm 0,1$	-
gelöster Sauerstoff	mg/l	0,1	$\pm 0,28$	0,120
gelöstes Kohlendioxid	mg/l	0,5	$\pm 0,67$	0,282
gebundenes Kohlendioxid	mg/l	2	$\pm 3,7$	1,558
Nitrat	mg/l	0,2	$\pm 0,37$	0,1544
Nitrit	mg/l	0,005	$\pm 0,003$	0,0014
Ammonium	mg/l	0,01	$\pm 0,01$	0,0048
Phosphat	mg/l	0,005	$\pm 0,013$	0,0056
Chlorid	mg/l	0,5	$\pm 1,6$	0,6698
Sulfat	mg/l	5	$\pm 6,7$	2,8401
KMnO_4 -Verbrauch	mg/l	0,5	$\pm 1,2$	0,509
Natrium	mg/l	0,2	$\pm 0,28$	0,117
Kalium	mg/l	0,2	$\pm 0,18$	0,076
Calcium	mg/l	0,5	$\pm 0,97$	0,410
Magnesium	mg/l	0,1	$\pm 0,24$	0,103
Eisen	mg/l	0,01	$\pm 0,01$	0,0056

Elektrolytische Leitfähigkeit:

Die Leitfähigkeit gibt den Elektrolytgehalt des Wassers an und kann nach POTT (1980) in kalkarmen Sandlandschaften als Verschmutzungs- und Trophierungszeiger gewertet werden, wobei in der Regel eine hohe Korrelation zur Gesamthärte und zum Chloridgehalt besteht. Sie ermöglicht als Summenparameter für die gelösten, dissoziierten Mineralstoffe Rückschlüsse auf die Trophie der Gewässer. So weisen oligo- und dystrophe Gewässer Leitfähigkeitswerte unter 100 $\mu\text{S}/\text{cm}$ und mesotrophe Gewässer unter 200 $\mu\text{S}/\text{cm}$ auf. Bei etwa 450 $\mu\text{S}/\text{cm}$ liegen eutrophe Milieubedingungen vor, die nach ELLENBERG (1978), POTT (1983) und BEUG (1995) bei einem weiteren Anstieg des Elektrolytgehaltes in hypertrophe Milieubedingungen übergehen.

pH-Wert:

Der pH-Wert von Gewässern wird durch die Reaktionsabläufe und die Gleichgewichtseinstellungen sowohl chemischer als auch biologischer Prozesse bestimmt. Durch das Kalk-Kohlensäure-System wird er weitgehend abgepuffert, kann aber in weichen, schwach gepufferten Gewässern mit kalkarmem Untergrund deutlich unter dem Neutralpunkt liegen. Der Eintrag von CO_2 , Huminsäuren und anorganischen Säuren führt zu einer Versauerung der Gewässer. In Moorgewässern bewirken Sphagnum, über deren Zellwände nach BREHM (1970) im Kationenaustausch Protonen abgegeben werden, die standorttypische saure Reaktion. Nach HÜTTER (1994) können wiederum Huminstoffe im sauren Milieu einen wesentlichen Beitrag zur Pufferung leisten.

Sauerstoff:

Sauerstoff löst sich in Wasser in Abhängigkeit von der Temperatur (Henrysches Gesetz) und wird rechnerisch aus der Sauerstoffkonzentration [mg/l] als Sättigungswert [%] ermittelt.

Nach SCHWÖRBEL (1993) wird die Sauerstoffbilanz eines Gewässers einerseits durch die Zufuhr aus der Atmosphäre und photosynthetischer Aktivität, andererseits durch den dissimilatorischen Verbrauch und die Mineralisierung organischer Stoffe bestimmt. In Flachgewässern unterliegt der Sauerstoffgehalt einer starken jahreszeitabhängigen Vertikalschichtung mit einer sommerlichen Sättigungs- und winterlichen Zehrungsphase, die nach KÜHLMANN (1960) in den nährstoffreichen Gewässern besonders ausgeprägt sein kann. Wie die Untersuchungen von GESSNER (1932) in Kleingewässern zeigen, bauen sich tagesperiodische Schichtungen schnell auf, können aber durch witterungsabhängige Störungen wie Regen und Wind zu kurzzeitigen Konvektionsströmen führen.

Gelöstes und gebundenes Kohlendioxid:

Der pH-Wert ist für die Dissoziation der Kohlensäure im Wasser von entscheidender Bedeutung. Unter pH 4,3 ist nur CO_2 vorhanden, im Bereich von pH 7-10 liegt in der Regel nur HCO_3^- vor und bei pH-Werten über 10 findet man überwiegend CO_3^{2-} . Ein Kalk-Kohlensäure-Gleichgewicht stellt sich ein, wenn das vorhandene freie CO_2 gerade ausreicht, um eine gewisse Menge an Alkali- bzw. Erdalkalitionen als Hydrogencarbonat in Lösung zu halten (HÜTTER 1994). Mit dem Hydrogencarbonat sind die Alkali- bzw. Erdalkalitionen valenzmäßig abgesättigt, so dass von gebundenem CO_2 gesprochen wird.

Die im Gewässer zur Verfügung stehende Kohlensäureform ist für die Assimilation der Hydrophyten von großer Bedeutung. RUTTNER (1962) wies nach, dass einige kormophytische Wasserpflanzen (z.B. *Elodea canadensis*) in kalkhaltigen Gewässern neben dem gelösten CO_2 auch das HCO_3^- -Ion aufnehmen können. Dagegen zeigte MOELLER (1978), dass bei *Utricularia purpurea* eine Hydrogencarbonataufnahme nicht möglich ist, was auch auf Wassermoose (z.B. für *Fontinalis anti-pyretica*) zutrifft.

Freies und gebundenes Kohlendioxid werden indirekt über den p- und m-Wert bestimmt. Die Voraussetzung hierfür ist, dass die Kohlensäure die einzige im Wasser enthaltene Säure ist, und die Anionen der Kohlensäure die einzigen in ihm enthaltenen schwachen Basen sind. Ob die Kohlensäure tatsächlich die einzige schwache Säure ist, kann durch eine Berechnung des pH-Wertes aus dem relativen m-Wert überprüft werden. Dieser darf im pH-Bereich von 4,5 bis 7,8 nur um $\pm 0,07$ Einheiten von dem tatsächlich gemessenen pH-Wert abweichen. Stärkere Abweichungen deuten darauf hin, dass sich neben der Kohlensäure noch weitere Säuren wie z.B. Huminsäuren im Probenwasser befinden.

Stickstoffverbindungen: Ammonium, Nitrit und Nitrat:

Die Stickstoffverbindungen sind nach POTT (1980) neben den Phosphaten die hauptsächlichen Trophierungsparameter, die im nährstoffarmen Milieu in niedrigen Konzentrationen vorliegen und dann als limitierende Faktoren der Phytomasseproduktion zu betrachten sind. Nitrat und Ammonium stellen die pflanzenverfügbaren Stickstoffquellen dar, wobei Ammonium von Algen und vielen höheren Wasserpflanzen, wie von OREBAMJO & STEWART (1975) und SCHWÖRBEL (1993) beschrieben, direkt aufgenommen werden kann. Bei Vorliegen beider Stickstoffformen wird Ammonium bevorzugt assimiliert, was mit der Reprimierung des Enzyms Nitratreduktase erklärt wird. Dagegen beschreibt MELZER (1980) vor allem eine artenspezifische Nitratreduktaseaktivität, die trotz Anwesenheit von Ammonium im Gewässer sehr hoch sein kann. Nach PIETSCH (1976) sind Makrophyten in den extrem sauren und originär stickstoffarmen Moorgewässern offenbar nicht zur Aufnahme der Nitratfraktion befähigt.

Im Stickstoffkreislauf der Gewässer sind Mikroorganismen von entscheidender Bedeutung sowohl für die Ammonifikation von organischem Material als auch für die aerob ablaufende Nitrifikation zu Nitrat (z.B. *Nitrosomonas*). Im streng anaeroben Milieu sind es nach SCHWÖRBEL (1993) denitrifizierende Pseudomonaceen, die Nitrat bis zu elementarem Stickstoff reduzieren können.

Nitrit wird als Zwischenprodukt natürlicher Ab- und Umbauvorgänge sowohl bei der Oxidation von Ammonium als auch bei der Reduktion von Nitrat frei (HÜTTER 1994). In unbelasteten Gewässern kommt Nitrit lediglich in Spuren vor, da es in der Regel schnell zu anderen Stickstoffformen umgewandelt wird. Dagegen können nach HÖLL (1986) in verschmutzten Gewässern Konzentrationen von 0,2 bis 2 mg/l auftreten. Das Fehlen von Nitrit ist jedoch wegen seines instabilen Charakters noch kein Zeichen für unbelastetes Wasser.

Phosphat:

Anorganische Phosphorverbindungen kommen nach SCHWÖRBEL (1993) als geochemische Grundfracht in unbelasteten Gewässern gelöst nur in wenigen µg/l vor. Im wässrigen Milieu liegt Phosphor in pflanzenverfügbarer Form als Orthophosphat vor. Als essentielles Nährelement ist nach LAMPERT & SOMMER (1993) in der Regel Phosphor noch vor Stickstoff der limitierende Faktor der Primärproduktion. Der Nachweis erhöhter Phosphatkonzentrationen in Gewässern deutet auf eine anthropogene Belastung hin, die nach PUST (1993) in landwirtschaftlichen Nutzflächen auf Gülleverrieselung und Auswaschung phosphathaltiger Mineraldünger zurückzuführen ist. Erhöhte Phosphatgehalte sind nach HÖLL (1986) auch zum Teil in Moorgewässern vorhanden. In oligotrophen Gewässern beträgt der durchschnittliche Phosphatgehalt 0,01 mg/l, in dystrophen dagegen 0,2 mg/l. In eutrophierten Gewässern liegen die Phosphatkonzentrationen, wie POTT (1983) zeigte, meist über 1 mg/l.

Organische Substanzen:

Als Zwischenprodukte der Mineralisierung entstehen gelöste organische Stoffe in großer Vielfalt. Huminstoffe bilden sich bei der Humifizierung abgestorbenen Pflanzenmaterials und stellen eine wichtige Gruppe der organischen Substanzen in Gewässern dar. Nach SCHWÖRBEL (1993) machen die Huminstoffe in dystrophen Systemen den größten Anteil dieser Verbindungen aus. Auf der Basis der Säure- bzw. Laugelöslichkeit werden sie in Fulvosäuren, Huminsäuren und Humine fraktioniert. Die gelbbraunen Fulvosäuren entstehen besonders bei niedriger biologischer Aktivität bzw. bei niedrigem pH-Wert in Podsol-Böden und in Moorgewässern. Durch die komplexierenden Eigenschaften der organischen Säuren bleiben Schwermetalle in Form von Chelaten in Lösung und stehen den Primärproduzenten zur Verfügung. Die Bestimmung der Oxidierbarkeit mit Kaliumpermanganat im sauren Milieu erfasst nach HÜTTER (1994) neben den Huminstoffen auch Kohlenhydrate und Phenole sowie einen Teil der Eiweißstoffe. PUST (1993) zeigte, dass ein erhöhter KMnO_4 -Verbrauch sowohl auf die Dystrophie der Gewässer hinweisen kann als auch als Indikator für anthropogene Verunreinigungen wie Gülleverrieselungen im Bereich landwirtschaftlicher Nutzflächen angesehen werden kann.

Chlorid:

Chlorid ist nach HÜTTER (1994) ein hochmobiles Ion und in allen Binnengewässern enthalten. In oligotrophen Gewässern liegen die Chloridkonzentrationen, wie POTT (1983) zeigte, durchschnittlich

lich bei 4 mg/l. Ein erhöhter Gehalt deutet nach PUST (1993) neben der Kontamination des Grundwassers durch Streusalze auch auf einen Eintrag über Gülleverrieselung und Mineraldüngung (z.B. KCl, NH₄Cl) aus landwirtschaftlichen Nutzflächen hin. Das konservative Verhalten von Chloridionen bewirkt eine nachhaltige Verunreinigung der Gewässer. Nach BEUG (1995) führt aber auch die natürliche Alterung der Stillgewässer auf Grund der fehlenden Umsetzung durch Gewässerorganismen zu einer langsamen, kontinuierlichen Chloridzunahme im Wasserkörper.

Sulfat:

In sauerstoffreichen Gewässern tritt überwiegend Sulfat als anorganische Verbindung des Schwefels auf, der in dieser Form von Phytoplanktern und anderen photoautotrophen Organismen aufgenommen werden kann. Als Anion bildet es den Hauptanteil der Nichtcarbonathärte. Unter reduzierenden Milieubedingungen unterliegt Sulfat im Gewässer einem mikrobiellen Umsatz zu Schwefelwasserstoff, dessen Geruch dann häufig an der Wasseroberfläche wahrnehmbar ist. Vor allem obligat anaerob lebende Bakterien der Gattungen *Desulfovibrio* und *Desulfotomaculum* bewirken nach SCHWOERBEL (1993) eine Sulfatreduktion zu Schwefelwasserstoff und Sulfiden sowie zu organisch gebundenem Schwefel, die im Sediment abgelagert werden können. Schwefelwasserstoff kann wiederum unter aeroben Bedingungen von Bakterien der Gattung *Thiobacillus* zu Schwefelsäure oxidiert werden, was mit einer pH-Wert-Absenkung verbunden ist.

Die pleistozänen Sandgebiete weisen natürlicherweise geringe Sulfatkonzentrationen auf. Anthropogene Einträge in das Grundwasser können nach PUST (1993) sowohl aus Industrieabwässern des Bergbaus als auch aus Mineraldüngern der Landwirtschaft stammen. Schwefeldioxyde können über die atmosphärische Deposition in Oberflächen- und Grundwässer gelangen.

Eisen:

Eisen ist als geogenes Element zwar weit verbreitet, kommt aber infolge spezifischer Lösungseigenschaften in Oberflächengewässern nur in geringen Mengen vor (SCHWOERBEL 1993). Bei hoher Sauerstoffsättigung fällt Eisen als unlösliches Eisen(III)-oxid und -hydroxid aus. Unter reduzierenden Bedingungen bleibt zweiwertiges Eisen meist als Fe(HCO₃)₂ in Lösung. In Moorgewässern ist die Löslichkeit von Eisen durch chelatbildende Humin- und Fulvosäuren erhöht. Nach JANIESCH (1991) ist gerade in den Böden der Moorbirkenwälder der Anteil an gelöstem Eisen sehr hoch. Das Sediment kann, wie HOLTAN et al. (1988) zeigten, bei einem Redoxpotential von mehr als 0,2 Volt beträchtliche Mengen an Eisen im Zusammenhang mit Phosphat als Eisen(III)hydroxophosphat adsorbieren.

Für photoautotrophe Organismen ist Eisen ein Makronährstoff. Das Vorhandensein von hohen Konzentrationen im Gewässer kann aber nach REMY (1993) zu einer reduzierten Lichtdurchlässigkeit führen, was die Photosynthese-Aktivität der Organismen beeinträchtigt. So kommt es durch Ausfällung von Eisenoxiden und Eisenhydroxiden zur Trübung des Wasserkörpers und zu Ablagerungen auf den Blattoberseiten der Pflanzen.

Alkalimetalle: Natrium und Kalium:

Von den Alkalimetallionen kommt Natrium weitaus häufiger in Gewässern vor als Kalium. Aufgrund der schwachen Adsorption des Natriumions im Boden wird es leicht ausgewaschen, so dass sowohl im Grundwasser als auch in Oberflächengewässern eine Anreicherung stattfindet. Neben einer natürlich erhöhten Konzentration im Umfeld von Salzlagerstätten oder durch Meerwassereinfluss, kann ein hoher Natriumgehalt auch auf anthropogene Ursachen zurückzuführen sein. So wird Natrium nach PUST (1993) vor allem über Streusalze, im wesentlichen als Natriumchlorid, in Grund- und Oberflächengewässer eingetragen.

Kalium ist im Mineralbestand der Böden in Feldspäten und Schichtsilikaten verbreitet. Durch die geringe Löslichkeit der Feldspäte und die hohe Adsorptionsfähigkeit der Böden für Kalium sind die Konzentrationen im Oberflächen- und Grundwasser in der Regel jedoch sehr niedrig (HÜTTER 1994). Nach WETZEL (1983) kommt es im See, wie auch bei Natrium, nur zu sehr geringen jahreszeitlichen Schwankungen. Für das Pflanzenwachstum stellt Kalium einen essentiellen Makronährstoff dar, der in nährstoffarmen Sandgebieten zum limitierenden Faktor werden kann und dann, neben Stickstoff und Phosphat, als weiterer Eutrophierungsparameter zu betrachten ist. Kaliumhal-

tige Düngemittel führen insbesondere bei einer geringen Kationenaustauschkapazität des Bodens, was z.B. für Podsol-Böden charakteristisch ist, schnell zu einer Auswaschung der Metallionen in das Grundwasser.

Erdalkalimetalle: Calcium und Magnesium:

Calcium tritt in der Natur am häufigsten zusammen mit Carbonationen auf, die im Vergleich zu Ca-Sulfaten (Gips, Anhydrit) schwerer löslich sind. Im Süßwasser ist Ca^{2+} das vorherrschende Kation. Für Phytoplankter stellt Calcium einen Mikronährstoff dar, der nach LAMPERT & SOMMER (1993) nur in mikromolaren Konzentrationen benötigt wird und daher keinen wachstumsbegrenzenden Faktor darstellt. Große biologische Bedeutung kommt nach SCHWOERBEL (1993) den Puffereigenschaften der Kohlensäure-Calciumhydrogencarbonat-Gemische zu, da sie in kalkreichen Gewässern den pH-Wert bei pH 7 bis 8 stabilisieren und durch Zerfall von Calciumhydrogencarbonat den biogenen CO_2 -Verbrauch immer wieder ausgleichen.

Magnesium ist in den gesteinsbildenden Mineralien am häufigsten in Form von Silikaten (z.B. Serpentin, Olivin) vertreten. Weitaus geringer ist das Vorkommen als Carbonat (z.B. Magnesit, Dolomit) und Sulfat (Bittersalz). Die schwere Löslichkeit von Mg-Carbonaten und die geringe geochemische Häufigkeit führen nach HÜTTER (1994) dazu, dass die Konzentrationen in den Gewässern mit 10 bis 20 mg/l Mg^{2+} sehr niedrig liegen.

Härte:

Die Gesamthärte, die sich aus der Carbonat- und Nichtcarbonathärte zusammensetzt, gibt den Gehalt eines Wassers an Erdalkalitionen an. Strontium und Barium können infolge ihrer meist geringen Konzentrationen vernachlässigt werden, so dass Calcium und Magnesium die entscheidenden Härtebildner sind. In den pleistozänen Sandgebieten ist weiches Wasser mit Härtegraden um 5 °dH charakteristisch (OTTO 1981). Oberflächengewässer weisen infolge von pflanzlichem CO_2 -Entzug (biogene Entkalkung) in der Regel geringere Werte auf. Die Gesamthärte kann bei unnatürlich erhöhten Werten als Verschmutzungsindikator dienen. Durch Abwässer oder Jauche verunreinigte Gewässer zeigen neben einem erhöhten Härtegrad häufig auch ein gestörtes Ca/Mg-Verhältnis. Der Quotient beträgt nach HÜTTER (1994) in unbelasteten Gewässern 4 bis 5.

Die Carbonathärte, die mit Hilfe des m-Wertes berechnet wird, gibt an, wie hoch der Anteil der an Hydrogencarbonat oder Carbonat gebundenen Calcium- und Magnesiumionen ist. Die Nichtcarbonathärte hingegen ist der verbleibende Anteil an Calcium- und Magnesiumionen, der nicht aus der Auflösung von Carbonaten, sondern aus Sulfaten, Chloriden, Nitraten, Silikaten und Phosphaten stammt.

4.1.2. Statistische Auswertung

Die Darstellung der Messergebnisse aus der physikochemischen Wasseranalyse erfolgt anhand zweier Lokalisationsmaße, dem arithmetischen Mittel und dem Median.

Das **arithmetische Mittel** wird zur Berechnung der Jahresmittelwerte der jeweiligen Messstellen (Untersuchungsgewässer) herangezogen. Die Einzelmesswerte sind zeitlich voneinander abhängig und Bestandteil eines Gesamtprozesses, der durch möglichst kurze Messintervalle am charakteristischsten wiedergegeben wird. Daher ist das arithmetische Mittel auch bei den Parametern ein geeignetes Maß, die im Jahresverlauf starke Streuungen aufweisen. Hierzu zählen vor allem die Phosphat- und Stickstoffverbindungen, deren Verfügbarkeit deutlichen jahreszeitlich bedingten Schwankungen unterliegen kann. Eine Beschränkung der Messungen auf die Monate der Vegetationsperiode erschien nicht sinnvoll, weil dadurch nur der Nährstoffanteil des Gewässers erfasst wird, der nicht in Biomasse fixiert ist und keiner sommerlichen Zehrung durch Primärproduzenten unterliegt. Am Beispiel der Gewässer im NSG Knollmanns Meerkott (Nr. 15), im NSG Heiliges Meer (Nr. 16) sowie im NSG Otternhagener Moor (Nr. 25) werden die Jahresverläufe mit

monatlichen Messintervallen für die Parameter elektrolytische Leitfähigkeit, pH-Wert, Sauerstoffsättigung, Phosphat, Ammonium und Nitrat dargestellt.

Um die Unterschiede in den Nährstoffansprüchen der *Utricularia*-Arten zu erfassen, bietet sich sowohl die Gegenüberstellung aller Untersuchungsgewässer als auch die isolierte Betrachtung einzelner Gewässertypen an. Die Jahresmittelwerte der Gewässer werden je nach Artzugehörigkeit „pools“ zugeordnet. Zur Charakterisierung der Werteverteilung der „pools“ wird der **Median** herangezogen, da die Messergebnisse auf eine asymmetrische Verteilung verweisen. Um stenöke bzw. euryöke Standortfaktoren herauszustellen, sind neben der mittleren Lage der Verteilung gerade auch die Dispersionsmaße von Interesse, die die Variabilität der Verteilung beschreiben. Hierzu eignet sich die Darstellung in Form von „Box-Whisker-Plots“. Nach SACHS (1997) ist der „**Box-Whisker-Plot**“ durch den Median als zentralen Wert und durch das untere und obere Quartil gekennzeichnet. In der Grafik werden die Quartile durch ein Rechteck, die sogenannte „Box“, nachgezeichnet, so dass sie den Bereich umfassen, in dem 50 % der Messwerte liegen. Die sich an beiden Enden der „Box“ befindenden sogenannten „Whiskers“ (Schnurrhaare) sind ein Maß für die Spannweite, da sie bis zum 10-ten bzw. bis zum 90-ten Perzentil der Häufigkeitsverteilung reichen. Die Spannweite kommt des Weiteren in der Darstellung der unteren und oberen 10 % der Werteverteilung als Einzelpunkte zum Ausdruck.

Die Auswertung der *Utricularia*-Standorte, die dem Gewässertyp Drainagegraben zuzuordnen sind, konnte auf Grund der geringen Gewässeranzahl nicht als „Box-Whisker-Plot“ dargestellt werden, so dass nur die Gesamtspannweite der Werteverteilung ohne Lokalisationsmaße wiedergegeben wird.

4.2. Vegetationskundliche Untersuchungen

Das Arteninventar der Litoral- und Freiwasserzone der Untersuchungsgewässer wurde in 389 pflanzensoziologischen Aufnahmen im Zeitraum von August 1996 bis August 1998 beschrieben.

Die Erfassung der Vegetation durch Aufnahmen im Gelände und ihre tabellarische Darstellung erfolgte nach der klassischen Methode von BRAUN-BLANQUET (1964), wobei die auf Anregung von BARKMAN et al. (1964) verfeinerte Schätzskala von REICHELDT & WILMANN (1973) zur Anwendung kam (vgl. TÜXEN 1974, DIERSSEN 1990, WILMANN 1993, DIERSCHKE 1994).

Die Feldarbeit orientierte sich bei der Auswahl der Probestellen am Kriterium der Homogenität. Problematisch blieb der Gesichtspunkt des Minimumareals, da die geringe Ausdehnung der Gewässer häufig nur sehr kleinflächige Vegetationsaufnahmen zuließ. Die syntaxonomische Vegetationserfassung wurde erschwert durch die Artenarmut der Kleingewässer, deren Ursachen vielfältiger Natur sein können. So stellt die räumliche Isolation der Gewässer eine Besiedlungshürde für solche Hydro- und Helophyten dar, deren Diasporen sich vorwiegend hydrochor ausbreiten. Das vorhandene geringe Artenpotential setzt dann den Rahmen für die Gewässerbesiedlung, bei der die Physiognomie der Gesellschaftsbildungen häufig durch die Dominanz einzelner Arten geprägt wird. Dies wird nach MIERWALD (1988) sowohl durch anthropogene Störungen, wie z.B. Entkrautungen, als auch durch Überflutungs- und Austrocknungsperioden verstärkt, da die Hydrophytenbestände so geschädigt werden können, dass es zu einer explosionsartigen Ausbreitung einzelner Arten kommt. Weiterhin kennzeichnen sich die Vegetationseinheiten der kleinflächigen Gewässer durch räumliche und zeitliche Verzahnungen, die zur Ausbildung von Komplexen aus Hydro- und Helophyten-Gesellschaften führen. Wenn es sich um ephemere Verzahnungen von Pflanzengesellschaften handelt, die sich in ihrer Organisationshöhe unterscheiden sowie keine fest zu umreißende raum-zeitliche Beziehung zueinander haben, werden diese nach SCHWABE-BRAUN & TÜXEN (1981) als Überlagerungen, sogenannte „superpositions“, aufgefaßt. Es können aber auch Durchdringungen vorliegen, die mehr oder weniger stabile Verzahnungen von Assoziationen mit unterschiedlichem Rang in der

soziologischen Progression darstellen und in einer festen räumlichen und zeitlichen Beziehung zueinander stehen. Dazu zählen die sukzessionsbedingten Verzahnungen von Hydro- und Helophytengesellschaften, die sich im Zuge der Verlandung eines Gewässers ergeben.

Den Schwerpunkt der vorliegenden Untersuchungen bildeten die Flächen der Gewässer, in denen *Utricularia*-Arten siedelten. Dabei wurden alle für das Gewässer repräsentativen Flächen mit *Utricularia*-Vorkommen unabhängig von dem Grad der Komplexbildung sowie dem Grad der anthropogenen Überformung durch Vegetationsaufnahmen belegt.

Die Benennung und synsystematische Einordnung der konkreten Pflanzenbestände im Untersuchungsgebiet orientiert sich an POTT (1995). Die Verwendbarkeit einzelner Arten als Charakterarten der syntaxonomischen Einheiten richtet sich nach PIETSCH (1977) und OBERDORFER (1994).

Die Bestimmung der *Utricularia*-Arten erfolgte nach CASPER & KRAUSCH (1981), THOR (1988) und KLEINSTEUBER (1996), die der schmalblättrigen *Potamogeton*-Arten nach VAN WIJK & VERBEEK (1986). Die weiteren Phanerogamen wurden nach CASPER & KRAUSCH (1980, 1981), ROTHMALER et al. (1990), OBERDORFER (1994) und WEBER (1995) determiniert. Die Bryophyta wurden nach LANGE (1982), LANDWEHR (1984), FRAHM & FREY (1992) und DIERSSEN (1996a), die *Characeae* nach VAHLE (1990a) und KRAUSE (1997) bestimmt. Die Nomenklatur der Phanerogamen richtet sich nach OBERDORFER (1994), der Bryophyta nach FRAHM & FREY (1992) und DIERSSEN (1996a) sowie der *Characeae* nach VAHLE (1990a).

5. Physikochemische Gewässeranalyse

5.1. Trophiesysteme

Die standörtliche Charakteristik von Stillgewässern hinsichtlich des Stoffhaushaltes und seiner Bedeutung für die pflanzliche Primärproduktion wird meist durch den Begriff der Trophie ausgedrückt. Nach POTT (1983, 1996) und POTT et al. (1996, 1998) besteht eine enge Verzahnung zwischen dem Nährstoffangebot im Gewässer und der Vegetation. Hierbei spiegelt die Vegetation nicht nur die abiotischen Milieubedingungen wider, sondern Pflanzenbestände bewirken ihrerseits zum Teil erhebliche Veränderungen der standorttypischen Gewässereigenschaften. Weiterhin weisen natürliche Stillgewässer durch eine kontinuierlich fortschreitende Nährstoffakkumulation je nach Alter deutliche Trophie-Unterschiede auf. Im allgemeinen kann eine zeitliche Abfolge von oligotrophen über mesotrophen bis hin zu eutrophen Standortbedingungen beobachtet werden. In den pleistozänen Sandlandschaften äußert sich dies in einer Zunahme der elektrolytischen Leitfähigkeit, die daher als Summenparameter zur Kennzeichnung der Trophie herangezogen wird (s. Tab. 4).

Die oligotrophen Gewässer sind gekennzeichnet durch nährstoffarme, saure Standorteigenschaften sowie durch einen Unterwasserrohoden, den Protopedon, der an flachgründigen Litoralzonen von niedrigwüchsigen *Littorelletea*-Gesellschaften besiedelt wird. Der dystrophe Gewässertyp stellt eine huminstoffreiche Ausprägung des oligotrophen Typus dar und tritt in Hochmoorgebieten über Torfsubstrat auf. Charakteristische Vegetationselemente sind *Sphagnum*-reiche Pflanzengesellschaften aus der Klasse der *Utricularietea intermedio-minoris*. In mesotrophen und noch stärker in eutrophen Gewässern ist die Nährstoffakkumulation so weit fortgeschritten, dass sich auf dem Gewässerboden eine Muddeschicht (Gyttja) ablagert. Die Gewässer werden mit zunehmender Trophie basenreicher, und das Sublitoral wird vor allem von *Potamogetonetea*-Gesellschaften eingenommen. Eine weitere Nährstoffzunahme führt zum Vorherrschen von reduzierenden Milieubedingungen, so dass nur wenige produktionskräftige Arten wie z.B. *Ceratophyllum demersum* geeignete Wuchsbedingungen vorfinden.

Tab. 4: Die Haupttypen stehender Binnengewässer Nordwestdeutschlands (verändert nach ELLENBERG 1996 und POTT 1996).

Gewässertypus	pH-Wert	N [mg/l]	PO ₄ ³⁻ [mg/l]	Cl ⁻ [mg/l]	Leitfähigkeit [µS/cm]	Bodentyp	Wasservegetation	Verbreitung
silikat-oligotroph	< 5	< 0,5	< 0,1	< 10	< 100	Protopedon	<i>Littorelletea</i> -Gesellschaften	nährstoffarme Quarzsandgebiete
dystroph	< 5	< 0,5	< 0,5	< 10	< 100	Dy	<i>Sphagnum</i> -reiche <i>Utricularietea</i> -Gesellschaften	Hochmoorgebiete
mesotroph	5 - 7	0,5 - 2	0,1 - 0,5	10 - 30	100 - 200	Dygyttja, Gyttja	Kleinblättrige <i>Potamogetonetea</i> -Gesellschaften	Sand- und ehemalige Moorgebiete
eutroph	7 - 8	2 - 4	0,5 - 5	30 - 50	200 - 500	Gyttja, Sapropel	<i>Potamogetonion</i> - und <i>Nymphaeion</i> -Gesellschaften	allgemein verbreitet
hypertroph	> 8	> 4	> 5	> 50	> 500	Sapropel	Einartbestände von <i>Ceratophyllum</i> , <i>Zannichellia</i> , etc.	infolge von Nährstoffanreicherung zunehmend

5.2. Stoffhaushalt der *Utricularia*-Gewässer

Für die Charakterisierung der *Utricularia*-Standorte ist die jahreszeitliche Dynamik ihrer Siedlungsgewässer von entscheidender Bedeutung. Im Unterschied zu den jahreszeitabhängigen stabilen thermischen Schichtungsphasen der tiefen Seen, die Gegenstand der grundlegenden gewässerökologischen Arbeiten von NAUMANN (1921) und THIENEMANN (1925) waren, sind die hydrochemischen Milieubedingungen der in Kapitel 3.3. vorgestellten Untersuchungsgewässer im Jahresverlauf sehr uneinheitlich. Die Variationsbreite dieser kleinflächigen Gewässer ist außerordentlich hoch und hat ihre Ursache in dem geringen Wasservolumen. Verallgemeinernd wird von PARDEY (1992) konstatiert: je kleiner ein Gewässer, um so weniger konstant ist sein Milieu und um so schneller reagiert es auf Veränderungen der Umgebung. So bewirkt in kleinen Gewässern das größere Verhältnis von Wasseroberfläche zu Wasserkörper einen schnellen Wärmeaustausch mit hohen Temperaturamplituden im Tagesverlauf sowie häufigen Zirkulationsphasen, die durch Windeinwirkung unmittelbar ausgelöst werden können. Hinzu kommen weitere Faktoren, wie relativ hohe Wasserstandsschwankungen, die bezüglich der Ionengehalte zu drastischen Verdünnungs- bzw. Eindickungseffekten im Gewässer führen sowie der starke Einfluss der Sedimentoberfläche, der über Redoxreaktionen eine wichtige Rolle bei der Freisetzung bzw. Adsorption von Nährstoffen zukommt. Dennoch lassen sich anhand der physikochemischen Analyse spezifische trophieabhängige Gewässermerkmale feststellen.

Im folgenden werden im Untersuchungsgebiet des NSG Heiliges Meer die Trophiedifferenzierungen von sechs Erdfallgewässern, die zum Typ der Teiche und Weiher zählen, herausgearbeitet (Kap. 5.2.1.). Am Beispiel dieser Gewässergruppe wird die enorme Schwankungsbreite des Milieus anhand wichtiger Parameter, wie Wasserführung, Sauerstoff-, Nährstoff- und Elektrolytgehalt, dargestellt. Durch die genaue Kenntnis der Besiedlungsgeschichte der Gewässer eignen sie sich darüber hinaus für einen Vergleich ihrer physikochemischen Standortbedingungen, um die Unterschiede zwischen den Gewässern mit rezentem und früherem *Utricularia*-Vorkommen zu analysieren.

Weiterhin werden am Beispiel des NSG Knollmanns Meerkott mit Vorkommen von *Utricularia australis* und des NSG Otternhagener Moor mit *Utricularia minor*-Besiedlung die Jahresgänge von fünf Gewässern miteinander verglichen (Kap. 5.2.2.). Den Schwerpunkt bildet hier eine Gegenüberstellung der verschiedenen *Utricularia*-Siedlungsgewässer, die zu der Gruppe der Torfstichgewässer bzw. zu der Gruppe der Teiche und Weiher zugeordnet werden.

5.2.1. Charakteristik der Untersuchungsgewässer im NSG Heiliges Meer

Mit den Kleingewässern im NSG Heiliges Meer werden Gewässer analysiert, deren Besiedlung mit *Utricularia australis* und *Utricularia minor* vor allem durch die Untersuchungen von **BUDDE** (1942) und **RUNGE** (1967, 1985, 1991) über einen Zeitraum bis zu 60 Jahren zurückverfolgt werden kann (Lageplan s. Abb. 8). Dadurch sind neben den Belegen mit rezemtem Vorkommen von *Utricularia australis* in Gewässer 16 d (Erstnachweis: 1983) und 16 e (Erstnachweis: 1997) sowie von *Utricularia minor* in Gewässer 16 f (Erstnachweis: 1961) auch Daten über das frühere Vorkommen dieser Arten vorhanden. Während von *Utricularia australis* Nachweise aus den 70er und 80er Jahren in Gewässer 16 b vorliegen, reichen die Belege von *Utricularia minor* in Gewässer 16 c und 16 d beginnend von den 40er Jahren bis ins Jahr 1980.

Neben einer Analyse der Milieubedingungen in diesen *Utricularia*-Gewässern wurde außerdem das Gewässer 16 a, das früher und auch gegenwärtig keine *Utricularia*-Besiedlung aufweist, für einen standortökologischen Vergleich herangezogen (s. Tab. 5, Abb. 9 bis Abb. 12).

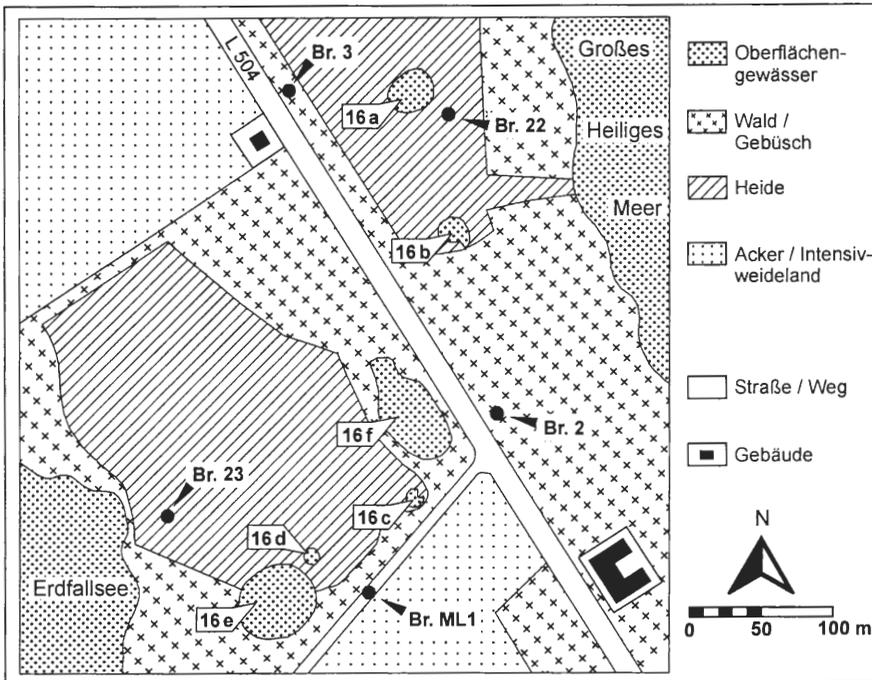


Abb. 8: Lage der untersuchten Heidekolke (Nr. 16 a-f) und benachbarten Grundwassermeßstellen (Br. 2, 3, 22, 23 und ML 1) im NSG Heiliges Meer.

Die untersuchten Teiche und Weiher des NSG Heiliges Meer liegen im Bereich von oberflächennah anstehendem Grundwasser mit einer entsprechend geringen Sickerwasserzone, die nach WEINERT (1999) im Durchschnitt 1 m mächtig ist. Die Geländeoberfläche im Erdfallgebiet wird, mit Ausnahme der Gewässer, durch eine geschlossene Decke quartärer Sande mit einem relativ ausgeglichenen Relief geprägt. Für die Grundwasserverhältnisse des Gebietes sind steile Gradienten oberflächenbeeinflusster Parameter, wie Temperatur- und Sauerstoffabnahme, innerhalb der obersten Horizonte charakteristisch. Eine anthropogene Störung liegt im Bereich landwirtschaftlicher Nutzflächen durch Grundwasserabsenkung, Änderung von Vorflut und allochthonen Nährstoffeinträgen vor. Dies hat nach PUST (1993) einen verstärkten Eintrag von Nitrat in das Grundwasser des Gebietes, aber auch eine Belastung mit Ammonium-, Phosphat-, Eisen- und Manganionen zur Folge. Bedingt durch die vorherrschende Grundwasserströmung von Süd nach Nord bedeutet dies für das Gebiet am Erdfallsee, in dem sich die Gewässer 16 c bis 16 f befinden, eine Eutrophierung des Grundwassers aus den südlich angrenzenden Ackerflächen. Dagegen führen die Heideflächen westlich des Großen Heiligen Meeres auf Grund der geringen Interzeption zu einer erhöhten Grundwasserneubildungsrate, und es kann sich nach POTT et al. (1996) eine elektrolytarne Grundwasserzone ausbilden, die kaum Eutrophierungserscheinungen aufweist. Während Kolk 16 a im Bereich der gering mineralisierten Grundwässer der Heidefläche liegt, befindet sich Kolk 16 b am Rande der Heidefläche im Übergangsbereich zu benachbarten Grundwasserkompartimenten, die nach HOFMANN (1998) durch Salzbelastungen von der nahegelegenen Landstraße L 504 geprägt werden.

Wasserführung:

Die Speisung der Untersuchungsgewässer hat einen wichtigen standortprägenden Einfluss. Während der Kontakt zu elektrolytreichen Grundwasserhorizonten eine Nährstoffakkumulation im Gewässer bedeuten kann, führt eine weitgehende Speisung durch Niederschlagswasser dagegen nicht oder nur sehr langsam zu einer Trophiezunahme. Demnach ist der aktuelle Wasserstand der Kolke sowohl von der genannten Wasserzuführung über Oberflächen- und Grundwasser als auch von der Wasserabführung über Infiltration in den Grundwasserleiter und über Evapotranspiration abhängig.

Anhand detaillierter, in Zusammenarbeit mit M. WEINERT durchgeführter Untersuchungen (vgl. WEINERT 1999) wird am Beispiel der Gewässer 16 c bis 16 e der Zusammenhang zwischen Wasserführung und Niederschlagsmenge dargestellt (Abb. 9). Es wird deutlich, dass die Niederschlagsmenge aus den Jahren 1996 bis 1998 der Station Heiliges Meer beträchtliche monatliche Schwankungen aufweist. Sie verteilt sich jedoch annähernd gleichmäßig auf das hydrologische Sommer- (Mai bis Oktober) und Winterhalbjahr (November bis April). Während der Anstieg der Wasserstände weitgehend im hydrologischen Winterhalbjahr erfolgt, führt die hohe Evapotranspiration im hydrologischen Sommerhalbjahr zu Wasserstandsabsenkungen mit Minima im August 1996 und im September 1997.

Die etwa 50 m voneinander entfernt liegenden Gewässer 16 c und 16 d zeigen im Jahresverlauf fast synchrone Wasserstandsschwankungen. Eine Ursache hierfür ist ihre ähnliche Morphologie, die sich in einem geringen Verhältnis von Gewässeroberfläche zu Gewässerumfang widerspiegelt. Nach Niederschlägen kann dies über die Zufuhr von Oberflächenwasser zu einem sprunghaften Wasserspiegelanstieg führen. Weiterhin liegen die Wasserstände dieser Gewässer im Jahresverlauf auf dem Grundwasserniveau benachbarter, von WEINERT (1999) im gleichen Zeitraum untersuchten Grundwassermeßstellen (Multilevel-Brunnen ML 1: 42,5 bis 43,3 m ü. NN), so dass für beide Gewässer von einem Grundwasseranschluß auszugehen ist. Diese Befunde unterscheiden sich von den Ergeb-

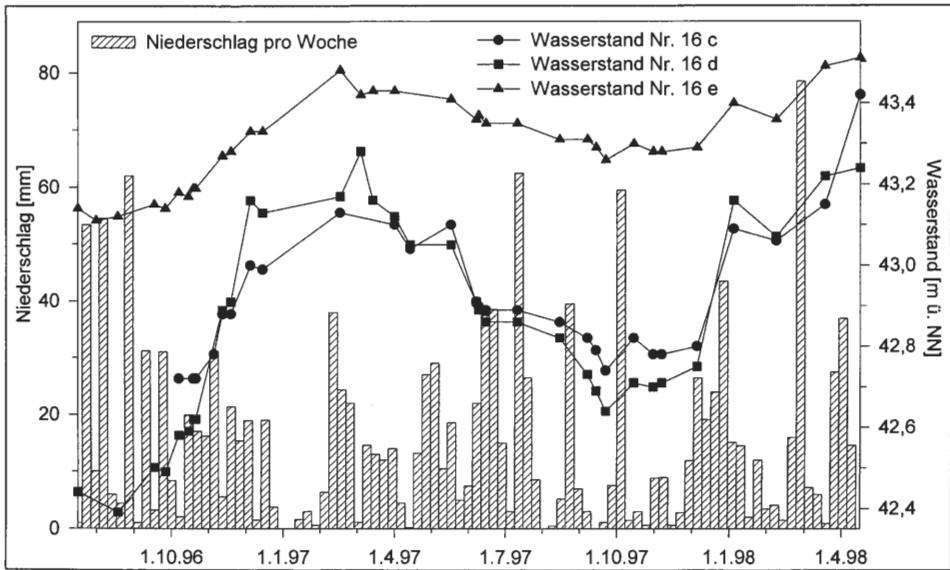


Abb. 9: Die Wasserstände der östlich des Erdfallsees gelegenen Untersuchungsgewässer 16 c bis 16 e und die wöchentliche Niederschlagsmenge (Klimastation Heiliges Meer) im Zeitraum Juli 96 bis April 98.

Der Heidekolk mit einem Durchmesser von 50 m (Nr. 16 e) östlich des Erdfallsees zeichnet sich im Jahresverlauf durch geringe Wasserstandsschwankungen aus. Vor allem im Spätsommer liegt das Höhenniveau dieses Gewässers deutlich über dem Niveau der benachbarten Heidekolke und weist auf eine Isolation vom Grundwasser hin.

nissen der Wasserstandsmessungen aus dem nur 10 m südwestlich von 16 d gelegenen und ebenfalls von *Utricularia australis* besiedelten Gewässers 16 e, welches im Winter 20 cm und im Sommer mehr als 60 cm über dem Grundwasserniveau und dem Niveau der Nachbargewässer liegt. Offenbar ist dieses Gewässer durch den Unterwasserboden, den RUNGE (1991) als einen abgesunkenen Podsolboden mit Überlagerung einer dünnen Torfschicht beschreibt, von dem Grundwasser isoliert und wird im untersuchten Zeitraum nur durch Niederschlags- bzw. randlich einlaufendes Oberflächenwasser gespeist. Nach WEINERT (1999) ist eine völlige Abdichtung des Gewässerbodens durch Ausfällung von Eisenhydroxiden wahrscheinlich. Während die Amplitude der Wasserstandsschwankungen in dem 7 m breiten, trichterförmig eingesenkten Kolk 16 d bis zu 90 cm beträgt, liegt sie in dem 50 m breiten, tellerförmig ausgebildeten Kolk 16 e nur bei maximal 40 cm. Hinsichtlich der Wasserführung unterscheiden sich diese beiden *Utricularia australis*-Siedlungsgewässer somit deutlich voneinander.

Elektrolytische Leitfähigkeit:

Die Ergebnisse der physikochemischen Analyse weisen die Gewässer 16 d und 16 e als elektrolytarm aus (Abb. 10, Tab. 5). Mit durchschnittlichen Leitfähigkeitswerten von 70 bzw. 56 $\mu\text{S}/\text{cm}$, pH-Werten von 4,6 bzw. 4,8 sowie einem Gehalt von 102 bzw. 198 mg/l organischer Substanz, der vor allem auf Humin- und Fulvosäuren zurückgeht, sind diese Gewässer dem dystrophen Gewässertyp zuzuordnen. Die geringfügig höhere Leitfähigkeit in Gewässer 16 d deutet darauf hin, dass der erwähnte Grundwasserkontakt zu einer Elektrolytzunahme durch Natrium-, Magnesium- und Calciumionen geführt hat. Im

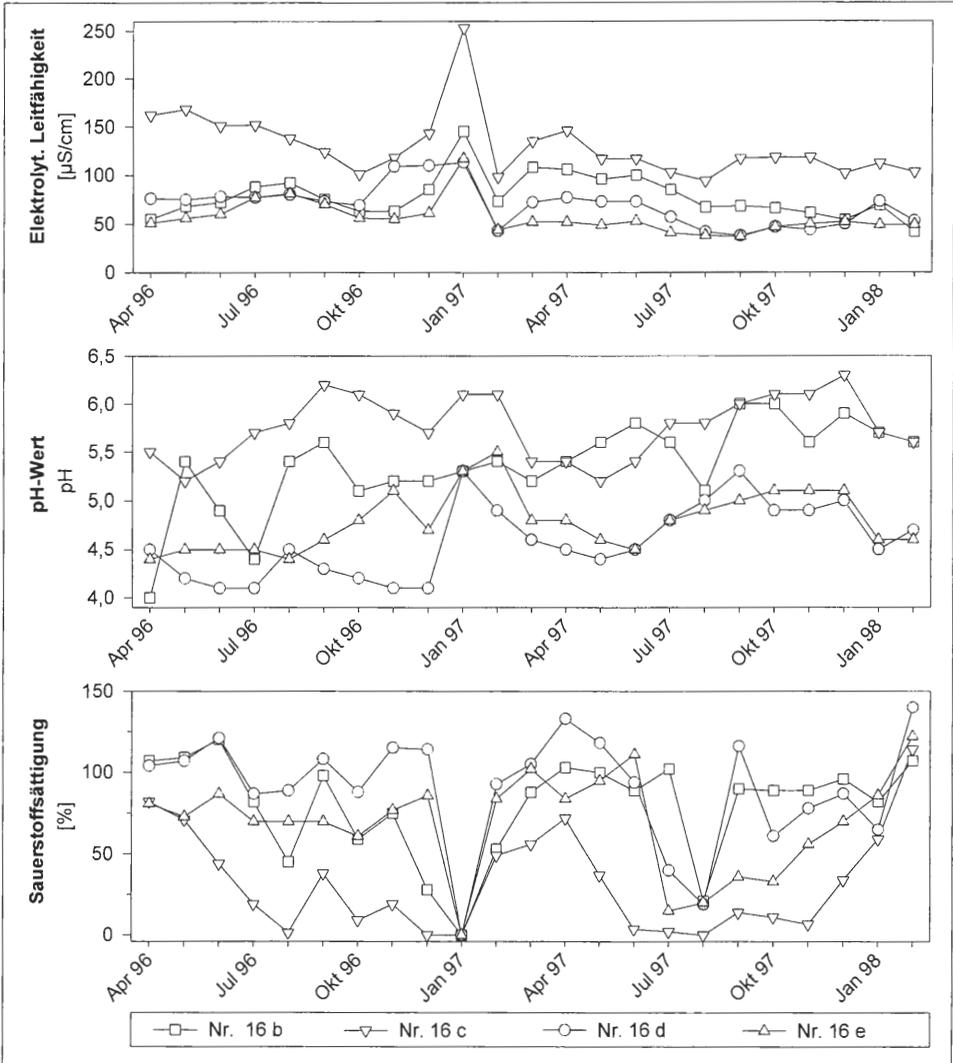


Abb. 10: Elektrolyt. Leitfähigkeit, pH-Wert sowie Sauerstoffsättigung der Gewässer mit rezenterem *Utricularia australis*-Vorkommen (Nr. 16 d, 16 e) und der Gewässer mit früherem Vorkommen von *Utricularia australis* (Nr. 16 b) bzw. *Utricularia minor* (Nr. 16 c) im NSG Heiliges Meer; monatliche Messungen im Zeitraum April 96 bis Februar 98.

Der Anstieg der Leitfähigkeit auf einen Maximalwert im Januar 1997 kennzeichnet eine mehr als 5-wöchige Frostperiode und ist auf eine Konzentration der Elektrolyte in der verbleibenden wässrigen Phase zurückzuführen. Unter der etwa 20 cm dicken, elektrolytarmer Eisschicht kam es des weiteren durch dissimilatorische Prozesse zu einer nahezu vollständigen Sauerstoffzehrung in den Kolken.

direkten Vergleich zu diesen Gewässern ist Kolk 16 c, der bis Anfang der 80er Jahre von *Utricularia minor* besiedelt wurde, mit einer mittleren Leitfähigkeit von 130 µS/cm deutlich elektrolytreicher. Das Gewässer 16 b, in dem bis 1984 *Utricularia australis* nachgewiesen wurde, weist im Mittel mit 78 µS/cm zwar einen relativ niedrigen Elektrolytgehalt auf, doch die Untersuchungsjahre unterscheiden sich vor allem in ihren Frühjahrswerten

(April bis Juni) mit durchschnittlich 65 $\mu\text{S}/\text{cm}$ im Jahre 1996 und 101 $\mu\text{S}/\text{cm}$ im Jahre 1997 stark voneinander (Abb. 10). Der besonders instabile Charakter dieser zwei Kleingewässer mit früherem *Utricularia*-Vorkommen wird durch die Gegenüberstellung mit den Untersuchungsergebnissen aus dem Jahre 1994 (POTT et al. 1996) veranschaulicht: die Leitfähigkeitswerte der Kolke 16 b und 16 c lagen 1994 mit durchschnittlich 113 bzw. 232 $\mu\text{S}/\text{cm}$ deutlich über dem Niveau des Zeitraumes 1996 bis Anfang 1998. Starke, arrhythmisch verlaufende Schwankungen im Elektrolytgehalt von Kleingewässern sind nach PARDEY (1992) ein Hinweis für eine anthropogene Einflussnahme.

Dagegen weisen in den Heidekolken die extremen Schwankungen der elektrolytischen Leitfähigkeit im Winter 96/97 nicht auf einen Salzeintrag hin. Diese Erscheinung ist vielmehr die Folge eines von MÜLLER (1973) als „Ausfrieren der Elektrolyte“ bezeichneten Konzentrationseffektes, der sich im Winter 96/97 während einer von Mitte Dezember bis Ende Januar andauernden Frostperiode einstellte. In diesem Zeitabschnitt konnte sich in den Gewässern jeweils ein Ionengradient aufbauen, bedingt zum einen durch die etwa 20 cm dicke, elektrolytarne Eisdecke und zum anderen durch die stark erhöhte Ionenkon-

Tab. 5: Physikochemischer Vergleich der Untersuchungsgewässer im NSG Heiliges Meer mit rezenterem (Nr. 16 d, Nr. 16 e) und früherem (Nr. 16 b, Nr. 16 c) *Utricularia*-Vorkommen sowie einem Gewässer, das keine *Utricularia*-Besiedlung aufweist; Datenbasis: Mittelwerte der monatlichen Analysen aus Gewässer 16 a (September 96 - Februar 98), 16 b-e (April 96 - Februar 98).

Der Kolk 16 c weist mit erhöhten Chlorid-, Natrium-, Kalium- und Phosphatkonzentrationen sowie einem erhöhten pH-Wert bereits dys-mesotrophe Standortseigenschaften auf. Im Unterschied hierzu zeichnen sich die weiteren Kolke durch niedrige Elektrolytgehalte, pH-Werte und Phosphatwerte aus, die in dem für dystrophe Gewässer charakteristischen Bereich liegen.

<i>Utricularia</i>- Besiedlung						
- rezentes Vorkommen:	-	-	-	<i>U. australis</i>	<i>U. australis</i>	
- früheres Vorkommen:	-	<i>U. australis</i>	<i>U. minor</i>	<i>U. minor</i>	-	
Gewässer-Nr.:	16 a	16 b	16 c	16 d	16 e	
Trophie:	dystroph	dystroph	dys-meso-troph	dystroph	dystroph	
Physikochemische Parameter						
Elektrolyt. Leitfähigkeit [$\mu\text{S}/\text{cm}$]	72	78	130	70	56	
pH-Wert	4,4	5,4	5,8	4,6	4,8	
Sauerstoffsättigung [%]	92	80	32	91	69	
Ammonium-N [mg/l]	1,44	0,10	1,88	0,35	1,20	
Nitrat-N [mg/l]	0,20	0,14	0,12	0,08	0,13	
Nitrit-N [$\mu\text{g}/\text{l}$]	n.n.	1,9	0,7	n.n.	n.n.	
Phosphat [$\mu\text{g}/\text{l}$]	11	10	35	20	21	
Organische Substanz [mg/l]	76	67	181	102	198	
Chlorid [mg/l]	7,0	12,2	20,7	9,4	9,9	
Sulfat [mg/l]	11	12	11	8	5	
Eisen [mg/l]	0,4	0,2	0,5	0,3	1,1	
Natrium [mg/l]	2,8	5,5	9,0	4,1	3,4	
Kalium [mg/l]	0,6	1,9	6,7	2,0	2,8	
Magnesium [mg/l]	0,7	0,9	1,5	0,8	0,5	
Calcium [mg/l]	2,4	4,4	3,8	2,2	0,8	
Gesamthärte [$^{\circ}\text{dH}$]	0,5	0,8	0,9	0,5	0,2	
Carbonathärte [$^{\circ}\text{dH}$]	0,3	0,6	0,9	0,5	0,2	

zentration der verbleibenden wäßrigen Phase, aus der die Wasserproben entnommen wurden. Am deutlichsten wurde der Konzentrationsanstieg in Gewässer 16 c, weil hier der Großteil des Wasservolumens zu Eis wurde, so dass es zu einer Verdopplung des ohnehin hohen Elektrolytgehaltes unter der Eisschicht kam. Ein Abbau des Ionengradienten erfolgte wieder, als die Eisdecke auftaute und es zu einer Mixis innerhalb des Wasserkörpers kam.

Sauerstoffsättigung:

Neben dem dargestellten Effekt der Ionenkonzentration, der in den Kleingewässern auf Grund des geringen Wasservolumens besonders deutlich wird, wirkt sich eine geschlossene Eisdecke vor allem auf die im Wasser gelösten Gase aus. In den Analyseergebnissen der Gewässer im NSG Heiliges Meer kommt diese veränderte Situation im Januar 1997 durch einen Rückgang der Sauerstoffsättigung auf annähernd null Prozent sowie einer Erhöhung der Konzentrationen an gelöstem Kohlendioxid von 12 bis 30 mg/l im Dezember auf Werte zwischen 48 und 96 mg/l im Januar zum Ausdruck. Aufgrund der Eisschicht wird die Zufuhr von atmosphärischem Sauerstoff sowie das Entweichen von Kohlendioxid über die Wasseroberfläche unterbunden. Weiterhin geht die assimilatorische Sauerstoffproduktion des Phytoplanktons als Folge des reduzierten Lichtangebotes auf ein winterliches Minimum zurück und die tropholytische Zone weitet sich auf den gesamten Wasserkörper aus, so dass der dissimilatorische Verbrauch und die Mineralisierung der organischen Substanz eine beträchtliche Kohlendioxidfreisetzung bewirken. An der Grenze zwischen Sauerstoff- und Schwefelwasserstoffzone kann die Sauerstoffzehrung durch die chemoautotrophen, aeroben Schwefelbakterien (*Beggiatoa*-Arten) und Thiobakterien (*Thiobacillus*-Arten), die als Sulfurikanten H_2S als Energiequelle zur CO_2 -Assimilation verwenden, beschleunigt werden.

Der Vergleich der Sauerstoffkonzentrationen im Jahresverlauf weist Kolk 16 c mit früherer *Utricularia minor*-Besiedlung bei einer durchschnittlichen Sättigung von 29 % als sauerstoffärmstes Gewässer aus. In den Untersuchungsjahren lag die Sauerstoffsättigung jeweils nur im Frühjahr über 50 %, was darauf hinweist, dass im Frühjahr das Phytoplankton seine größte Populationsdichte erreicht. Dieses Maximum hat seine Ursache in der erhöhten winterlichen Nährstoffmobilisation sowie dem Temperaturanstieg im Frühjahr, was nach SCHWOERBEL (1993) zu einem verstärkten Populationsaufbau führt. Im Sommer steigt die Zahl der planktischen Konsumenten auf einen Maximalwert an und die Phytoplankton-Populationen bauen sich dementsprechend wieder ab.

Die jahreszeitabhängige rhythmische Schwankung des Sauerstoffgehaltes mit Frühjahrsmaximum und sommerlichem Absinken ist auch in den Gewässern mit *Utricularia australis*-Vorkommen (Nr. 16 d, Nr. 16 e) zu beobachten. Aufgrund der hier siedelnden *Sphagnum cuspidatum*- und *Utricularia australis*-Bestände, die zu einer Erhöhung des Sauerstoffgehaltes im Gewässer beitragen, sind diese Unterschiede nicht so deutlich ausgeprägt wie in Gewässer 16 c. Die nach GESSNER (1932) gerade bei Kleingewässern innerhalb der Vegetationsperiode zu erwartenden tagesperiodischen Schwankungen bis zu 50 % sowie der witterungsbedingte Einfluss führen dazu, dass die Sauerstoffabnahme im Sommer nicht an allen Messterminen beobachtet werden konnte.

Trophie:

Die Analyse der Gewässer 16 b bis 16 e hinsichtlich ihrer Trophie zeigt, dass sie im Untersuchungszeitraum April 1996 bis Februar 1998 niedrige Phosphat- und Nitratwerte aufweisen. Bei den Phosphatgehalten liegen die Werte im Mittel zwischen 10 und 35 $\mu g/l$ und bei den Nitrat-Stickstoffkonzentrationen zwischen 0,08 und 0,14 mg/l (Abb. 11, Tab. 5).

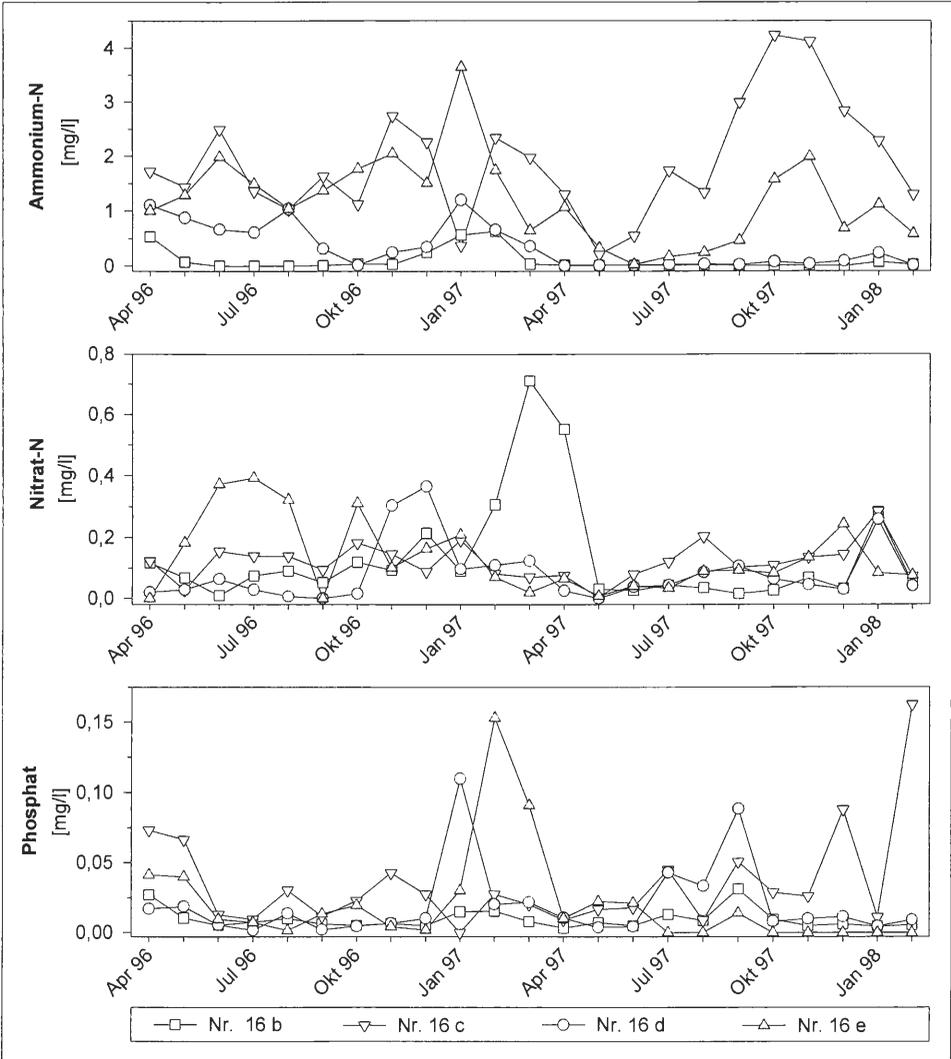


Abb. 11: Ammonium-Stickstoff-, Nitrat-Stickstoff- sowie Phosphatgehalt der Gewässer mit rezentem *Utricularia australis*-Vorkommen (Nr. 16 d, 16 e) und der Gewässer mit früherem Vorkommen von *Utricularia australis* (Nr. 16 b) bzw. *Utricularia minor* (Nr. 16 c) im NSG Heiliges Meer; monatliche Messungen im Zeitraum April 96 bis Februar 98. Eine hohe Nährstofffreisetzung ist während der winterlichen Mineralisierungsphase anhand der maximalen Phosphatwerte vor allem in den Kolken 16 c, 16 d und 16 e nachzuweisen. Der Stickstoffgehalt der Gewässer läßt dagegen nur in Gewässer 16 b eine rhythmische Schwankung mit einem winterlichen Nitrat-Maximum erkennen. In Gewässer 16 c kommt es z.B. im Winter 96/97 zu keiner ausgeprägten Stickstoffmineralisierung, im darauffolgenden Winter ist dagegen ein deutlicher Anstieg der Ammoniumkonzentrationen zu verzeichnen. Insgesamt betrachtet verläuft die Mineralisierung des organischen Materials in den Kolken auf Grund der geringen biologischen Aktivität dieser huminstoffreichen Gewässer nur sehr langsam.

Lediglich die durchschnittlichen Konzentrationen an Ammonium-Stickstoff sind in Kolk 16 c mit 1,88 mg/l sowie in Kolk 16 e mit 1,20 mg/l erhöht und weisen auf nährstoffreiche Milieubedingungen hin. Die Nährstoffkonzentrationen der jeweiligen Gewässer unterliegen im Jahresverlauf relativ schwachen rhythmischen Schwankungen. Während die höchsten Phosphatgehalte in den Wintermonaten nach gesteigerter Mineralisierung, aber geringer Biomasseproduktion erreicht werden, treten produktivitätslimitierende Minima im Frühsommer auf. Auch für Nitrat, Nitrit und Ammonium hat diese Dynamik Gültigkeit. Sie erfährt aber auf Grund der für Kleingewässer von PARDEY (1992) als charakteristisch betrachteten instabilen Standorteigenschaften Abweichungen. Dies kann zu geringeren, zeitlich verzögerten oder in die Vegetationsperiode hineinreichenden Mineralisierungsschüben führen. So liegt im Winter 96/97 das Ammonium-Maximum in Kolk 16 e im Januar, während im darauffolgenden Winter bei deutlich verringerten Konzentrationen der Maximalwert schon im November erreicht wird. Die relativ niedrigen pH-Werte der Untersuchungsgewässer im NSG Heiliges Meer, die auf hohe Anteile organischer Säuren zurückzuführen sind, haben eine verminderte biologische Aktivität zur Folge. Die Mineralisierung des organischen Materials kann dort nur langsam und unvollständig erfolgen, so dass z.B. Cellulosereste weitgehend unzersetzt bleiben und im limnischen Sediment festgelegt werden. Somit fällt die autochthone Nährstofffreisetzung in Verbindung mit den komplexierend wirkenden Huminstoffen gering aus.

Die Gewässer mit früherer *Utricularia australis*- bzw. *Utricularia minor*-Besiedlung (Nr. 16 b, 16 c) sind gegenüber den aktuellen *Utricularia australis*-Gewässern (Nr. 16 d, Nr. 16 e) infolge eines stärkeren Salzeintrages über Grund- und Sickerwasser deutlich basenreicher, was sich neben den Leitfähigkeitswerten (s.o.) auch in höheren durchschnittlichen pH-Werten von 5,4 bzw. 5,8 (im Unterschied zu pH 4,6 in Nr. 16 d und pH 4,8 in Nr. 16 e) sowie in erhöhten Calciumkonzentrationen ausdrückt. Diese Kolke stellen somit anthropogen belastete Gewässer dar, die durch die vorliegende Untersuchung dem dysmesotrophen Gewässertyp zuzuordnen sind. Die pH-Werte der Gewässer 16 b und 16 c streuen jeweils um etwa eine Einheit, ohne eine jahreszeitliche Dynamik erkennen zu lassen. Der pH-Wert zeigt zum einen eine Abhängigkeit von der dissimilatorischen Kohlendioxid-Abgabe der Gewässerorganismen, was eine Protonen-Freisetzung zur Folge hat. Zum anderen wird er durch Reduktionsreaktionen beeinflusst, die über die Umsetzung von Schwefelsäure zu Schwefelwasserstoff einen Protonen-Entzug im Gewässer bewirken. In den Kolken 16 b und 16 c gehen die pH-Werte im Untersuchungszeitraum 1996 bis 1998, die im Vergleich zu den Untersuchungen von POTT et al. (1996) aus dem Jahre 1994 zum Teil deutlich höher liegen, auf den Prozeß der Sulfatreduktion zurück. Die erhöhten Sulfatwerte des Jahres 1994 bestätigen sich in den vorliegenden Untersuchungen nicht, so dass dort von erheblichen bakteriellen Stoffumsetzungen zu Schwefelwasserstoff auszugehen ist, welche durch reduzierende Milieubedingungen, wie z.B. im Januar 1997, gefördert werden. Weiterhin kommt als Ursache der pH-Wert-Erhöhung in den beiden Gewässern auch eine Infiltration von Sulfat und Calcium in den Grundwasserleiter bzw. ein Austausch des basenreichen Wassers durch elektrolytarmes Niederschlagswasser in Betracht.

Physikochemie der nicht-permanenten Gewässer (Nr. 16 a, Nr. 16 f):

Die Flachsenge östlich der Landstraße L 504 (Nr. 16 f) und der zentrale Kolk in der Heide westlich des Großen Heiligen Meeres (Nr. 16 a) nehmen hinsichtlich der Wasserführung und somit auch der physikochemischen Standortfaktoren eine Sonderstellung innerhalb der untersuchten Gewässer im NSG Heiliges Meer ein. Während das *Utricularia minor*-Gewässer (Nr. 16 f) im Sommer periodisch austrocknet, ist das Gewässer ohne *Utricularia*-Besiedlung (Nr. 16 a) nur in extremen Trockenperioden mit geringen jährlichen Nie-

derschlagsmengen von einer Austrocknung bis auf den Gewässerboden betroffen. Das Jahr 1996 stellte ein Extremjahr dar, dessen Niederschlagsmenge in dem hydrologischen Winterhalbjahr November 1995 bis April 1996 mit 149 mm (42 % des langjährigen Mittels) das absolute Minimum seit Beginn der Messungen im Jahre 1972 an der Klimastation Heiliges Meer repräsentiert und nach WEINERT et al. (1998) eine geringe Grundwasserneubildung zur Folge hat. Für Kolk 16 a bedeutete dies eine bis Ende August 1996 anhaltende Trockenphase, die zu einem verstärkten oxidativen Abbau der organogenen Bodenschichten (Dy) führte. Nach einsetzender Wasserfüllung dieses dystrophen Kolkes kam es im September 1996 zu einer Erhöhung des Elektrolytgehaltes auf 134 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (Mittel 1994: 43 $\mu\text{S}/\text{cm}$), der sich bei steigendem Wasserstand auf 90 $\mu\text{S}/\text{cm}$ im Oktober reduzierte (Abb. 12). Unter der geschlossenen Eisdecke im Januar 1997 stieg die elektrolytische Leitfähigkeit kurzzeitig auf den Maximalwert von 155 $\mu\text{S}/\text{cm}$ an, lag in den Folgemonaten aber wieder bei einem Wert zwischen 50 und 60 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Dabei wird der hohe Leitfähigkeitswert im wesentlichen nicht durch Alkali- und Erdalkalitionen sowie Carbonate und Chloride bestimmt, sondern zeigt eine enge Korrelation zu den Sulfat- und Ammoniumkonzentrationen, die als Folge der beginnenden Primärproduktion im Frühjahr wieder auf ein niedriges Niveau absinken.

Die für das Gewässer 16 a dargestellte Dynamik der nicht permanenten Gewässer, konnte auch für das sauerhumusreiche Gewässer 16 f nachgewiesen werden. Die physikochemischen Milieubedingungen dieses Kolkes wurden im Jahre 1997 nach Beendigung der sommerlichen Trockenphase monatlich erfasst (Tab. 5). Im Unterschied zu Gewässer 16 a hat dort neben Ammonium allerdings auch Nitrat mit bis zu 9,1 mg/l einen wesentlichen Anteil am Gesamtstickstoffgehalt. Die elektrolytische Leitfähigkeit des Gewässers weist zwar bei beginnender Wasserfüllung relativ hohe Werte bis zu 260 $\mu\text{S}/\text{cm}$ auf, diese sin-

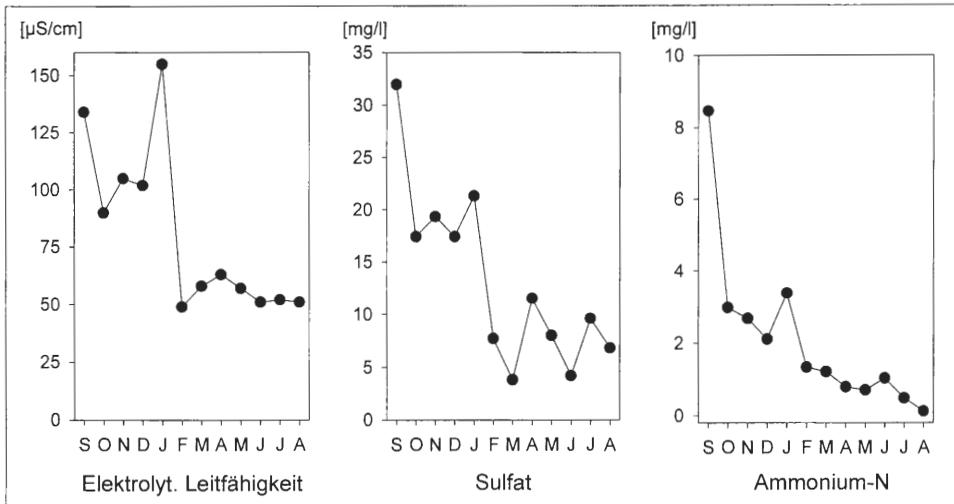


Abb. 12: Elektrolyt. Leitfähigkeit, Ammonium-Stickstoff- sowie Sulfatgehalt des Gewässers 16 a (NSG Heiliges Meer) nach einer sommerlichen, bis August 96 anhaltenden Austrocknungsphase; monatliche Messungen im Zeitraum September 96 bis August 97.

Der nach einsetzender Wasserfüllung hohe Elektrolytgehalt im September 96 wird vor allem durch die Ammonium- und Sulfatkonzentrationen bestimmt. Diese Werte sinken als Folge des weiteren Wasserspiegelanstiegs sowie des Stoffentzuges durch Primärproduzenten in der Vegetationsperiode auf ein niedriges, für dystrophe Gewässer charakteristisches Niveau ab. Nur im Januar kann es bei Eisgang zu einem kurzzeitigen Elektrolytanstieg im Wasser kommen.

ken jedoch im weiteren Verlauf des Frühjahres auf 84 $\mu\text{S}/\text{cm}$ ab. Das Gesamtniveau des Elektrolytgehaltes liegt hier mit durchschnittlich 148 $\mu\text{S}/\text{cm}$ doppelt so hoch wie in Gewässer 16 a. Verantwortlich für die relativ hohen Leitfähigkeitswerte in Gewässer 16 f ist die unmittelbare Nähe zur Landstraße L 504, von der im Winter über Oberflächenwasser der Eintrag von Streusalzen in den Gewässerkörper erfolgt. Sowohl diese anthropogene Beeinflussung als auch die häufigen Mineralisierungsschübe, die durch Austrocknungsphasen beschleunigt werden und eine dauerhafte Fixierung der Nährstoffe im Sediment verhindern, führen zu dem erhöhten Nährstoffgehalt in dem Gewässer.

Zusammenfassend kann man feststellen, dass die untersuchten dystrophen (Nr. 16 a, 16 b, 16 d, 16 e und 16 f) sowie dys-mesotrophen (Nr. 16 c) Kleingewässer im NSG Heiliges Meer nicht nur im Jahresgang, sondern auch im Vergleich mehrerer Untersuchungsjahre teilweise enorme Schwankungen ihrer physikalisch-chemischen Milieubedingungen aufweisen, die um so deutlicher ausfallen, je stärker die Wasserstandsschwankungen sind. Dabei führen sommerliche Trockenphasen zu einer Nährstoffmobilisation, die mit temporär hohen Stickstoffkonzentrationen im Gewässer deren trophische Zuordnung erschwert. Darüber hinaus sind sowohl die Abweichungen von den zu erwartenden Jahreszyklen als auch die Gesamtamplitude der einzelnen Ionenkonzentrationen im Jahresverlauf um so größer, je stärker die Beeinflussung der Gewässer durch Stoffeinträge aus dem landwirtschaftlich genutzten Umfeld ist. Aufgrund der hohen Komplexität der physikochemischen Standortfaktoren sind somit für eine genaue Trophiebeschreibung von Kleingewässern, die einer anthropogenen Nährstoffzufuhr ausgesetzt sind oder stark schwankende Wasserstände aufweisen, zahlreiche Beprobungen im Jahresverlauf notwendig.

5.2.2. Charakteristik der *Utricularia*-Gewässer im NSG Otternhagener Moor und im NSG Knollmanns Meerkott

Die physikalisch-chemischen Standorteigenschaften der Siedlungsgewässer der *Utricularia*-Arten stehen in engem Zusammenhang mit der Genese der jeweiligen Gewässer. Die im NSG Knollmanns Meerkott liegenden, im folgenden dargestellten Gewässer mit Vorkommen von *Utricularia australis* werden der Gruppe der Teiche und Weiher zugeordnet. Während das Gewässer 15 a durch Erdfallbildung entstanden ist und vollständig von einem Erlenbruch umsäumt wird, stellt das östlich daran angrenzende Gewässer 15 b ein durch Sandabtragung entstandenes Sekundärgewässer dar, das in einer Brachfläche liegt. Die im NSG Otternhagener Moor gelegenen Siedlungsgewässer von *Utricularia minor* repräsentieren dagegen Torfstichgewässer. So stellt Gewässer 25 b einen 6 m² großen Torfstich dar, dessen Rand durch erhöhte Torfrippen scharf begrenzt wird und der von Kiefern umsäumt ist. Gewässer 25 c grenzt an die Torfrippen von 25 b unmittelbar an, ist aber mit etwa 50 m² offener Wasserfläche Bestandteil eines 300 m² großen, weitgehend verlandeten Torfstichkomplexes.

***Utricularia minor*-Gewässer (Nr. 25 b, Nr. 25 c):**

Die beiden Torfstichgewässer im Otternhagener Moor, in denen *Utricularia minor* siedelt, können mit Elektrolytgehalten von weniger als 100 $\mu\text{S}/\text{cm}$, mittleren pH-Werten von 4,1 und 4,5 sowie einem Gehalt an organischen Substanzen von über 100 mg/l als dystroph bezeichnet werden (Abb. 13, Tab. 6). Die Schwankungen der pH-Werte betragen, ohne einen rhythmischen Jahresverlauf erkennen zu lassen, nicht mehr als eine Einheit und unterstreichen die starke Pufferung und Stabilisierung der sauren Milieubedingungen durch chelatkomplexbildende Huminstoffe. Wie ein Vergleich mit den umfangreichen,

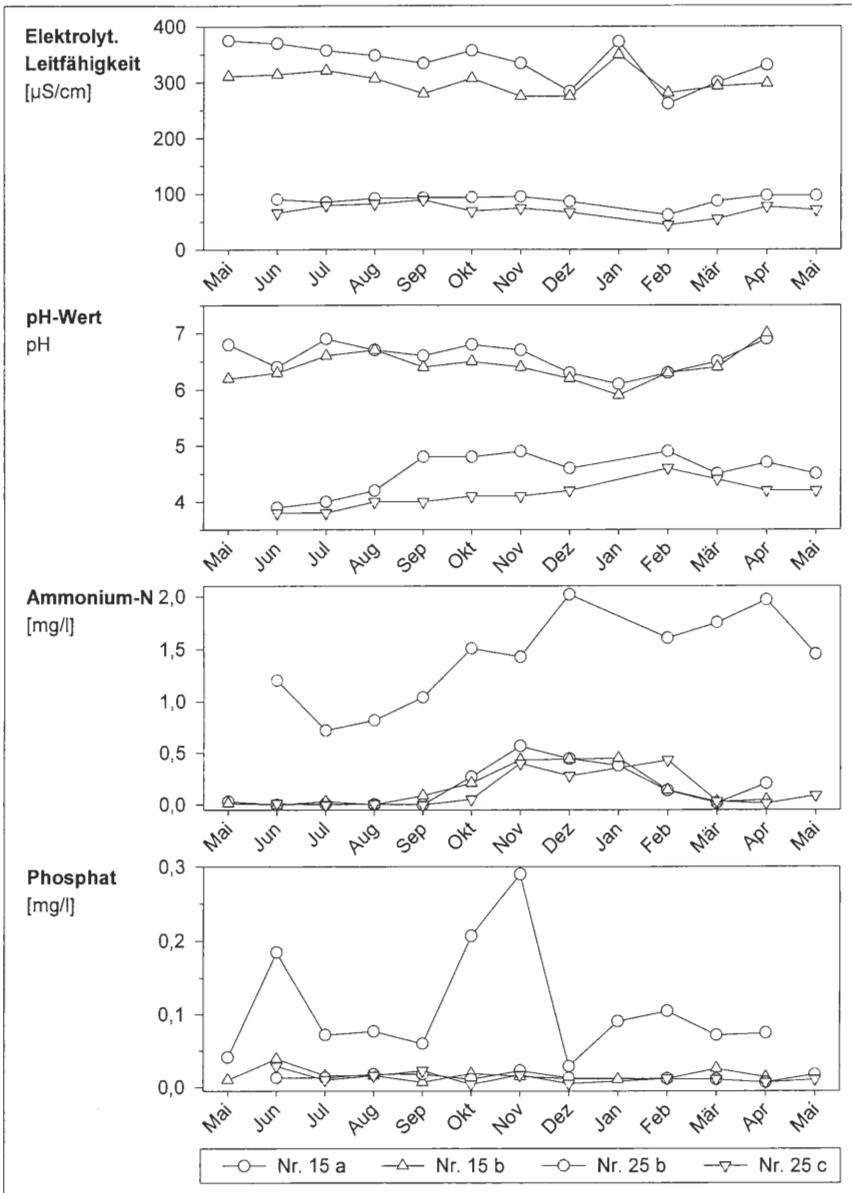


Abb. 13: Jahrgänge ausgewählter Gewässer mit *Utricularia australis*- und *U. minor*-Vorkommen im NSG Knollmanns Meerkott (Nr. 15 a und b) sowie im NSG Otternhagener Moor (Nr. 25 b und c); monatliche Messungen im Zeitraum Mai 96 - April 97 (Nr. 15) bzw. Juni 96 - Mai 97 (Nr. 25, im Januar 97 wurde bei Eisgang keine Probe entnommen). Während die elektrolyt. Leitfähigkeit und der pH-Wert stabile Parameter darstellen, die im Jahresverlauf dieser Gewässer nur geringfügigen Schwankungen unterliegen, weisen die erhöhten Ammonium-Stickstoffkonzentrationen im Winter auf einen Mineralisations-schub hin. In Nr. 25 b findet allerdings in der Vegetationsperiode keine vollständige Ammoniumzehrung statt. Die Phosphatkonzentrationen der Gewässer liegen mit Ausnahme von Nr. 15 a, das ein Maximum im Frühsommer und im Herbst aufweist, ganzjährig nahe der Nachweisgrenze von 0,01 mg/l.

von BERTRAM (1988) durchgeführten Analysen in Torfstichgewässern zeigt, sind die gemessenen pH-Werte im Otternhagener Moor charakteristisch für die Torfstichgewässer Nordwestdeutschlands. Der standortdifferenzierende Einfluss der Sphagnen, die nach ANSCHÜTZ & GESSNER (1954) und BREHM (1970) über eine Protonenabgabe als Kationenaustauscher fungieren und zu einer Gewässerversauerung beitragen, wird darin deutlich, dass das *Sphagnum cuspidatum*-reiche Gewässer 25 c gegenüber dem benachbarten *Sphagnum*-freien Gewässer 25 b im Mittel um 0,4 Einheiten niedrigere pH-Werte aufweist. Auch MÜLLER (1973) konnte bei Hochmooruntersuchungen einen Einfluss der Sphagnen auf den pH-Wert der Gewässer nachweisen. MÜLLER zeigte, dass die niedrigsten pH-Werte nicht in den offenen, häufig vegetationsfreien Wasserflächen der Moorkolke, sondern in den kleinräumigen durch Sphagnen aufgebauten Bult-Schlenken-Komplexen vorlagen. Weiterhin unterscheiden sich die beiden Untersuchungsgewässer 25 b und 25 c in ihrem Elektrolytgehalt. Das Gewässer 25 b besitzt im Jahresdurchschnitt einen um

Tab. 6: Physikochemischer Vergleich ausgewählter *Utricularia australis*- und *U. minor*-Gewässer im NSG Knollmanns Meerkott (Nr. 15 a und b) sowie im NSG Otternhagener Moor (Nr. 25 b und c); Datenbasis: Jahresmittelwerte der monatlichen Analysen aus Gewässer Nr. 15 (Mai 96 - April 97) und Nr. 25 (Juni 96 - Mai 97).

Niedrige Leitfähigkeits- und pH-Werte sowie hohe Gehalte an organischer Substanz zeichnen die *Utricularia minor*-Gewässer im NSG Otternhagener Moor als dystroph aus. Sie unterscheiden sich damit in ihrer Trophie von den *Utricularia australis*-Gewässern des NSG Knollmanns Meerkott, die auf Grund hoher Elektrolytkonzentrationen (vor allem Chlorid, Sulfat und Calcium) als meso- bis eutroph zu charakterisieren sind. Der Phosphatgehalt ist nur in Gewässer 15 a deutlich erhöht.

Utricularia- Gewässer		<i>U. australis</i>	<i>U. australis</i>	<i>U. minor</i>	<i>U. minor</i>
- <i>Utricularia</i> -Art:		<i>U. australis</i>	<i>U. australis</i>	<i>U. minor</i>	<i>U. minor</i>
- Gewässertyp:		Teich / Weiher	Teich / Weiher	Torstichgewässer	Torstichgewässer
- Gewässer-Nr.:		15 a	15 b	25 b	25 c
Trophie:		meso- bis eutroph	meso- bis eutroph	dystroph	dystroph
Physikochemische Parameter					
Elektrolyt. Leitfähigkeit [µS/cm]		335	301	89	70
pH-Wert pH		6,6	6,4	4,5	4,1
Sauerstoffsättigung [%]		49	80	36	67
Ammonium-N [mg/l]		0,17	0,16	1,41	0,12
Nitrat-N [mg/l]		0,04	0,05	0,15	0,10
Nitrit-N [µg/l]		n.n.	n.n.	<0,1	n.n.
Phosphat [µg/l]		109	16	14	13
Organ. Substanz [mg/l]		45	42	217	144
Chlorid [mg/l]		39,2	35,1	14,8	11,1
Sulfat [mg/l]		36	52	6	8
Eisen [mg/l]		4,0	3,8	0,8	0,6
Natrium [mg/l]		16,8	15,2	7,0	5,5
Kalium [mg/l]		4,9	6,3	1,2	0,7
Magnesium [mg/l]		4,7	5,2	1,0	0,8
Calcium [mg/l]		30,1	23,7	1,5	1,1
Gesamthärte [°dH]		5,3	4,5	0,4	0,3
Carbonathärte [°dH]		3,5	2,1	0,4	0,3

19 $\mu\text{S}/\text{cm}$ höheren Elektrolytgehalt, der mit dem pH-Wert eng korreliert ist. Die Ursache für den geringeren Leitfähigkeitswert in Gewässer 25 c liegt neben dem direkten Kationenzug durch Sphagnen im verminderten, jährlichen Mineralisationsgrad, der um so schwächer ausfällt, je saurer die Milieubedingungen sind. Die geringe Mineralisation führt zu einer langfristigen Fixierung der Nährstoffe in den limnischen Sedimenten und reduziert letztlich den Elektrolytgehalt im Wasser.

Auch die Analyse der Ammoniumkonzentrationen in den beiden Torfstichen mit *Utricularia minor*-Besiedlung charakterisiert das Gewässer 25 b bei einem mittleren Ammonium-Stickstoffgehalt von 1,41 mg/l im Vergleich zu Gewässer 25 c mit 0,12 mg/l als das wesentlich nährstoffreichere Torfstichgewässer (Tab. 6). Im Jahresgang kann zwar für beide Gewässer ein charakteristisches Wintermaximum beobachtet werden, doch findet in der Vegetationsperiode eine vollständige Ammoniumzehrung, die auf assimilatorischen Einbau in Biomasse zurückgeht, nur in dem *Sphagnum cuspidatum*-reichen Torfstich (Nr. 25 c) statt. Gewässer 25 b dagegen weist im Juli mit einem Minimum von 0,72 mg/l Ammonium-Stickstoff darauf hin, dass dieser im Überschuss vorliegt und somit von den Pflanzen nicht vollständig inkorporiert wird. Trotz dieser relativ hohen Ammoniumgehalte scheint nur eine geringe mikrobielle Umsetzung von Ammonium über Nitrit zu Nitrat stattzufinden, da die gemessenen Konzentrationen an Nitrat-Stickstoff im Jahresmittel mit 0,15 mg/l sehr gering sind. Auch in Gewässer 25 c wird mit 0,10 mg/l Nitrat-Stickstoff nur ein geringer Durchschnittswert erreicht. Dies weist auf die von BERTRAM (1988) und KÜSTER (1990) beschriebene, für sauerstoffarme und stark saure Moorgewässer charakteristische Nitrifikationshemmung hin. Während hinsichtlich der Nitrat-Stickstoffgehalte von einer hochmoortypischen Wasserqualität in beiden Torfstichen ausgegangen werden kann, kommt in Nr. 25 c mit durchschnittlich 1,41 mg/l Ammonium-Stickstoff den Stickstoffverbindungen nicht die Bedeutung eines wachstumslimitierenden Faktors zu. Dagegen können die niedrigen Nitrat- und Ammoniumkonzentrationen des Gewässers 25 b als Hinweis auf die Rolle von Stickstoff als Minimumfaktor gewertet werden. Dies bestätigen auch die Untersuchungen von VERHOEVEN et al. (1996) in niederländischen Mooren.

Die Konzentrationen von anorganisch gelöstem Phosphat in den Torfstichgewässern des Otternhagener Moores weisen mit durchschnittlich 14 $\mu\text{g}/\text{l}$ (Nr. 25 b) bzw. 13 $\mu\text{g}/\text{l}$ (Nr. 25 c) im gesamten Jahresverlauf auf nährstoffarme Milieubedingungen hin. Vergleicht man die in der Literatur beschriebenen Phosphatgehalte verschiedener Moorgewässer, so differieren diese stark. Während PIETSCH (1976) in ostdeutschen Torfstichen geringe Phosphatgehalte von 22 bis 154 $\mu\text{g}/\text{l}$ nachwies, betragen die Konzentrationen nach MÜLLER (1973) in einigen Moorkolken Ostfrieslands bis zu 1,92 mg/l und nach BERTRAM (1988) in Torfstichgewässern Nordwestdeutschlands bis zu 1,15 mg/l Phosphat. Auch POTT (1983) stellte für dystrophe Gewässer im Vergleich zu oligotrophen Gewässern höhere Phosphatkonzentrationen fest. Die geringen Phosphatgehalte in den beiden *Utricularia minor*-Gewässern im Otternhagener Moor könnten auf eine Fixierung des Phosphates in organische Gewässerkomponenten zurückzuführen sein.

***Utricularia australis*-Gewässer (Nr. 15 a, Nr. 15 b):**

Die beiden im NSG Knollmanns Meerkott liegenden Siedlungsgewässer von *Utricularia australis* (Nr. 15 a und 15 b) unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Entstehung, ihres Alters und der damit assoziierten Verlandungsstadien deutlich voneinander. Die Ergebnisse der physikochemischen Analyse weisen allerdings auf Gemeinsamkeiten in dem trophischen Status dieser zur Gruppe der Teiche und Weiher zählenden Gewässer hin. So deutet die elektrolytische Leitfähigkeit als Summenparameter im Jahresmittel sowohl in Gewässer 15 a mit 335 $\mu\text{S}/\text{cm}$ als auch in Gewässer 15 b mit 301 $\mu\text{S}/\text{cm}$ auf einen erhöhten Salzgehalt hin (Abb. 13, Tab. 6), der im Kontrast zu den von POTT (1980) und PUST (1993) dar-

gestellten originär elektrolytarmen Milieubedingungen der pleistozänen Sandlandschaften Nordwestdeutschlands steht. Die Jahresgänge des Elektrolytgehaltes verlaufen mit Ausnahme der Konzentrationserhöhungen bei Eisgang, die für beide Gewässer mit Maximalwerten im Januar 1996 erfasst wurden, sehr ausgeglichen. Im untersuchten Zeitraum liegen die pH-Werte bei einer geringen Streuung im annähernd neutralen Bereich (Nr. 15 a: pH 6,6; Nr. 15 b: pH 6,4) und bestätigen die Wirksamkeit des Kohlensäure-Calciumhydrogencarbonat-Puffersystems, das die physikalisch-chemischen Milieubedingungen stabilisiert. Neben hohen Calciumkonzentrationen von durchschnittlich 30,1 mg/l (Nr. 15 a) bzw. 23,7 mg/l (Nr. 15 b) tragen die Hydrogencarbonate mit einem mittleren Gehalt von 52 mg/l bzw. 32 mg/l zur relativen pH-Konstanz bei. Doch nicht nur die pH-Pufferung über das Kalk-Kohlensäure-Gleichgewicht, sondern auch die jeweilige Ausdehnung des Gewässerkörpers, der in Relation zu den Untersuchungsgewässern im NSG Heiliges Meer und NSG Otternhagener Moor mit bis zu 4 m Tiefe (Nr. 15 a) ein erheblich größeres Volumen aufweist, trägt zur Stabilisierung des Gewässermilieus bei. In Übereinstimmung mit den Ergebnissen von GESSNER (1932), der die Tagesperiodik des pH-Wertes, Sauerstoff- und Kohlendioxidgehaltes in den nur wenige Dezimeter tiefen Gewässern mit denen größerer Gewässer verglich, zeigt sich, dass die Teiche und Weiher mit einem größeren Wasserbecken gewissermaßen gegen extreme Schwankungen „gepuffert“ sind.

Die Differenzierung der hier vorgestellten Siedlungsgewässer von *Utricularia australis* im NSG Knollmanns Meerkott weist Nr. 15 a als das nährstoffreichere Gewässer aus, in dem neben etwas höheren Leitfähigkeits- und pH-Werten mit durchschnittlich 0,109 mg/l gegenüber 0,016 mg/l in Nr. 15 b deutlich höhere Phosphatkonzentrationen gemessen werden. In der jahreszeitlichen Dynamik zeigt sich in dem Erdfallgewässer ein Maximum im November 1996 mit 0,290 mg/l, welches als Hinweis auf eine verstärkte Mineralisierung im Herbst gewertet werden kann. Das Phosphatminimum von 0,041 mg/l im Mai 1996 liegt noch über dem höchsten Phosphatgehalt von 0,039 mg/l in Gewässer 15 b, dessen Phosphatkonzentrationen im Jahresverlauf nur geringen Schwankungen unterliegen, ohne eine herbstliche Zersetzung des Bestandabfalls zu indizieren. Die hohen Konzentrationen in Gewässer 15 a dürften allerdings nicht allein auf die Freisetzung von Phosphaten aus der Phytomasse zurückzuführen sein, sondern sind auch in Zusammenhang mit einer Mobilisierung aus dem Gewässerboden zu sehen. Das Sediment bindet große Mengen Phosphat durch Adsorption an Sedimentpartikel bzw. Ausfällung als Eisenphosphat. Diese können aber bei reduzierenden Milieubedingungen an der Sedimentoberfläche wieder in Lösung gehen und nach LAMPERT & SOMMER (1993) sich in Zirkulationsphasen im Gewässer verteilen. Die mächtige Gytia, niedrige Sauerstoffsättigungen von durchschnittlich 49 % sowie hohe Eisenkonzentrationen von Oktober bis Dezember 1996 weisen auf eine beträchtliche Phosphatfreisetzung in dem Erdfallgewässer hin. Dagegen indizieren die geringen Phosphatgehalte in dem benachbarten Sekundärgewässer (Nr. 15 b) mit 80 % Sauerstoffsättigung sauerstoffreichere Milieubedingungen, die zu einer stärkeren Fixierung der Nährstoffe in der Phytomasse und im Sediment führen, so dass das Phosphatangebot durchaus zum Minimumfaktor für das Pflanzenwachstum werden kann.

Die Stickstoffkonzentrationen der beiden Untersuchungsgewässer liegen sowohl für Ammonium als auch für Nitrat auf einem niedrigen Niveau. Die Jahresverläufe der Ammoniumgehalte sind nahezu identisch und deuten, wie auch in Gewässer 25 a und 25 c festgestellt wurde, von November bis Januar mit Werten um 0,5 mg/l Ammonium-Stickstoff auf einen Mineralisationsschub. In den Sommermonaten sinken die Ammoniumkonzentrationen dagegen deutlich unter 0,1 mg/l. Der Vergleich der Nitrat-Jahresgänge ergibt zwischen den beiden Gewässern auf Grund der durchweg niedrigen Konzentrationen von 0,4 bis 0,5 mg/l Nitrat-Stickstoff keine aussagekräftigen Unterschiede.

Zusammenfassend können die hier dargestellten Gewässer im NSG Knollmanns Meerkott trotz der geringen Stickstoffkonzentrationen als schwach eutroph bezeichnet werden. Der

Grund für das allgemein höhere Nährstoffniveau liegt vermutlich in dem starken anthropogenen Einfluss, der von den intensiv ackerbaulich genutzten Flächen mit überwiegend Maiskulturen nördlich und östlich des Schutzgebietes ausgeht und zu einer Eutrophierung des Grundwassers sowie der damit in Kontakt stehenden Gewässer führt.

5.3. Vergleich der Standortansprüche von *Utricularia minor* und *Utricularia australis* in Torfstichgewässern

In den ombrogenen Hochmooren Nordwestdeutschlands werden die Moorgewässer bei chemisch weitgehend einheitlicher Torfzusammensetzung entscheidend von dem Grad der anthropogenen Einflussnahme geprägt. Die Abtorfung und Drainierung des Moorkörpers lösen dabei nach ROESCHMANN et al. (1993) Torfsackungs- sowie Torfzersetzungprozesse aus, die zu einem Verlust der konvex gewölbten Mooroberfläche und zu einem Übergang von ombrotrophen zu minerotrophen Gewässereigenschaften führen. Das Wasser der Torfstiche ist gegenüber dem „lebenden“ Hochmoor mit Pflanzennährstoffen angereichert, und minerotrophente Pflanzenarten finden geeignete Siedlungsbedingungen (s. MÜLLER 1973, OVERBECK 1975). Gewässerchemische Differenzierungen innerhalb der Torfstichgewässer ergeben sich sowohl aus dem Zersetzungsgrad der Torfschichten als auch aus der Abtorfungstiefe, welches bei Abtragung des Torfes bis auf den mineralischen Untergrund in der Regel zu einer Elektrolytzunahme im Gewässer führt, sowie aus der Nähe zu landwirtschaftlichen Nutzflächen, für die die Torfstiche die Funktion von Vorflutern einnehmen können.

Die Differenzierung der untersuchten Torfstichgewässer mit *Utricularia minor*-Vorkommen gegenüber den Torfstichgewässern mit *Utricularia australis*-Vorkommen zeigt, dass *Utricularia minor* bei Medianwerten von pH 4,3 und 74 µS/cm elektrolytischer Leitfähigkeit überwiegend in sehr sauren und elektrolytarmen Gewässern siedelt, während *Utricularia australis* in salzreichere Gewässer vordringt (Abb. 14), die ihre ursprüngliche Basenarmut durch Nährstoffeinträge eingebüßt haben. Der Median beträgt hier pH 5,4 sowie 194 µS/cm elektrolytische Leitfähigkeit. Die Unterschiede im Elektrolytgehalt der *Utricularia minor*- gegenüber den *Utricularia australis*-Standorten spiegeln sich sowohl bei den Anionen Sulfat und Chlorid als auch bei den Kationen Natrium, Kalium, Magnesium, Calcium und Eisen sehr eindrücklich wider und indizieren den breiteren ökologischen Toleranzbereich von *Utricularia australis*.

Der standörtliche Vergleich der Torfstiche anhand des Gehaltes an organischer Substanz zeigt, dass *Utricularia minor* in sehr huminstoffreichen Gewässern mit hohen Konzentrationen von 140 bis 365 mg/l organischer Substanz siedelt, während *Utricularia australis* auch in den mäßig huminstoffreichen Torfstichgewässern bei einem Minimum von 50 mg/l organischer Substanz vorkommt.

Hinsichtlich des Sauerstoffgehaltes ist eine Interpretation anhand von Tagesgängen oder Jahresverläufen der einzelnen Gewässer notwendig, um die vorliegenden starken Schwankungen des Milieus zu erfassen (s. Kap. 5.2 u. Abb. 10). Tendenziell ist bei den *Utricularia australis*-Gewässern mit Werten um 72 % Sauerstoffsättigung ein erhöhter oxidativer Stoffumsatz im Moorwasser zu erkennen. Diese Bedingungen stehen dann dem Milieu der dystrophen Moorschlenken mit *Utricularia minor*-Vorkommen und Sättigungswerten von 46 % gegenüber, in denen der oxidative Abbau vermindert ist und organische Substanz angereichert werden kann. Die Gesamtamplitude reicht bei den *Utricularia minor*-Gewässern von 19 bis 77 % Sauerstoffsättigung, während sie bei den *Utricularia australis*-Gewässern eine Spanne von 11 bis 90 % umfaßt. Dieses Ergebnis zeigt einerseits die

Inhomogenität der Gewässer bezüglich ihrer Sauerstoffkonzentrationen, andererseits drückt sich darin tendenziell ein größerer Streubereich der Standortansprüche von *Utricularia australis* gegenüber *Utricularia minor* aus.

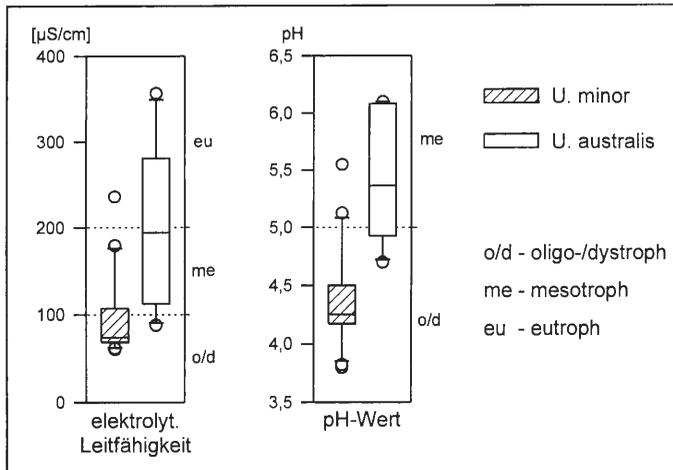


Abb. 14: Trophievergleich der Torfstichgewässer mit *Utricularia minor*- und *Utricularia australis*-Vorkommen anhand der elektrol. Leitfähigkeit und des pH-Wertes (Darstellung der Jahresmittelwerte der Gewässer als Box-Whisker-Plot; Grenzwerte der Trophiestufen verändert nach ELLENBERG 1996 und POTT 1996).

Während *Utricularia minor* in den Torfstichgewässern dystrophe Milieubedingungen indiziert, ist *Utricularia australis* in den stark anthropogen beeinträchtigten, dys-mesotrophen bis eutrophen Torfstichen verbreitet, deren elektrol. Leitfähigkeit meist zwischen 100 und 200 µS/cm liegt.

Die Betrachtung der Maximalwerte sowie der oberen Quartile der Werteverteilungen der hauptsächlichsten Trophierungsparameter Ammonium, Nitrat und Phosphat bestätigt die Tendenz, dass *Utricularia australis* im Vergleich zu *Utricularia minor* in Moorgewässern mit einem höheren Nährstoffangebot vorkommt (Abb. 15). Auch die Analyse von Nitrit, das als Zwischenprodukt natürlicher Ab- und Umbauvorgänge in der Regel schnell zu den stabilen Stickstoffspezies Nitrat oder Ammonium umgebaut wird, weist auf einen leicht erhöhten Umsatz in den *Utricularia australis*-Gewässern hin. Bei einem Vergleich der Stickstoff- und Phosphatverbindungen anhand der jeweiligen Mediane, der unteren Quartile und der Minima zeigt sich zum einen, dass die Konzentrationen im Bereich des von POTT (1983) beschriebenen, für dystrophe Gewässer charakteristischen niedrigen Nährstoffniveaus liegen und zum anderen, dass die Unterschiede zwischen den Ansprüchen beider Arten gering sind. Sowohl *Utricularia minor* als auch *Utricularia australis* können in sehr stickstoff- und phosphatarmer Torfstichgewässern siedeln. Die alleinige trophische Zuordnung der untersuchten Torfstiche zu Gewässertypen anhand der Parameter Stickstoff und Phosphat reicht jedoch auf Grund des quantitativ nicht erfassten Anteiles der Nährstoffe, die durch Primärproduzenten fixiert werden, nicht aus. Deshalb werden für eine Trophiebeschreibung die im Jahresverlauf relativ konstanten Parameter elektrol. Leitfähigkeit und pH-Wert hinzugezogen. Die Klassifizierung der mittleren 50 % der Werteverteilung, die graphisch durch die oberen und unteren Quartile dargestellt werden (Abb. 14), ergibt für die *Utricularia minor*-Gewässer die Zuordnung zum dystrophen Gewässertyp. *Utricularia australis* siedelt dagegen in den stärker anthropogen beeinflussten Torfstichgewässern, die als dys-mesotroph bis hin zu schwach eutroph bezeichnet werden können.

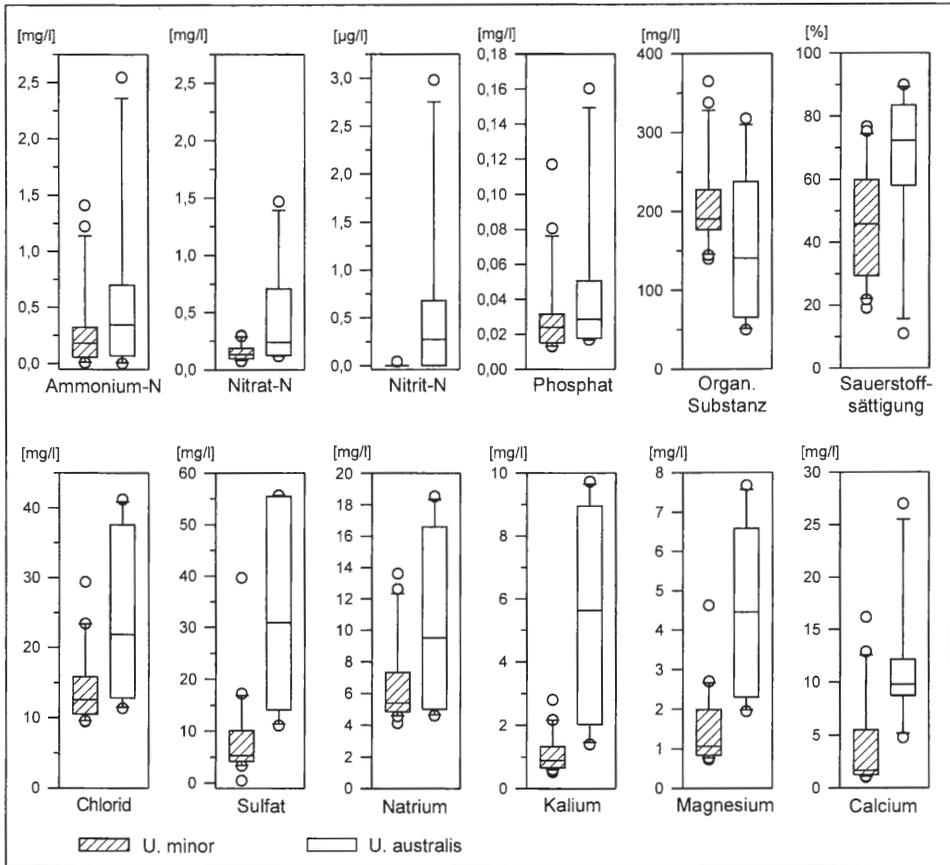


Abb. 15: Physikochemischer Vergleich der Torfstichgewässer mit *Utricularia minor*- und *Utricularia australis*-Vorkommen (Darstellung der Jahresmittelwerte der Gewässer als Box-Whisker-Plot).

Bei der Analyse von Chlorid, Sulfat, Natrium, Kalium, Magnesium und Calcium werden in der gesamten Werteverteilung Unterschiede in den Standortsansprüchen der beiden Arten deutlich. *Utricularia minor* siedelt bevorzugt in den salzarmen, *Utricularia australis* in den salzreicheren Torfstichen. Dagegen zeigen sich bei den Parametern Stickstoff und Phosphat nur in der oberen Werteverteilung (Maximum, oberes Quartil) deutliche Standortsunterschiede zwischen den beiden Arten.

5.4. Vergleich der Standortansprüche von *Utricularia minor*, *Utricularia australis* und *Utricularia vulgaris* in Weihern und Teichen

Die untersuchten Teiche und Weiher, von denen die Torfstichgewässer als klar zu fassender Typ abgetrennt und in Kapitel 5.3. isoliert betrachtet werden, stellen bezüglich Größe, Entstehung und Nutzung eine sehr inhomogene Gruppe dar. Die Gewässer unterscheiden sich somit auch in der Ausbildung der Gewässerböden, die vor allem vom geologischen Untergrund, vom Gewässeralter und von der Art der Wasserzuführung abhängig ist. Ein erhöhter Nährstoffgehalt im Gewässer kann damit, im Gegensatz zu den originär nähr-

stoffarmen Torfstichgewässern, nicht nur die Folge von anthropogenen Stoffeinträgen, sondern auch das Ergebnis eines natürlichen Verlandungsprozesses sein.

Die Analyseergebnisse der mit *Utricularia minor*, *U. australis* und *U. vulgaris* besiedelten Teiche und Weiher sind in Abb. 16 und Abb. 17 zusammenfassend dargestellt.

Utricularia minor zeichnet sich in Bezug auf den Parameter elektrolytische Leitfähigkeit mit einem Minimum von 54 $\mu\text{S}/\text{cm}$ und einem Maximum von 203 $\mu\text{S}/\text{cm}$ durch stenöke Standorteigenschaften aus. Innerhalb dieser Gesamtspannweite liegen 50 % der Werte zwischen 70 und 120 $\mu\text{S}/\text{cm}$ und deuten auf nährstoffarme Siedlungsgewässer, die aber im Unterschied zu den sauren Torfstichgewässern nicht dem dystrophen, sondern bei unteren und oberen Quartilsgrenzen von pH 6,1 bzw. 6,5 dem oligotrophen Gewässertyp zuzurechnen sind. Auch die im Mittel hohen Sauerstoffsättigungen von 83 % charakterisieren diese *Utricularia minor*-Gewässer als nährstoffarm, da im Jahresgang bei einer geringen Primärproduktion die Sauerstoffzehrung durch Konsumenten und Destruenten im Gewässer reduziert ist.

Während *Utricularia australis* bei einem Median von 139 $\mu\text{S}/\text{cm}$ und einer Spannweite von 37 bis 479 $\mu\text{S}/\text{cm}$ noch in mäßig elektrolytreichen Teichen und Weihern vorkommt, hat *Utricularia vulgaris* bei einem Median von 673 $\mu\text{S}/\text{cm}$ einen deutlichen Verbreitungsschwerpunkt in den elektrolytreichen Gewässern. Die Analyse der pH-Werte weist die *Utricularia vulgaris*-Standorte mit einem zentralen pH-Wert von 6,8 als die basenreichsten Gewässer aus, deren Basengehalt vor allem auf maximale Konzentrationen bis zu 161,6 mg/l Calcium zurückzuführen ist. Im direkten Vergleich zu *Utricularia vulgaris* liegen die Calciumkonzentrationen der Standorte von *Utricularia minor* und *Utricularia australis* bei einem Zentralwert von 7,2 bzw. 8,7 mg/l deutlich niedriger.

Anhand der Natrium- und Chloridkonzentrationen wird deutlich, dass sich die für die elektrolytische Leitfähigkeit und für Calcium aufgeführten standörtlichen Differenzierungen zwischen den drei *Utricularia*-Arten bestätigen lassen: der Vergleich der Mediane

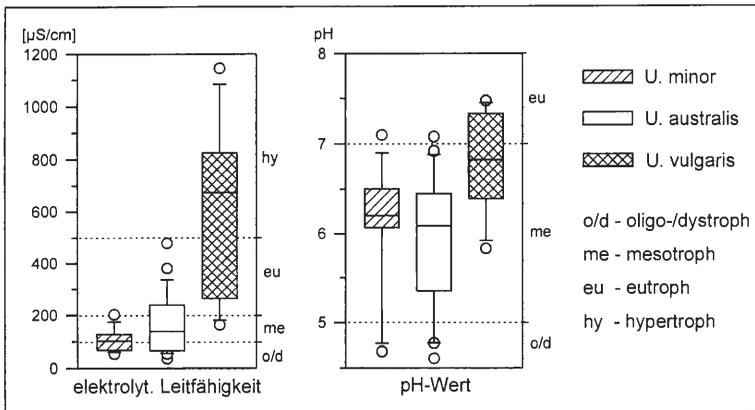


Abb. 16: Trophievergleich der Teiche und Weihern mit *Utricularia minor*-, *U. australis*- und *U. vulgaris*-Vorkommen anhand der elektrolyt. Leitfähigkeit und des pH-Wertes (Darstellung der Jahresmittelwerte der Gewässer als Box-Whisker-Plot; Grenzwerte der Trophiestufen verändert nach ELLENBERG 1996 und POTT 1996).

Die Standortsansprüche von *Utricularia vulgaris* sind hinsichtlich des Elektrolytgehaltes als euryök, hinsichtlich des pH-Wertes als stenök zu bezeichnen. Der Schwerpunkt dieser Art liegt in meso- bis eutrophen Teichen und Weihern. *Utricularia minor* kommt dagegen in oligo- bis dystrophen, *Utricularia australis* in dys-mesotrophen bis schwach eutrophen Gewässern vor.

indiziert für die *Utricularia minor*-Gewässer die niedrigsten, für die *Utricularia vulgaris*-Gewässer dagegen die höchsten Ionengehalte. *Utricularia australis* nimmt als Art, die in Gewässern mit mäßig hohen Ionenkonzentrationen siedelt, eine intermediäre Stellung ein. Dagegen läßt sich bei der Gegenüberstellung der drei *Utricularia*-Arten sowohl hinsichtlich der Eisen- als auch der Sulfatkonzentrationen für die *Utricularia australis*-Gewässer die größte Spannweite erkennen. Deren Zentralwerte liegen jedoch bei dem Parameter Eisen geringfügig über bzw. bei Sulfat geringfügig unter dem Niveau der *Utricularia minor*- und *Utricularia vulgaris*-Gewässer.

Der standörtliche Vergleich der *Utricularia*-Arten *U. minor*, *U. australis* und *U. vulgaris* anhand der trophiebestimmenden Parameter ergibt für die Teiche und Weiher, wie in Abb. 17 zu sehen, dass die Konzentrationen an Ammonium- und Nitrat-Stickstoff im Mittel sehr niedrig liegen. Auch die jeweiligen Quartilsabstände sind sehr eng gefaßt und belegen ein vermehrtes Vorkommen der drei *Utricularia*-Arten in stickstoffarmen Siedlungsgewässern. Die Maxima liegen dagegen deutlich über den Zentralwerten und indizieren hinsichtlich der Ammonium- und Nitrat-Stickstoffkonzentrationen, dass *Utricularia vulgaris* in den stickstoffreichsten Teichen und Weihern vorkommt, während sich die *Utricularia minor*- und *Utricularia australis*-Gewässer bei niedrigeren Maximalwerten nur unwesentlich voneinander unterscheiden. Der Vergleich der maximalen Nitritgehalte ergibt dagegen eine klare Standortdifferenzierung, die die *Utricularia minor*-Gewässer als die Standorte mit dem geringsten bzw. die *Utricularia vulgaris*-Gewässer als die Standorte mit den höchsten Nitritkonzentrationen kennzeichnet. Die Mediane der Phosphatgehalte in den Teichen und Weihern liegen für alle drei *Utricularia*-Arten auf einem sehr niedrigen Niveau, doch werden gerade für *Utricularia australis* mit bis zu 5,85 mg/l sehr hohe Konzentrationen gemessen, die auf Gewässereutrophierungen hinweisen.

Zusammenfassend können die Teiche und Weiher hinsichtlich der untersuchten *Utricularia minor*-Standorte überwiegend als oligotroph, der *Utricularia australis*-Standorte vorwiegend als dys-mesotroph bis schwach eutroph sowie der *Utricularia vulgaris*-Standorte als meso- bis eutroph charakterisiert werden.

5.5. Vergleich der Standortansprüche von *Utricularia australis* und *Utricularia vulgaris* in Drainagegräben

Die linear angelegten Entwässerungsgräben am Rande landwirtschaftlicher Nutzflächen stellen Siedlungsgewässer der Arten *Utricularia australis* und *Utricularia vulgaris* dar. Die physikochemischen Gewässereigenschaften, die in diesen aquatischen Lebensräumen von standortformender Relevanz sind, werden stark von der Größe der drainierten Fläche sowie dem Nährstoffgehalt des Drainwassers geprägt. Dabei ist die Menge des zuführenden Drainwassers in die Gräben von der Menge und vor allem von der Verteilung der Niederschläge im Jahresverlauf abhängig. Hier führen die Niederschläge im hydrologischen Sommerhalbjahr im Unterschied zum Winterhalbjahr auf Grund der hohen Evapotranspiration meist nicht zu einem Anstieg des Wasserstandes in den Gräben, so dass im Spätsommer das niedrigste Wasserstandsniveau erreicht wird. Ein großes Einzugsgebiet hat eine hohe Wasserdurchflussmenge zur Folge, und die Strömungsgeschwindigkeit des Wassers steht in engem Zusammenhang mit dem geomorphologischen Gefälle des Gewässerbettes und der Breite der Grabensohle. Als weiterer, die Strömungsgeschwindigkeit beeinflussender Faktor kommt die Häufigkeit der durchgeführten Gewässerräumungen hinzu, die unter dem Aspekt der Gewässerunterhaltung das Ziel haben, die Entwässerungsleistung der Gräben durch weitgehendes Entfernen der Vegetation zu fördern.

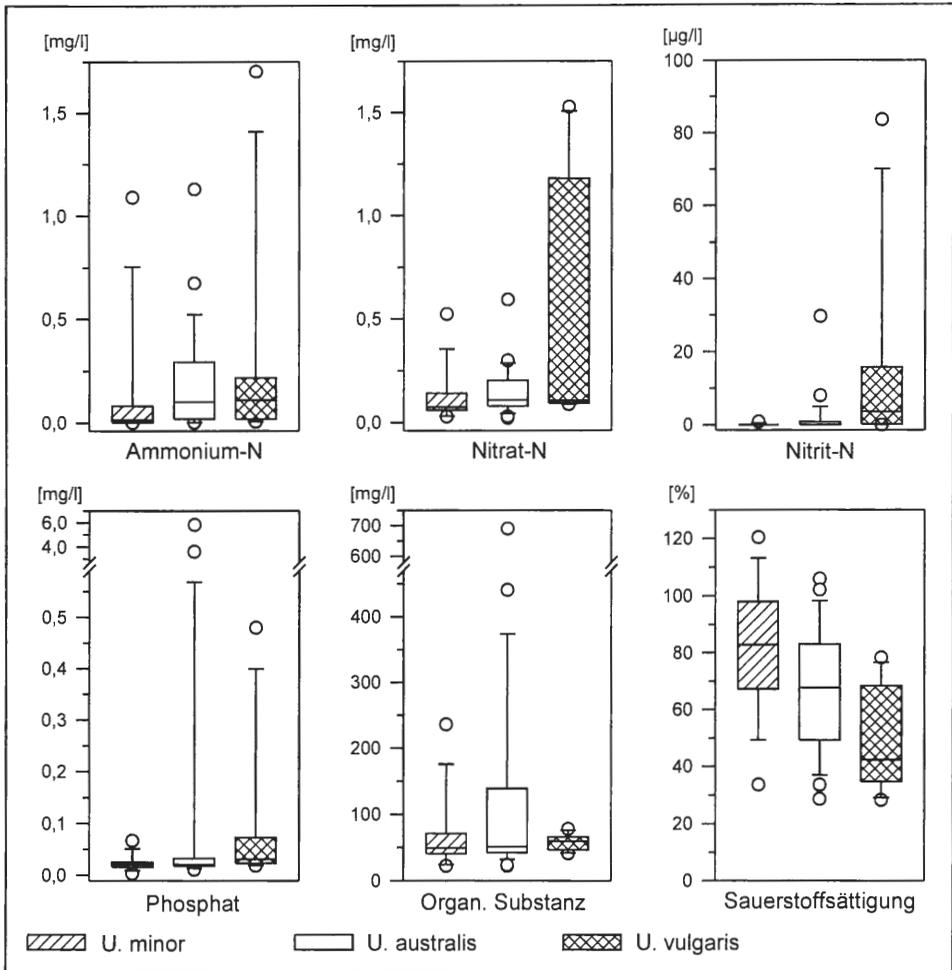


Abb. 17 a und b: Physikochemischer Vergleich der Teiche und Weiher mit *Utricularia minor*-, *U. australis*- und *U. vulgaris*-Vorkommen (Darstellung der Jahresmittelwerte der Gewässer als Box-Whisker-Plot).

Die Stickstoff- und Phosphatkonzentrationen der Teiche und Weiher liegen im Mittel sehr niedrig. Beim Vergleich der Stickstoff-Maxima zeigt sich allerdings, dass *Utricularia vulgaris* z.T. in stickstoffreichen Gewässern siedelt. *Utricularia minor* und *Utricularia australis* kommen im Unterschied hierzu nur an stickstoffärmeren Standorten vor. Auch der Gehalt an Chlorid, Sulfat, Alkali- und Erdalkalimetallen liegt in den Siedlungsgewässern dieser beiden Arten weitgehend niedriger als in den *Utricularia vulgaris*-Gewässern.

Die untersuchten Drainagegräben mit Vorkommen von *Utricularia australis* und *Utricularia vulgaris* stellen in Anlehnung an die Klassifikation der Fließgewässer nach dem Konzept von STRAHLER (1964) Gewässer erster und zweiter Ordnung dar. Die Grabenabschnitte erster Ordnung weisen vor allem in der Vegetationsperiode Stagnationsphasen auf und können in den obersten Grabenabschnitten bei Niedrigwasserständen trockenfallen, während die untersuchten Gräben zweiter Ordnung ganzjährig Wasser führen und keine Wasserstagnationsphasen aufweisen.

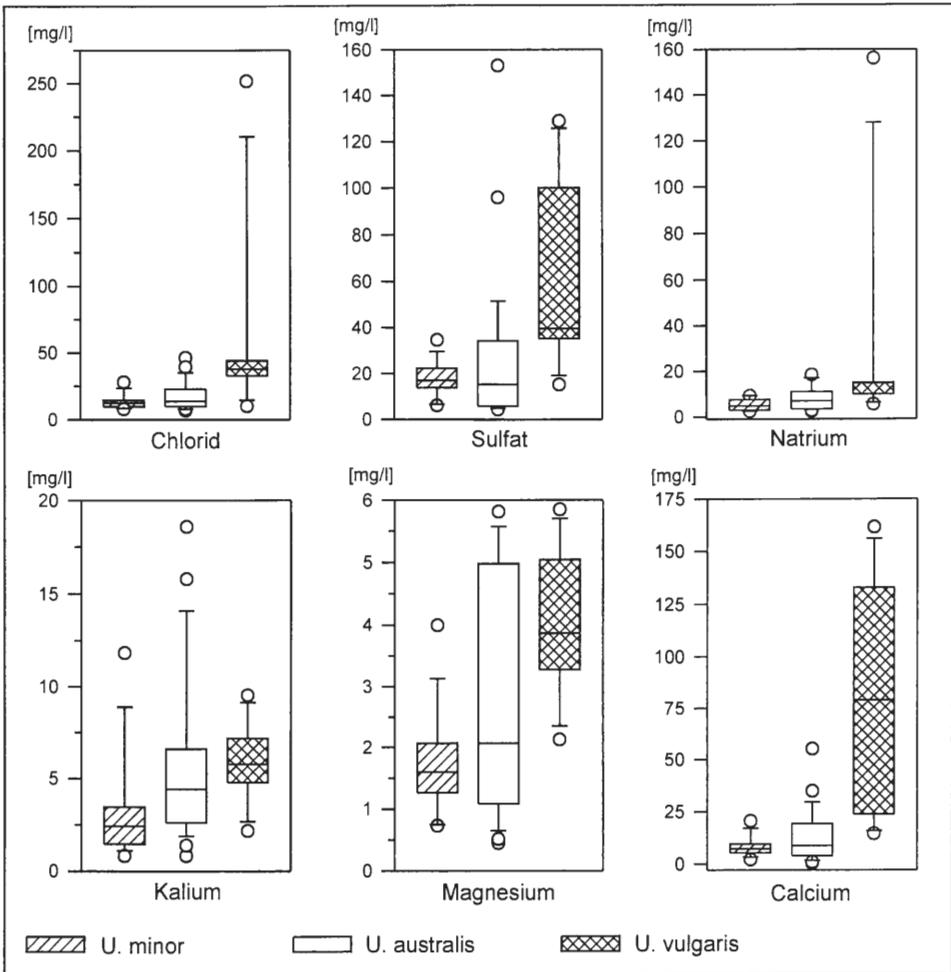


Abb. 17 b

Die in Abb. 18 und Abb. 19 graphisch dargestellten Messergebnisse aus den Drainagegräben zeigen anhand der einzelnen Parameter jeweils die Gesamtspanweiten der *Utricularia australis*- und *Utricularia vulgaris*-Standorte.

Die untersuchten Drainagegräben mit Vorkommen von *Utricularia australis* liegen mit dem Bernter Moor (Nr. 11) und der Rodewalder Lichtenheide (Nr. 33) im Bereich originär nährstoffarmer Sandgebiete. Sie weisen aber mit Leitfähigkeitswerten von 194 bis 424 $\mu\text{S}/\text{cm}$ auf erhöhte Elektrolytgehalte hin, die auf Zufuhr von nährstoffreichem Drainwasser aus den angrenzenden intensiv bewirtschafteten Ackerflächen mit Maisanbau zurückgehen. Die von *Utricularia vulgaris* besiedelten Gräben in den Meerbruchswiesen am Steinhuder Meer (Nr. 19, Nr. 20) und in der Allerniederung bei Celle (Nr. 37) indizieren mit Werten von 370 bis 548 $\mu\text{S}/\text{cm}$ elektrolytischer Leitfähigkeit eine noch deutlichere Gewässereutrophierung. *Utricularia vulgaris* siedelt hier, im Vergleich zu *Utricularia australis*, in den Drainagegräben mit den höheren Konzentrationen an Chlorid, Sulfat, Natrium, Magnesium, Calcium und Eisen.

Die Gräben mit *Utricularia vulgaris*-Vorkommen werden durch pH-Werte von pH 6,3 bis 6,8 als schwach basenreiche Gewässer gekennzeichnet. Die *Utricularia australis*-Standorte zeigen dagegen mit Werten zwischen pH 4,8 und 6,1 saure Milieubedingungen an, die im Zusammenhang mit Konzentrationen von bis zu 124 mg/l organischer Substanz auf die im Wassereinzugsbereich der Gräben liegenden dystrophen Moor- und Heidegebiete verweisen.

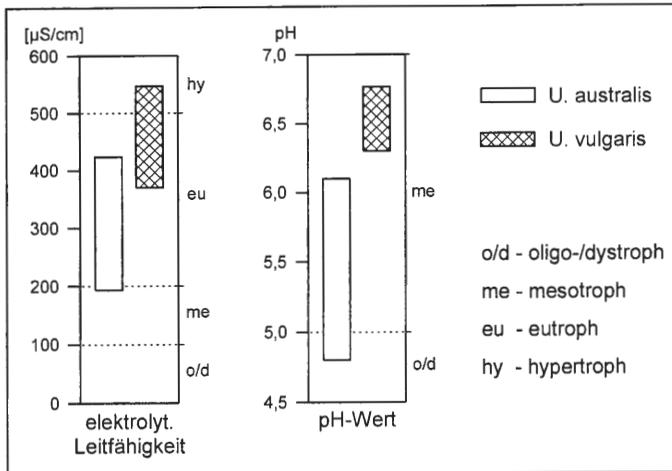


Abb. 18: Trophievergleich der Drainagegräben mit *Utricularia australis*- und *Utricularia vulgaris*-Vorkommen anhand der elektrolyt. Leitfähigkeit und des pH-Wertes (Darstellung der standörtlichen Spannweite auf der Basis der Jahresmittelwerte; Grenzwerte der Trophiestufen verändert nach ELLENBERG 1996 und POTT 1996).

Der Elektrolytgehalt weist auf eutrophe Milieubedingungen in den mit *Utricularia australis* und *Utricularia vulgaris* besiedelten Drainagegräben hin. Hierbei kommt *Utricularia australis*, bedingt durch die im Wassereinzugsbereich liegenden Moor- und Heideflächen, in den mäßig sauren Gewässern vor. *Utricularia vulgaris* hat dagegen einen Schwerpunkt in den basenreicheren Gewässern.

Die Analyse der Eutrophierungsparameter deutet in einigen Gewässern sowohl auf hohe Stickstoff- als auch Phosphatkonzentrationen hin (Abb. 19). Dabei erfolgt die Stickstoffverlagerung aus den Böden der landwirtschaftlich genutzten Flächen in Form des leicht löslichen Nitrats über das Drainwasser in die Gräben. Das in sandigen Böden an organische Bodenkolloide sorptiv gebundene Ammonium kann nach SCHEFFER (1977) unter aeroben Bedingungen über Nitrifikation zu Nitrat umgesetzt werden. Daher können nach Düngung der Ackerflächen im Frühjahr und Herbst hohe Nitratkonzentrationen in den Drainagegräben vorliegen, welches vor allem auf Gewässer 11 a mit gemessenen Spitzenwerten von bis zu 24,6 mg/l Nitrat-Stickstoff zutrifft. Auch die häufig erhöhten Nitritkonzentrationen der Gewässer weisen auf einen beträchtlichen Stickstoffumsatz hin.

Zusammenfassend kann man für die untersuchten Drainagegräben mit Besiedlung durch *Utricularia australis* und *Utricularia vulgaris* feststellen, dass die Gewässer als schwach bis stark eutroph bezeichnet werden können. Die pflanzenverfügbaren Nährstoffe liegen in diesen Gewässern meist im Überschuss vor, welches in Zusammenhang mit der Zufuhr von Drainwasser aus landwirtschaftlich intensiv genutzten Flächen steht. Die beiden *Utricularia*-Arten unterscheiden sich hinsichtlich der physikochemischen Standortansprüche, wobei *Utricularia vulgaris* in den elektrolytreichsten, nicht aber in den Gewässern mit dem höchsten Stickstoff- und Phosphatangebot vorkommt.

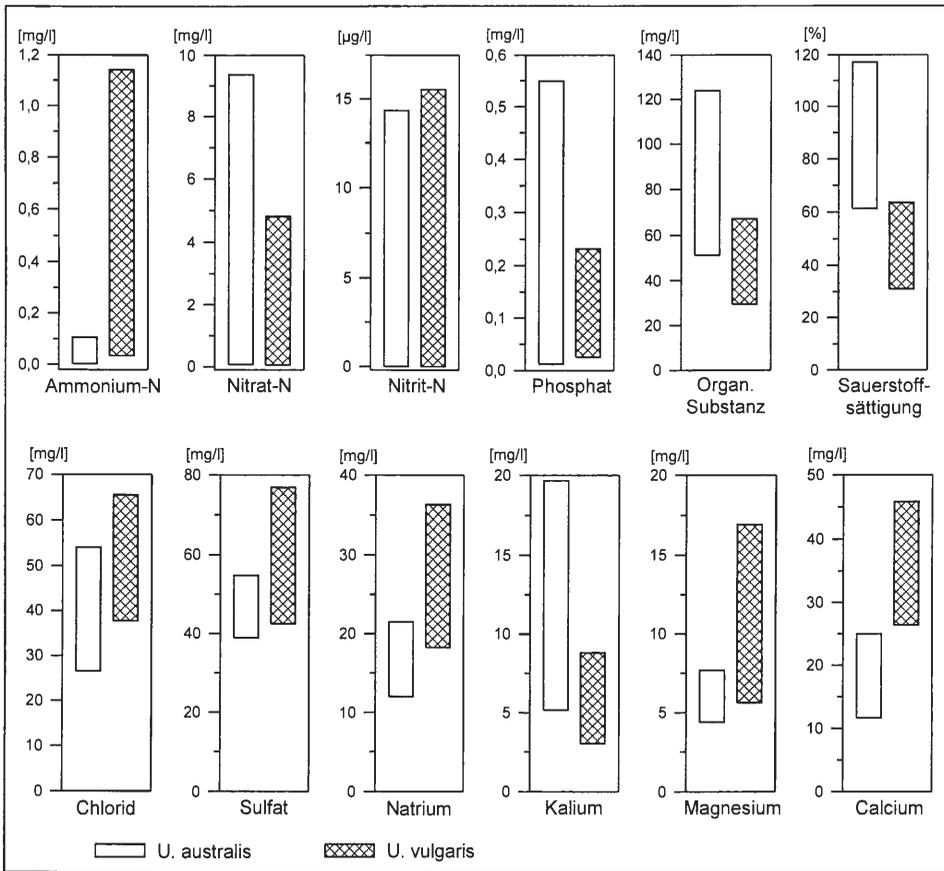


Abb. 19: Physikochemischer Vergleich der Drainagegräben mit *Utricularia australis*- und *Utricularia vulgaris*-Vorkommen (Darstellung der standörtlichen Spannweite auf der Basis der Jahresmittelwerte).
 Die Nitrat-Stickstoffgehalte liegen in den Drainagegräben mit bis zu 9,36 mg/l (*Utricularia australis*-Vorkommen) bzw. 4,81 mg/l (*Utricularia vulgaris*-Vorkommen) z.T. sehr hoch und weisen auf eine Nitrat auswaschung aus den Böden der landwirtschaftlich genutzten Flächen hin.

5.6. Die *Utricularia*-Arten im physikochemischen Gesamtvergleich ihrer Standorte

In den Kapiteln 5.3. bis 5.5. wurden die einzelnen *Utricularia*-Arten unter dem Aspekt der Zuordnung zu Gewässertypen auf der Basis ihrer physikochemischen Milieubedingungen miteinander verglichen. Im folgenden werden diese Ergebnisse zusammengefasst. Dabei können die Standortansprüche der Arten *Utricularia minor*, *U. australis* und *U. vulgaris* graphisch als Werteverteilung in Form von Box-Whisker-Plots wiedergegeben werden. Für *Utricularia intermedia* und *Utricularia stygia* dagegen sind die Standortansprüche auf Grund ihres geringen Vorkommens in Nordwestdeutschland nur in Zusammenhang mit Literaturdaten zu beurteilen.

5.6.1. Trophie-Indikation von *Utricularia minor*, *U. australis* und *U. vulgaris*

Die Gesamtamplitude der hydrochemischen und hydrophysikalischen Standortbedingungen bezieht sich bei *Utricularia minor* ausschließlich auf die Ergebnisse der Teiche/Weiher und der Torfstichgewässer, da in den untersuchten Drainagegräben *Utricularia minor* nicht auftrat. Damit weisen die *Utricularia minor*-Standorte im Artenvergleich hinsichtlich der elektrolitischen Leitfähigkeit, die hier sowohl eng mit Chlorid und Sulfat als auch mit Natrium, Calcium und Magnesium korreliert ist, mit Werten zwischen 54 und 236 $\mu\text{S}/\text{cm}$ die engste ökologische Amplitude auf. Der Elektrolytgehalt ihrer Siedlungsgewässer entspricht weitestgehend dem nährstoffarmen Gewässertyp, der abhängig vom pH-Wert und vom Gehalt an Huminsäuren als oligotroph oder dystroph bezeichnet werden kann. Auch die Konzentrationen von Ammonium, Nitrat und Phosphat indizieren meist sehr niedrige Nährstoffgehalte in den *Utricularia minor*-Gewässern (Abb. 20 und Abb. 21).

Im Vergleich zu *Utricularia minor* besiedelt *Utricularia australis* elektrolytreichere Standorte, deren pH-Werte bei deutlich höheren Calciumkonzentrationen mit einem Median von pH 5,9 um mehr als eine Einheit über dem Median der *Utricularia minor*-Gewässer liegen. Die Gesamtspannweite des Vorkommens von *Utricularia australis* reicht jedoch in die elektrolytarmen und nährstoffarmen Gewässer hinein, deren Stickstoff- und Phosphatkonzentrationen im Mittel sehr niedrig sind, so dass der Großteil der Siedlungsgewässer als dys-mesotroph bis schwach eutroph zu bezeichnen ist. Jedoch deuten einige der Standorte von *Utricularia australis* mit Maximalwerten hinsichtlich des Ammonium-, Nitrat-, Phosphat- und Kaliumgehaltes auf stark eutrophe Milieubedingungen im Gewässer hin und weisen dieser Art insgesamt eine breite ökologische Amplitude zu.

In Bezug auf den Leitfähigkeitswert tritt *Utricularia vulgaris* in einem deutlich euryökeren Toleranzbereich als *Utricularia australis* und als *Utricularia minor* auf. Dabei reicht die Spannweite von 104 $\mu\text{S}/\text{cm}$ in einem Torfstichgewässer bis zu 1145 $\mu\text{S}/\text{cm}$ in einem

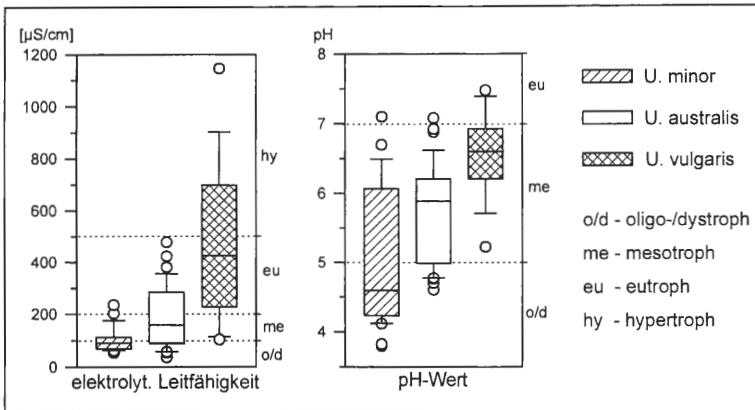


Abb. 20: Trophievergleich der Untersuchungsgewässer mit *Utricularia minor*-, *U. australis*- und *U. vulgaris*-Vorkommen anhand der elektrolit. Leitfähigkeit und des pH-Wertes (Darstellung der Jahresmittelwerte der Gewässer als Box-Whisker-Plot; Grenzwerte der Trophiestufen verändert nach ELLENBERG 1996 und POTT 1996).

Während *Utricularia minor* vor allem an dystrophen Standorten vorkommt, siedelt *Utricularia australis* in dys-mesotrophen und zu einem deutlich geringeren Teil in schwach eutrophen Gewässern. *Utricularia vulgaris* weist im Vergleich zu diesen Arten die weiteste ökologische Amplitude auf. Ihren Schwerpunkt hat sie in den elektrolyt- und basenreichen Gewässern.

durch Natriumchlorid stark kontaminierten Teich. Die detaillierte Analyse der einzelnen Gewässer zeigt, dass die Mehrzahl der *Utricularia vulgaris*-Standorte nicht nur durch anthropogene Nährstoffzufuhr, sondern auch geologisch bedingt einen erhöhten Elektrolytgehalt aufweisen. So sind z.B. die Auengewässer der Aller (Nr. 37 a-d) durch lehmige Auensedimente, die Teiche im Ahltener Wald Ost (Nr. 30 a-c) durch oberflächennah anstehende Mergelschichten von Natur aus calciumreicher als die Gewässer, die im Bereich originär silikatoligotropher Grundwasserzonen der pleistozänen Sandlandschaften liegen.

Weiterhin indizieren die Untersuchungsergebnisse, dass die Siedlungsgewässer von *Utricularia vulgaris*, *Utricularia minor* und *Utricularia australis* überwiegend sehr stickstoff- und phosphatarme Milieubedingungen aufweisen. Einige Siedlungsgewässer von *Utricularia vulgaris* weisen aber mit hohen Konzentrationen dieser Parameter auf eine Nährstoffanreicherung in den Gewässern hin. Somit kann beim hydrochemischen und hydrophysikalischen Vergleich der drei Arten für *Utricularia vulgaris* die weiteste ökologische Amplitude von dys-mesotrophen bis zu eutrophen Standorten abgeleitet werden (Abb. 22).

5.6.2. Standortansprüche von *Utricularia intermedia* und *Utricularia stygia*

Im Unterschied zu den Arten *Utricularia minor*, *U. australis* und *U. vulgaris* mit relativ zahlreichen Fundorten im Untersuchungsgebiet sind die beiden Arten *Utricularia intermedia* und *Utricularia stygia*, denen nach WOLFF-STRAUB et al. (1986) bzw. GARVE (1993) in den Roten Listen Nordrhein-Westfalens bzw. Niedersachsens die Gefährdungskategorie 1 zugewiesen wird, gesondert zu betrachten.

Der einzige Fundort von *Utricularia intermedia* in Nordwestdeutschland liegt in Ostfriesland im Geestrandmoor NSG Ochsenweide. Von den dort noch zahlreichen Siedlungsgewässern mit *Utricularia intermedia*-Vorkommen wurden zwei Torfstiche (Nr. 43 b und c) physikochemisch untersucht. Für die beiden Gewässer ergeben sich mit Leitfähigkeitswerten von 101 und 104 $\mu\text{S}/\text{cm}$, pH-Werten von 5,1 und 5,2 sowie einem Gehalt an organischer Substanz von 180 und 218 mg/l dys-mesotrophe Standorteigenschaften (Tab. 7). Diese Gewässer zeichnen sich durch einen leicht erhöhten Elektrolytgehalt aus, der nach MÜLLER (1973) charakteristisch für die küstennahen Moorgewässer ist und auf salzhaltige Aerosoleinträge zurückgeführt werden kann. Infolge der Moordrainierung und Abtorfung erfuhren die Gewässer im NSG Ochsenweide aber eine zusätzliche Elektrolytzunahme, die auf Grund der Zersetzungsprozesse auch eine leichte Stickstoff- und Phosphatfreisetzung im Moorwasser bewirkte. Die beiden Siedlungsgewässer von *Utricularia intermedia* sind noch als dys-mesotroph zu charakterisieren, im Vergleich zu dem Großteil der untersuchten Torfstichgewässer mit *Utricularia minor*-Vorkommen (Abb. 14 und Abb. 15) weisen sie jedoch einen etwas höheren Nährstoffgehalt auf.

Die Standortansprüche von *Utricularia intermedia* in Nordwestdeutschland können nur anhand der Literatur für diesen Naturraum beschrieben werden, da das Vorkommen der Art in den Gewässern der Vergleichsstudien inzwischen erloschen ist. Nach VAHLE (1990b) lag der ökologische Optimalbereich von *Utricularia intermedia* in Nordwestdeutschland im basenreichen, oft kalkreichen und mäßig nährstoffarmen Wasser von Flach- oder Zwischenmoorschlenken. Die aufgeführten Siedlungsgewässer stellen allerdings ursprünglich saure Gewässer dar, die erst sekundär durch anthropogene Beeinträchtigungen, wie Moordrainierung und Kontakt zu eutrophierten Grundwasserhorizonten, eine Zunahme im Basengehalt erfuhren. Somit ist anzunehmen, dass der erhöhte Basengehalt der von VAHLE (1990b) beschriebenen *Utricularia intermedia*-Standorte

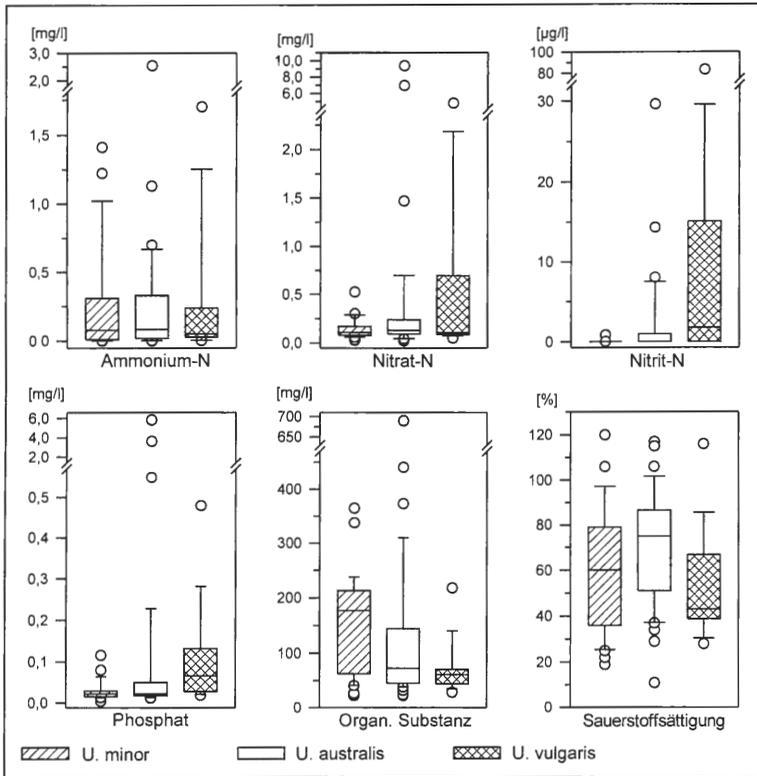


Abb. 21 a und b (s. folgende Seite): Physikochemischer Vergleich der Untersuchungsgewässer mit *Utricularia minor*-, *U. australis*- und *U. vulgaris*-Vorkommen (Darstellung der Jahresmittelwerte der Gewässer als Box-Whisker-Plot).

Die Stickstoff- und Phosphatkonzentrationen der untersuchten *Utricularia*-Siedlungsgewässer sind überwiegend sehr niedrig. Anhand dieser Parameter zeigt sich allerdings auch, dass die Maxima z.T. deutlich über den Zentralwerten liegen. Hierbei ist die standörtliche Amplitude von *Utricularia australis* und *Utricularia vulgaris* erheblich größer als die Amplitude von *Utricularia minor*.

Zentralwerte von 37,9 mg/l Chlorid und 42,5 mg/l Sulfat weisen die *Utricularia vulgaris*-Gewässer als die am stärksten anthropogen beeinträchtigten Standorte aus. Während *Utricularia minor* weitgehend unbelastete Gewässer indiziert, kommt *Utricularia australis* sowohl in chlorid- und sulfatreichen als auch chlorid- und sulfatarmen Gewässern vor.

auch mit einem erhöhten Nährstoffgehalt assoziiert ist und keine kalkoligotrophen Milieubedingungen indiziert. Es kann daher davon ausgegangen werden, dass der ökologische Schwerpunkt der Art in Nordwestdeutschland primär in von Mineralbodenwasser beeinflussten, mäßig sauren Schlenken, wie z.B. im Lagg der Hochmoore oder in Zwischenmooren, lag. Nach PIETSCH (1977) liegt das ökologische Optimum von *Utricularia intermedia* in Mitteleuropa im schwach sauren Milieu. Mit einer von pH 4,3 bis pH 8,3 (Tab. 7) reichenden Gesamtamplitude zeigt die Art allerdings ein sehr indifferentes Verhalten. Die von ELLENBERG et al. (1992) für *Utricularia intermedia* vorgeschlagene Reaktionszahl (R_E) von 8 als schwacher Kalk- und Basenzeiger erscheint damit nicht zutreffend.

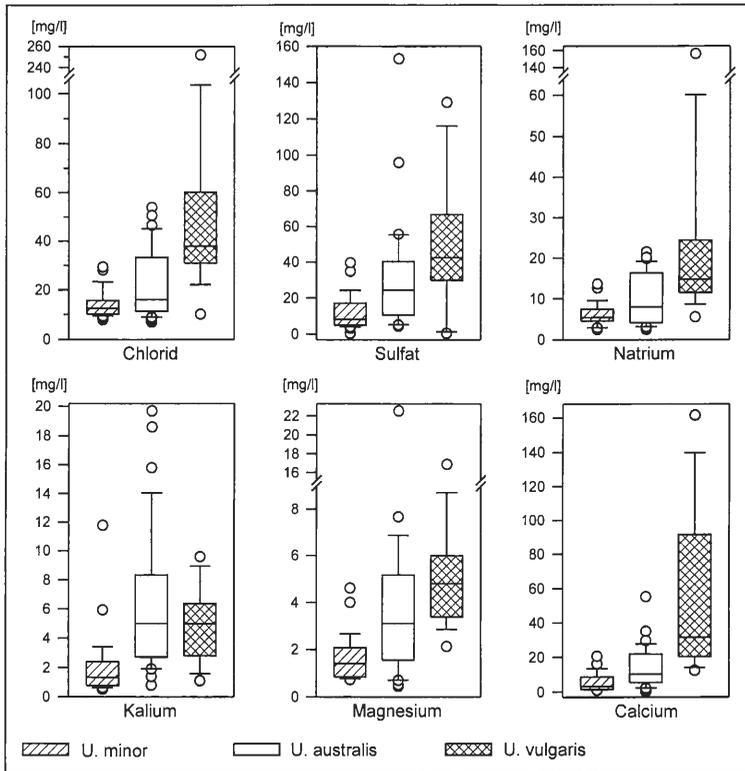


Abb. 21 b

Das einzige Siedlungsgewässer (Nr. 9 a) von *Utricularia stygia* in Nordwestdeutschland befindet sich in der Senne im NSG Langenbergteich. Dieses Gewässer stellt einen ursprünglich kalk- und nährstoffarmen Heideweiher dar, der durch nährstoffreiche Grundwasserzuflüsse seit mehreren Jahrzehnten eutrophiert wird. Diese Nährstoffanreicherung wird im Untersuchungszeitraum hydrochemisch anhand hoher Calcium-, Kalium- und Sulfatkonzentrationen deutlich, deren Werte sich auch in dem durchschnittlichen Elektrolytgehalt von 381 $\mu\text{S}/\text{cm}$ und einem mittleren pH-Wert von 7,1 widerspiegeln. Dabei ist die elektrolytische Leitfähigkeit sowohl mit dem Calciumgehalt als auch mit dem Sulfatgehalt eng korreliert. Während Phosphat nur in geringen Konzentrationen nachgewiesen wird, indizieren die in den Wintermonaten gemessenen hohen Ammonium-, Nitrat- und Nitritgehalte eine Nährstoffanreicherung in dem *Utricularia stygia*-Gewässer, woraus sich insgesamt eine Klassifikation als eutrophes Gewässer ergibt.

Weitere gewässerchemische Daten zum ökologischen Verhalten von *Utricularia stygia* liegen seit der Neubearbeitung der Sippe *Utricularia ochroleuca* s.l. durch THOR (1988) nur von SCHMIDT (1995) aus dem württembergischen und dem Schweizer Alpenvorland vor. Nach SCHMIDT (1995) wächst die Art in oligo- bis mesotrophen Moorgewässern mit Mineralbodenwassereinfluss. Die Gewässer können dabei sowohl mäßig saure als auch basenreiche, kalkoligotrophe Standorte darstellen (Tab. 7). Nach DIERSSEN (1996b) ist dagegen *Utricularia stygia* im Vergleich zu *Utricularia minor* und *Utricularia intermedia* enger auf sauer-dystrophe Niedermoorschlenken eingensicht.

Das eutrophe Siedlungsgewässer von *Utricularia stygia* in der Senne weist somit hinsichtlich des ökologischen Optimalbereiches der Art eine geringe Repräsentanz auf. Das dortige Vorkommen steht allerdings in Zusammenhang mit den ursprünglich silikatoligotrophen Milieubedingungen, wodurch die Etablierung dieser konkurrenzschwachen Art ermöglicht wurde.

pH-Wert	<i>Utricularia minor</i>	<i>Utricularia australis</i>	<i>Utricularia vulgaris</i>
Minimum	3,8	4,6	5,2
Median	4,6	5,9	6,6
Maximum	7,1	7,1	7,5
Trophische Zuordnung der Gewässer (Darstellung der prozentualen Anteile): <div style="display: flex; justify-content: space-between; font-size: small;"> <div style="width: 20%;"> <p>□ oligo- u. dystroph</p> <p>▨ mesotroph</p> <p>▩ eutroph</p> </div> <div style="width: 30%; text-align: center;"> </div> <div style="width: 30%; text-align: center;"> </div> <div style="width: 30%; text-align: center;"> </div> </div>			
Reaktionszahl nach Ellenberg (R_E)	4	5	5
gebietsmodifizierte Reaktionszahl (R_G)	3	5	7

Gesamt-Stickstoff [mg/l]	<i>Utricularia minor</i>	<i>Utricularia australis</i>	<i>Utricularia vulgaris</i>
Minimum	0,02	0,02	0,10
Median	0,28	0,30	0,30
Maximum	1,61	9,48	4,88
Trophische Zuordnung der Gewässer (Darstellung der prozentualen Anteile): <div style="display: flex; justify-content: space-between; font-size: small;"> <div style="width: 20%;"> <p>□ oligo- u. dystroph</p> <p>▨ mesotroph</p> <p>▩ eutroph</p> <p>■ hypertroph</p> </div> <div style="width: 30%; text-align: center;"> </div> <div style="width: 30%; text-align: center;"> </div> <div style="width: 30%; text-align: center;"> </div> </div>			
Stickstoffzahl nach Ellenberg (N_E)	2	3	4
gebietsmodifizierte Stickstoffzahl (N_G)	2	3	3

Abb. 22: Vergleich der Standortansprüche von *Utricularia minor*, *U. australis* und *U. vulgaris* hinsichtlich pH-Wert und Gesamt-Stickstoffgehalt anhand gewässerchemischer Analyseergebnisse und ELLENBERG'schen sowie gebietsmodifizierten Zeigerzahlen.

Um die Reaktions- (R_E) und Stickstoffzahlen (N_E) von ELLENBERG et al. (1992) mit den gewässerchemischen Analyseergebnissen zu vergleichen, wurden gebietsmodifizierte Zeigerzahlen erstellt. Diese basieren auf der durch Minimum, Median und Maximum charakterisierten Werteverteilung sowie auf der trophischen Zuordnung der *Utricularia*-Siedlungsgewässer.

A	<i>U. minor</i>		<i>U. australis</i>		<i>U. vulgaris</i>		<i>U. intermedia</i>	<i>U. stygia</i>
	Median	Min. - Max.	Median	Min. - Max.	Median	Min. - Max.	Einzelwerte	Einzelwert
Elektrolyt. Leitfähigkeit [$\mu\text{S}/\text{cm}$]	89	54 - 236	158	37 - 479	426	104 - 1146	101; 104	381
pH-Wert	4,6	3,8 - 7,1	5,9	4,6 - 7,1	6,6	5,2 - 7,5	5,1; 5,2	7,1
Ammonium-N [mg/l]	0,08	< 0,01 - 1,41	0,08	< 0,01 - 2,55	0,05	< 0,01 - 1,70	< 0,01; 0,07	0,26
Nitrat-N [mg/l]	0,11	0,03 - 0,52	0,13	0,02 - 9,36	0,11	0,05 - 4,81	0,11; 0,12	0,24
Phosphat [mg/l]	0,022	0,004 - 0,117	0,022	0,011 - 5,855	0,066	0,019 - 0,480	0,034; 0,061	0,020

B	<i>U. minor</i>			<i>U. australis</i>			<i>U. vulgaris</i>			<i>U. intermedia</i>			<i>U. stygia</i>		
	Median / Mittelwert	Min. - Max.	Autor	Median / Mittelwert	Min. - Max.	Autor	Median / Mittelwert	Min. - Max.	Autor	Median / Mittelwert	Min. - Max.	Autor	Median / Mittelwert	Min. - Max.	Autor
Elektrolyt. Leitfähigkeit [$\mu\text{S}/\text{cm}$]	- / 122 - / 65 135 / -	88 - 161 27 - 145 52 - 802	1. 4. 7.	133 / - 235 / -	100 - 190 68 - 802	2. 7.				- / 109	20 - 452	6.	- / 116	19 - 360	6.
pH-Wert	ca. 5,8 / - 6,0 / - - / 5,1	ca. 3,8 - 8,3 4,4 - 7,5 3,7 - 6,5	5. 7. 4.	7,3 / - 5,7 / -	6,4 - 7,9 4,5 - 7,4	2. 7.	7,1 / -	5,9 - 8,1	3.	ca. 6,3 / - - / 5,5	ca. 4,3 - 8,3 4,0 - 7,5	5. 6.	- / 5,3	4,3 - 6,3	6.
Ammonium-N [mg/l]	0,12 / - - / 0,54	0,00 - 0,54 0,06 - 1,03	7. 1.	0,12 / - 0,42 / -	0,00 - 0,60 0,12 - 2,42	7. 2.	1,03 / -	0,03 - 5,99	3.	Autoren und Bearbeitungsgebiete: 1. BERTRAM (1988), Nordwestdeutschland; 2. FRANKE (1986), Franken; 3. KOSIBA (1992a), Polen; 4. PARDEY (1988): Nordwestdeutschland, Harz; 5. PIETSCH (1977), Europa; 6. SCHMIDT (1994), Südwestdeutschland und Schweiz; 7. WITTIG & ESSER (1991), Westfalen. (Median und Mittelwerte wurden aus der Literatur übernommen bzw. aus den angegebenen Daten errechnet)					
Nitrat-N [mg/l]	0,07 < 0,1	0,00 / 0,16 0,0 - 0,2	7. 1.	0,05 / - 0,02 / -	0,00 - 0,16 0,00 - 0,07	7. 2.	0,20 / -	0,01 / 1,39	3.						
Phosphat [mg/l]	< 0,1 - / 0,045	< 0,1 0,00 - 0,24	7. 1.	< 0,1 0,1 / -	< 0,1 0,0 - 2,4	7. 2.	0,346 / -	0,06 - 0,85	3.						

Tab. 7: Vergleich der ermittelten physikochemischen Untersuchungsergebnisse (A) aus Siedlungsgewässern von *Utricularia* spp. mit Literaturdaten (B).

6. Pflanzengesellschaften

Im pflanzensoziologischen Teil dieser Arbeit werden die durch *Utricularia*-Arten charakterisierten Pflanzengesellschaften anhand von Vegetationstabellen gegeneinander abgegrenzt und ihre verschiedenen Standorte unter Einbeziehung der gewässerökologischen Untersuchungsergebnisse beschrieben. Zunächst wird auf die Problematik ihrer syntaxonomischen Einteilung eingegangen und die hier vorgenommene Differenzierung kurz dargestellt.

Für die Erfassung von Hydrophytenbeständen werden unterschiedliche methodische Ansätze diskutiert. Grundsätzlich wird an der Differenzierung der Vegetation nach dem „Kennartenprinzip“ von BRAUN-BLANQUET (1964) festgehalten. Allerdings wird dieses Prinzip für die Grundeinheiten des pflanzensoziologischen Systems, die Assoziationen, in der Praxis häufig mit Einschränkungen angewandt, da nach PASSARGE (1964), OBERDORFER (1980) und ELLENBERG (1996) die Anzahl der Arten, deren Vorkommen eng an nur eine Vegetationseinheit gebunden ist, nicht ausreicht, um die Vielfalt der Vegetationszusammensetzungen auf dem Niveau von Assoziationen zu beschreiben. In neuerer Zeit werden daher vielfach „Zentralassoziationen“ gebildet, die sich nur durch die Kennarten ihres Verbandes charakterisieren und sich durch Differentialarten von den übrigen Gesellschaften des Verbandes abgrenzen (DIERSCHKE 1988, 1994). Eine weitere Möglichkeit, die gerade bei artenarmen Hydrophytenbeständen Anwendung findet, ist die Aufstellung von dominanzgeprägten Assoziationen im Sinne von WIEGLEB (1981) oder die Bildung von ranglosen Dominanzgesellschaften, wie dies z.B. von WITTIG (1980) und POTT (1995) vorgenommen wird.

Gerade in den kleinflächigen Gewässern nehmen reine Gesellschaftsausbildungen auf Grund der bestehenden ökologischen Gradienten im Litoralbereich nur begrenzte Flächen ein. Viel häufiger sind daher Komplexbildungen aus unterschiedlichen strukturellen und soziologischen Komponenten, die sowohl auf standörtlich bedingte Übergangsbereiche als auch auf ein Ineinandergreifen verschiedener Sukzessionsstadien zurückzuführen sind. DIERSCHKE (1994) unterscheidet die linear angeordneten Gürtelungs- oder Zonationskomplexe, die z.B. häufig in der Verlandungzone der Stillgewässer ausgebildet sind, von den nicht linearen Mosaikkomplexen wie beispielsweise die Bult-Schlenkenkomplexe der Hochmoore. Während sich diese Typen aus benachbarten, aber räumlich getrennten Vegetationseinheiten zusammensetzen, treten nach SCHWABE-BRAUN & TÜXEN (1981) die schwer differenzierbaren Gesellschaftsvermischungen der Durchdringungs- und Überlagerungskomplexe auf Grund der Besiedlung verschiedener Straten in einer Fläche zusammen auf.

Als Methode der Vegetationserfassung in Gewässern wird von PASSARGE (1965, 1982) daher eine getrennte Aufnahme der verschiedenen soziologischen Einheiten vorgeschlagen, demgemäß z.B. der Röhrichtbestand getrennt von den *Utricularia*-Gesellschaften aufzunehmen wäre. Da aber die Verdriftbarkeit der im Wasser frei flottierenden *Utricularia*-Pflanzen eine Verzahnung der Bestände mit anderen Vegetationseinheiten zur Folge hat und diese Überlagerungen als ein typisches Merkmal der *Utricularia*-Gesellschaften zu betrachten sind, die für die Strukturanalyse des Standortes von großer Bedeutung sind, wurden in den vorliegenden Vegetationsaufnahmen die realen Gesellschaftskomplexe erfasst. Diese Vorgehensweise erlaubt eine spätere, in der Vegetationstabelle durchgeführte Trennung der verschiedenen soziologischen Einheiten, in deren Mittelpunkt in den vorliegenden Untersuchungen die durch *Utricularia*-Arten charakterisierten Pflanzengesellschaften stehen.

6.1. *Utricularietea intermedio-minoris* Den Hartog et Segal 1964 em. Pietsch 1965

Mit der Aufstellung der Klasse *Utricularietea* werden nach DEN HARTOG & SEGAL (1964) unter dem Aspekt der Lebensform alle *Utricularia*-Gesellschaften in einer Klasse vereint. Diese Gruppierung schließt ursprünglich neben den aus der Klasse der *Littorelletea uniflorae* herausgestellten *Utricularia minor*- und *Utricularia intermedia*-reichen Schlenkengesellschaften auch die *Utricularia australis*- und *Utricularia vulgaris*-reichen Bestände der meso- bis eutrophen Teichgewässer ein. Der Klassenbegriff der *Utricularietea*, der von DEN HARTOG & SEGAL (1964) nur anhand der mesopleustophytischen Lebensweise der Utricularien festgelegt wurde, konnte von PIETSCH (1965) auf Grund der Artenzusammensetzung auf ein floristisch-soziologisches Fundament gestellt werden. Hierbei finden die von *Utricularia australis* und *Utricularia vulgaris* dominierten Pflanzengesellschaften in der Klasse der *Utricularietea* keine Berücksichtigung mehr. Die Aufstellung der Klasse *Utricularietea intermedio-minoris* (Den Hartog et Segal 1964) Pietsch 1965 wird für Mitteleuropa inzwischen weitgehend anerkannt (vgl. DIERSSEN 1975, OBERDORFER & DIERSSEN 1977, WALLNÖFER 1993, WILMANN 1993 und POTT 1995). Die Kleinwasserschlauch-Gesellschaften umfassen innerhalb der einzigen Ordnung *Utricularietalia intermedio-minoris* Pietsch 1965 die Vegetationseinheiten der Moorschlenken, die von MÜLLER & GÖRS (1960) dem Verband des *Sphagno-Utricularion* zugeordnet werden. Dieser Verband umfaßt, wie in Tab. 8 dargestellt, die im Zentrum der Untersuchungen stehenden Assoziationen des *Sphagno-Utricularietum minoris* (Fijalkowski 1960) Pietsch 1975, des *Sphagno-Utricularietum intermediae* Fijalkowski 1960 ex Pietsch 1965 sowie des *Sphagno-Utricularietum stygiae* (Schumacher 1937) Oberdorfer 1957 corr. Dierssen 1996.

Tab. 8: Syntaxonomische Stellung der untersuchten Assoziationen.

<p>Klasse: <i>Utricularietea intermedio-minoris</i> Den Hartog et Segal 1964 em. Pietsch 1965 Ordnung: <i>Utricularietalia intermedio-minoris</i> Pietsch 1965 Verband: <i>Sphagno-Utricularion</i> Th. Müller et Görs 1960 Ass.: <i>Sphagno-Utricularietum minoris</i> Fijalkowski 1960 <i>Sphagno-Utricularietum intermediae</i> Fijalkowski 1960 ex Pietsch 1965 <i>Sphagno-Utricularietum stygiae</i> (Schumacher 1937) Oberdorfer 1957 corr. Dierssen 1996</p>
<p>Klasse: <i>Potamogetonetea pectinati</i> Tüxen et Preising 1942 Ordnung: <i>Potamogetonetalia</i> W. Koch 1926 ex Oberdorfer 1957 Verband: <i>Hydrocharition morsus-ranae</i> Rübél 1933 Ass.: <i>Utricularietum neglectae</i> Th. Müller et Görs 1960 <i>Lemno-Utricularietum vulgaris</i> (Soó 1928) Passarge 1964</p>

6.1.1. *Sphagno-Utricularietum minoris* (Fijalkowski 1960) Pietsch 1975 Veg.-Tab. 1 und 2

Die Physiognomie der von FIJALKOWSKI (1960), PIETSCH (1975, 1977) und POTT (1995) für pleistozäne Sandlandschaften beschriebenen Gesellschaft des *Sphagno-Utricularietum minoris* wird durch das Auftreten der Assoziations- und Klassencharakterart *Utricularia minor* gekennzeichnet. Die sich aus zahlreichen 1 bis 3 mm kleinen Turionen jedes Jahr neu aufbauenden *Utricularia minor*-Bestände siedeln mesopleustophytisch und rich-

ten sich horizontal zur Wasseroberfläche aus, so dass sie häufig nur die obersten thermischen Schichten durchfluten. Bei einem Trockenfallen der Gewässer kommt die Art auf Grund ihrer im Sediment haftenden Erdsprosse auch rhizophytisch vor.

Charakteristisch für die Gesellschaft des *Sphagno-Utricularietum minoris* ist die niedrige Zahl an hydrophytischen Arten. Während in den Torfstichgewässern neben *Utricularia minor* im Durchschnitt nur 1,3 weitere hydrophytische Arten einschließlich hydrophiler Moose vorkommen, sind es in den Teichen und Weihern gerade zwei weitere Arten (Abb. 23). Diese Artenarmut ist ein Hinweis auf die extremen gewässerchemischen Milieubedingungen, woraus sich nur für wenige Arten geeignete Wuchsbedingungen ergeben.

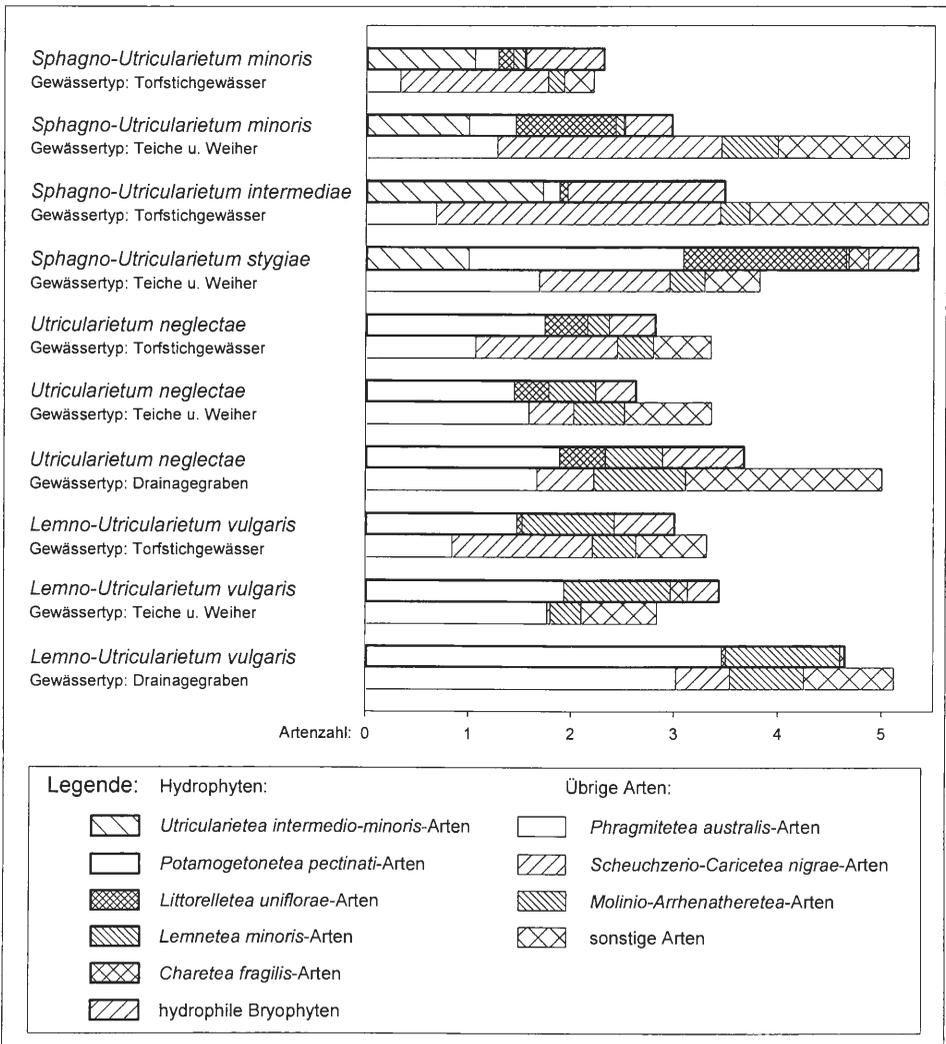


Abb. 23: Soziologische und ökologische Artengruppen der *Utricularia*-Gesellschaftskomplexe (Darstellung der mittleren Artenzahl der Hydrophyten und der Begleiter je Vegetationsaufnahme).

Pflanzensoziologisch lassen sich zwei Gesellschaftsausbildungen unterscheiden, die sowohl in den Torfstichgewässern als auch in den Teichen und Weihern auftreten. Es handelt sich um die *Sphagnum denticulatum*-Ausbildung sowie um die differentialartenfreie Ausbildung.

Die *Sphagnum denticulatum*-Ausbildung mit flutenden und submersen Formen von *Sphagnum cuspidatum* und *Sphagnum denticulatum*, gelegentlich auch mit *Sphagnum fallax*, *Sphagnum fimbriatum* und *Sphagnum papillosum*, ist überwiegend in den randlichen Gewässerabschnitten zu finden. Sie vermittelt zum *Sphagnetum cuspidato-denticulati* (= *obesi*) und wird von DIERSSEN (1973) als *Utricularia minor*-Subassoziation sowie von VAHLE (1990b) als Subassoziation *utricularietosum* dieser Gesellschaft betrachtet. Sie entspricht damit weiterhin der von JONAS (1935) für die emsländischen Heidekolke beschriebenen *Utricularia minor*-*Sphagnum obesum*-Soziation.

Dagegen kennzeichnet sich die differentialartenfreie Ausbildung durch das Fehlen der begleitenden Sphagnen. Sie tritt einerseits im zentralen Gewässerbereich der Torfstiche, andererseits auch in den Teichen und Weihern, deren seichte Uferpartien nicht von *Sphagnum*-Arten besiedelt werden, auf. Ferner können sich die Einartbestände von *Utricularia minor* sowohl in besonders steilwandigen Torfstichen, in denen die Torfrippen bis zu mehreren Dezimetern über dem Wasserspiegel liegen, als auch in Torfstichen, deren Torfrippen frei von *Sphagnum*-Aufwuchs sind, bis zum Rand hin ausdehnen (z.B. NSG Gildehauser Venn, NSG Otternhagener Moor, NSG Lichtenmoor).

Weiterhin zeigt sich für die Bestände des *Sphagno-Utricularietum minoris*, dass der Anteil der *Littorelletea*-Arten in den Teichen und Weihern viel höher als in den Torfstichgewässern liegt. Während *Juncus bulbosus* dort eine hohe Stetigkeit aufweist, treten *Potamogeton polygonifolius*, *Scirpus fluitans*, *Luronium natans*, *Eleocharis multicaulis* und *Hypericum elodes* in geringer Stetigkeit auf. Die Torfstiche zeichnen sich dagegen durch das gelegentliche Vorkommen der *Utricularietea*-Klassencharakterart *Sparganium minimum* sowie der Arten *Sphagnum denticulatum* und *Sphagnum cuspidatum* aus (vgl. Abb. 23, Abb. 25 und Tab. 9).

Der physikochemische Vergleich der Gewässer hinsichtlich der Standortansprüche des *Sphagno-Utricularietum minoris* ergibt, dass sich die Standorte in Torfstichen durch niedrige Leitfähigkeitswerte (61 bis 236 $\mu\text{S}/\text{cm}$), niedrige pH-Werte (pH 3,8 bis 5,6) sowie einem hohen Gehalt an organischer Substanz (140 bis 360 mg/l) weitgehend als dystroph bis dys-mesotroph charakterisieren (Abb. 24). Sie unterscheiden sich damit deutlich von den Standorten der Teiche und Weiher, die bei ähnlicher Amplitude der Leitfähigkeitswerte (54 bis 203 $\mu\text{S}/\text{cm}$), aber höheren pH-Werten von bis zu pH 7,1 und meist unter 100 mg/l organischer Substanz oligo- bis mesotrophe Standorteigenschaften aufweisen.

WITTIG & ESSER (1991) grenzen für die *Utricularia minor*-Standorte in Westfalen eine *Sphagnum*-Ausbildung („*sphagnetosum*“) von einer *Sphagnum*-freien („*typicum*“) Einheit ab und differenzieren die Ausbildungen hinsichtlich ihrer Trophieansprüche. Danach ist die *Sphagnum*-Ausbildung charakteristisch für dystrophe Torfstiche und Heideweiher, was weitgehend auch auf die in dieser Arbeit untersuchten *Utricularia minor*-Standorte zutrifft. Allerdings sind im Vergleich zu den Untersuchungen von WITTIG & ESSER (1991) die Amplituden der vorliegenden Analyseergebnisse weniger einheitlich, so dass vereinzelt dys-mesotrophe bzw. mesotrophe Standortbedingungen in den Gewässern festgestellt werden können. Auch BURRICHTER (1969), DIERSSEN (1973) und VAHLE (1990b) grenzen die *Sphagnum*- und *Utricularia minor*-Bestände der Moorgewässer hinsichtlich ihrer Trophieansprüche gegeneinander ab. Danach deuten innerhalb des *Sphagnetum cuspidato-denticulati* die *Utricularia minor*-Bestände im Vergleich zu den Beständen ohne *Utricularia minor* bereits auf eine Zunahme des Nährstoffgehaltes im Gewässer hin.

Tab. 9: Stetigkeitstabelle der untersuchten *Utricularia*-Gesellschaften mit Charakterarten und hydrophytischen Begleitern.

Vegetationstyp	1.	1.1	1.2	2.	3.	4.	4.1	4.2	4.3	5.	5.1	5.2	5.3
Anzahl der Veg.-Aufnahmen	123	70	53	25	22	145	43	93	9	74	19	30	25
Mittlere Artenzahl	6,1	4,5	8,2	8,9	9,2	6,2	6,1	6,0	8,7	7,5	6,3	6,3	9,8
Charakterarten:													
<i>Utricularia minor</i>	V	V	V	IV
<i>Utricularia intermedia</i>	.	.	.	V
<i>Utricularia stygia</i>	V
<i>Utricularia australis</i>	+	r	I	.	V	V	V	V	V
<i>Utricularia vulgaris</i>	r	r	.	I	V	V	V	V
Utricularietea:													
<i>Sparganium minimum</i>	r	+
Potamogetonetea:													
<i>Potamogeton pusillus</i>	r	.	+	.	.	r	.	r
<i>Potamogeton natans</i>	I	r	II	.	IV	II	I	II	II	I	.	I	II
<i>Nymphaea alba</i>	+	I	+	.	.	I	II	I	.	r	.	+	.
<i>Callitriche stagnalis</i>	r	r	.	.	.	+	+	.	III	+	.	+	I
<i>Callitriche hamulata</i>	I	r	.	r	.	r	.	r	.
<i>Hottonia palustris</i>	+	I	+	.	+	.	+	I
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	+	.	+	.	+	.	+	I
<i>Polygonum amphibium</i>	r	r	r	.	r	.	.	r
<i>Potamogeton alpinus</i>	r	.	.	I	r	.	.	r
<i>Potamogeton trichoides</i>	r	.	r	.	r	.	.	I
<i>Ranunculus peltatus</i>	r	.	r	.	r	.	.	.
<i>Potamogeton crispus</i>	r	.	r
<i>Potamogeton mucronatus</i>	r	.	r
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	II	III	+	IV
<i>Stratiotes aloides</i>	r	.	+	.
<i>Callitriche palustris</i>	r	.	.	+
<i>Ceratophyllum demersum</i>	+	.	.	I
<i>Elodea nuttallii</i>	I	.	.	II
<i>Nuphar lutea</i>	r	.	+	r
<i>Potamogeton obtusifolius</i>	r	.	.	r
<i>Potamogeton pectinatus</i>	r	.	r	.
<i>Potamogeton berchtoldii</i>	II	r	.	.	I
Lemnetea:													
<i>Spirodela polyrhiza</i>	r	.	r	I	.	+	II
<i>Lemna minor</i>	+	+	+	.	r	II	II	II	III	IV	III	IV	III
<i>Riccia fluitans</i>	r	r	.	.	.	r	.	r	.	I	II	.	+
<i>Lemna trisulca</i>	r	.	r	.	I	.	II	I
<i>Ricciocarpus natans</i>	r	.	r
Charetea:													
<i>Chara delicatula</i>	r	.	r
<i>Chara fragilis</i>	r	r	r	.	r	.
<i>Chara vulgaris</i>	r	.	+	.
<i>Nitella flexilis</i>	I	r	.	r	r
Littorelletea:													
<i>Hypericum elodes</i>	r	.	r
<i>Luronium natans</i>	r	.	r
<i>Scirpus fluitans</i>	r	r	+	.	II
<i>Eleocharis multicaulis</i>	r	.	r	.	III	r	.	r
<i>Juncus bulbosus</i>	II	+	IV	.	IV	II	III	II	III	r	.	.	r
<i>Potamogeton polygonifolius</i>	+	r	I	+	+	r	.	r	.	r	+	.	.
<i>Apium inundatum</i>	r
Moose:													
<i>Sphagnum fimbriatum</i>	r	r
<i>Sphagnum papillosum</i>	r	.	+	r
<i>Sphagnum denticulatum</i>	II	II	I	.	.	I	II	I
<i>Sphagnum cuspidatum</i>	I	II	+	.	.	+	r	+	.	+	II	.	.
<i>Sphagnum fallax</i>	r	r	r	.	III	r	r	.	.	r	r	I	.
<i>Sphagnum squarrosum</i>	II	r	r	I	.
<i>Sphagnum palustre</i>	r
<i>Gymnocolea inflata</i>	r	.	r
<i>Calliergon cordifolium</i>	III	r	.	r	.	r	.	r	.
<i>Calliergon giganteum</i>	r	.	r
<i>Calliergon stramineum</i>	r	r	.	.	.	r	r	r
<i>Calliergonella cuspidata</i>	r	.	r	+	.	.	I
<i>Campylium polygamum</i>	+	.	.	I
<i>Drepanocladus aduncus</i>	r	r	.	.	.	r	.	r
<i>Drepanocladus exannulatus</i>	r	r	r	II	.	r	.	r	.	r	+	.	.
<i>Drepanocladus fluitans</i>	r	r	.	.	.	r	.	r	III
<i>Philonotis caespitosa</i>	r	.	+
<i>Philonotis fontana</i>	r	.	r	II

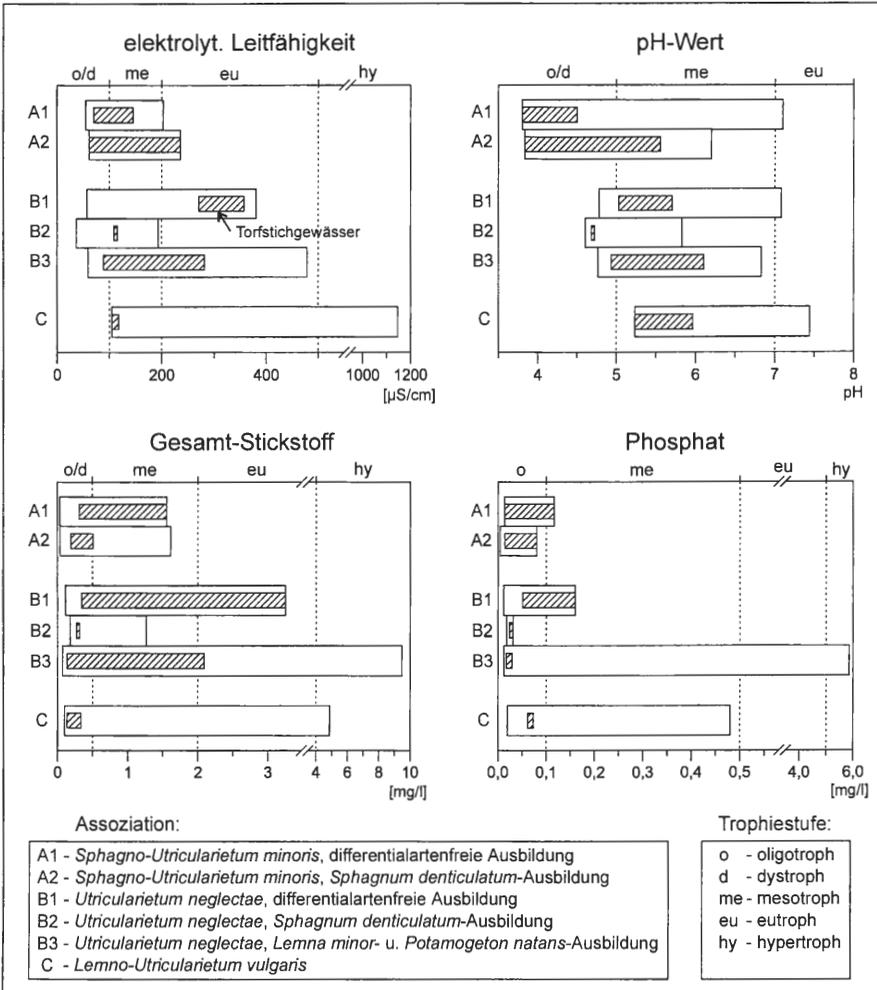


Abb. 24: Physikochemischer Vergleich der Gesellschaftsausbildungen des *Sphagno-Utricularietum minoris*, des *Utricularietum neglectae* und des *Lemno-Utricularietum vulgaris* anhand elektrolyt. Leitfähigkeit, pH-Wert, Gesamt-Stickstoff- und Phosphatgehalt der Siedlungsgewässer (Darstellung der Gesamtamplitude der Ausbildungen mit Hervorhebung der Torfstichgewässer; Grenzwerte der Trophiestufen verändert nach ELLENBERG 1996 und POTT 1996).

Legende zu Tab. 9

- Sphagno-Utricularietum minoris***
 - Ausbildung des *Sphagno-Utricularietum minoris* in Torfstichgewässern
 - Ausbildung des *Sphagno-Utricularietum minoris* in Teichen und Weihern
- Sphagno-Utricularietum intermediae***, Ausbildung in Torfstichgewässern
- Sphagno-Utricularietum stygiae***, Ausbildung in Teichen und Weihern
- Utricularietum neglectae***
 - Ausbildung des *Utricularietum neglectae* in Torfstichgewässern
 - Ausbildung des *Utricularietum neglectae* in Teichen und Weihern
 - Ausbildung des *Utricularietum neglectae* in Drainagegräben
- Lemno-Utricularietum vulgaris***
 - Ausbildung des *Lemno-Utricularietum vulgaris* in Torfstichgewässern
 - Ausbildung des *Lemno-Utricularietum vulgaris* in Teichen und Weihern
 - Ausbildung des *Lemno-Utricularietum vulgaris* in Drainagegräben

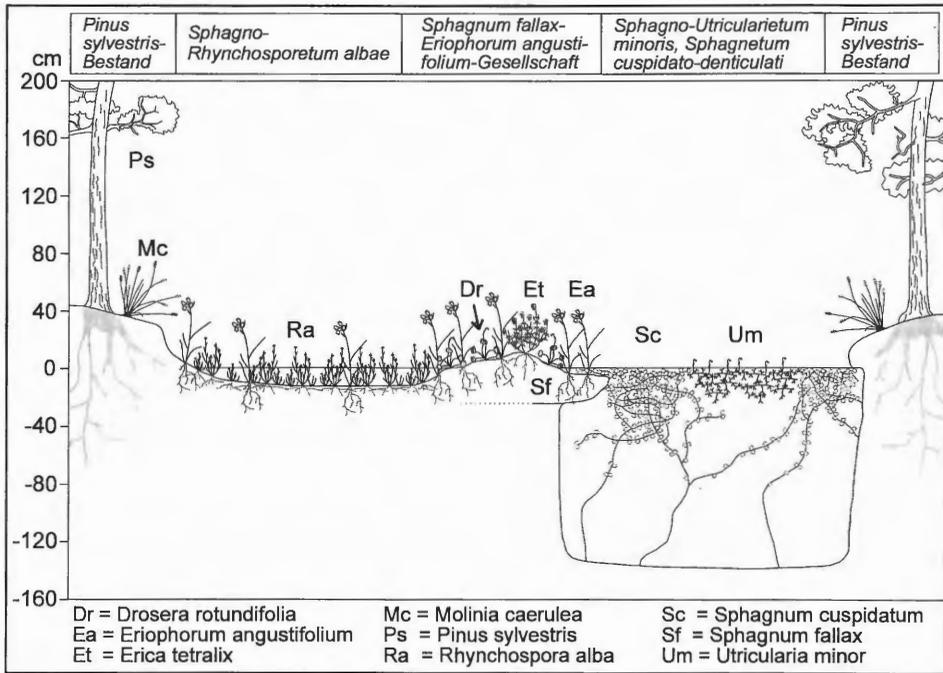


Abb. 25: Schematisches Vegetationsprofil in einem Torfstichkomplex des NSG Otternhagener Moor (Nr. 25 c) mit dem *Sphagno-Utricularietum minoris*.

6.1.2. *Sphagno-Utricularietum intermediae* Fijalkowski 1960 ex Pietsch 1965 Veg.-Tab. 3

Die *Utricularia intermedia*-reichen Pflanzenbestände der Moorschlenken werden im folgenden der Gesellschaft des *Sphagno-Utricularietum intermediae*, das von FIJALKOWSKI (1960) für Polen sowie von PIETSCH (1965) und POTT (1995) für Norddeutschland beschrieben wurde, zugeordnet. Neben der Charakterart *Utricularia intermedia* kommt in den Vegetationsaufnahmen dieser Assoziation aus den Siedlungsgewässern im Geestrandmoor NSG Ochsenweide (Nr. 43) auch die *Utricularietea*-Klassencharakterart *Utricularia minor* in einer hohen Stetigkeit (Stetigkeitsklasse IV, vgl. Tab. 9) vor. *Utricularia minor* kann hier als Differentialart betrachtet werden, die das *Sphagno-Utricularietum intermediae* gegenüber dem *Sphagno-Utricularietum stygiae* abgrenzt. Während die Art im *Sphagno-Utricularietum minoris* dichte Kolonien ausbildet, siedelt sie dagegen im *Sphagno-Utricularietum intermediae* in Form eines lockeren Bestandes, der von den wuchskräftigeren *Utricularia intermedia*-Pflanzen überdeckt wird. Dementsprechend zeigen die Vegetationsaufnahmen dieser Pflanzengesellschaft, dass *Utricularia intermedia* im Vergleich zu *Utricularia minor* in einer höheren Artmächtigkeit auftritt.

Die mittlere Gesamtartenzahl in den Beständen des *Sphagno-Utricularietum intermediae* beträgt 8,9 Arten je Vegetationsaufnahme (vgl. Tab. 9 und Abb. 23). Aufgrund der geringen Wassertiefe von maximal 40 cm bilden nicht-hydrophytische Begleitarten mit einem mittleren Wert von 5,4 den größten Teil der weiteren konstituierenden Arten in den Beständen. Dies deutet eine fortgeschrittene Gewässerverlandung an, so dass die Überla-

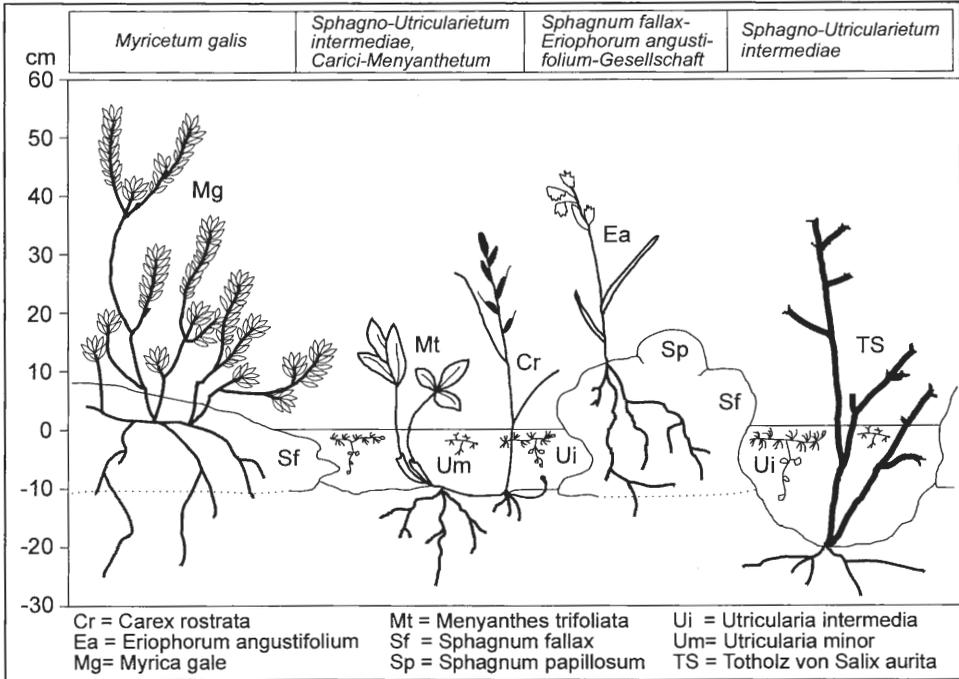


Abb. 26: Schematisches Vegetationsprofil in einem Torfstichkomplex des NSG Ochsenweide (Nr. 43 c) mit Ausbildung des *Sphagno-Utricularietum intermediae* in kleinflächigen Schlenken, die von der *Sphagnum fallax*-*Eriophorum angustifolium*-Gesellschaft begrenzt werden.

gerung des *Sphagno-Utricularietum intermediae* mit höher organisierten Vegetationseinheiten, vornehmlich *Scheuchzerio-Caricetea nigrae*-, *Phragmitetea australis*- und *Salicion cinereae*-Gesellschaften, im NSG Ochsenweide als charakteristisches Strukturelement zu betrachten ist. Die einschichtigen *Utricularia intermedia*- und *Utricularia minor*-Bestände bilden mit den begleitenden Sphagnen die gewässerbedeckende Matrix der Vegetationskomplexe, deren Gesamtaspekt durch die aus dem Wasser herausragenden niedrigwüchsigen Röhrichte und Gebüsche geprägt wird (Abb. 26).

Im Untersuchungsgebiet des NSG Ochsenweide kann das *Sphagno-Utricularietum intermediae* in zwei lokale Ausbildungen differenziert werden, die sich hinsichtlich der Trophieansprüche der Differentialarten voneinander abgrenzen. Die vorherrschende Gesellschaftsausbildung stellt die Ausbildung basenarmer Standorte dar, in deren Bestände *Sphagnum cuspidatum* und *Sphagnum fallax* stete Arten sind (Veg.-Tab. 3, Aufn.-Nr. 1-16). In den kleinflächigen Schlenken, die z.T. nur wenige Quadratmeter umfassende, becherförmige Vertiefungen im *Sphagnum*-Rasen darstellen und als sog. „Telmen“ bezeichnet werden können, siedeln neben *Utricularia intermedia* und *Utricularia minor* keine weiteren kormophytischen Wasserpflanzen. Im Unterschied hierzu kommt an den großflächigen, stärker abgetorfte Schlenkenstandorten vereinzelt die amphibisch siedelnde Art *Potamogeton polygonifolius* vor. Des weiteren wird die Ausbildung durch das Fehlen der basitoleranten Moose *Sphagnum squarrosum* und *Drepanocladus exannulatus* negativ gekennzeichnet. Diese Arten charakterisieren dagegen die Ausbildung basenreicherer Standorte und weisen dort als Differentialarten eine hohe Stetigkeit auf (Aufn.-Nr. 24-25). Das Vorkommen von *Utricularia vulgaris* zeigt einen höheren Nährstoffgehalt der

Standorte an. Den Übergang zwischen beiden Ausbildungen bilden die Bestände, in denen sowohl die basiphoben als auch die basiphilen Moose vorkommen (Aufn.-Nr. 17-23). Weitere Hydrophyten sind in den Ausbildungen des *Sphagno-Utricularietum intermediae* nicht vorhanden. Die physikochemische Analyse der Siedlungsgewässer beider Pflanzengesellschaftsausbildungen bestätigt die leichten Unterschiede im Basengehalt der als dysmesotroph zu bezeichnenden Standorte (s. Kap. 5.6.2).

Charakteristisch für die Standorte des *Sphagno-Utricularietum intermediae* im NSG Ochsenweide ist die geringe Wassertiefe der Siedlungsgewässer, was eine Überlagerung mit Elementen der Kontaktgesellschaften zur Folge hat. Eine hohe Stetigkeit weisen dort *Carex rostrata* und *Menyanthes trifoliata*, beides Kenn taxa des *Carici-Menyanthetum*, auf. Während *Potentilla palustris*, *Agrostis canina* und *Eriophorum angustifolium* vor allem in der basenarmen Ausbildung des *Sphagno-Utricularietum intermediae* vorkommen, treten *Juncus effusus*, *Lysimachia thyrsiflora* und *Typha latifolia* in der basenreicheren Ausbildung häufiger auf. Die Bestände beider Ausbildungen zeichnen sich vereinzelt durch einen initialen Gehölzaufwuchs mit *Myrica gale* und *Salix aurita* aus.

Die Ausbildungen des *Sphagno-Utricularietum intermediae* im NSG Ochsenweide können im Vergleich zu den Untersuchungen von JONAS (1932, 1935), WEBER (1978), BERTRAM (1988) und VAHLE (1990b), in denen die Artengarnitur inzwischen erloschener *Utricularia intermedia*-Standorte belegt wird, als ausgesprochen typisch für saure Moorschlenken in Nordwestdeutschland betrachtet werden. So ordnet VAHLE (1990b) die Gesellschaftsausbildungen der Assoziation mit Vorkommen von *Sphagnum cuspidatum* sowie *Sphagnum denticulatum* der Subassoziation *sphagnetosum cuspidati* zu. Den basenreicheren Standorten, die nach VAHLE (1990b) den ökologischen Schwerpunkt der Assoziation bilden, fehlt hingegen *Sphagnum cuspidatum*, und es treten basitolerante bis basiphile Bryophyten, wie *Scorpidium scorpioides* und *Drepanocladus polycarpus*, in den *Utricularia intermedia*-Beständen auf.

Während *Utricularia minor* in der Gesamtbetrachtung der nordwestdeutschen Standorte, einschließlich der Vorkommen im NSG Ochsenweide, eine hochstete Art des *Sphagno-Utricularietum intermediae* darstellt, liegen andere kormophytische Hydrophyten, wie z.B. *Potamogeton polygonifolius*, *Juncus bulbosus*, *Hydrocharis morsus-ranae* und *Utricularia australis* nur in geringer Stetigkeit vor. Die Überlagerung mit *Scheuchzeria-Caricetea nigrae*-Arten kann als charakteristisch für das *Sphagno-Utricularietum intermediae* bezeichnet werden.

6.1.3. *Sphagno-Utricularietum stygiae* (Schumacher 1937) Oberdorfer 1957 corr. Dierssen 1996 (vgl. Veg.-Tab. 4)

Die Physiognomie der von SCHUMACHER (1937) und OBERDORFER (1957) beschriebenen Gesellschaft des *Sphagno-Utricularietum stygiae* wird durch das dominante Auftreten der Charakterart *Utricularia stygia* bestimmt. Nach DIERSSEN (1996b) kann in der borealen Zone, in der der Verbreitungsschwerpunkt der Gesellschaft liegt, außerdem das Vorkommen von *Utricularia ochroleuca* s.str. als bezeichnend für die Gesellschaftsausbildungen angesehen werden. In der temperaten Zone Mitteleuropas bieten sich allerdings keine Anhaltspunkte für eine Vergesellschaftung der beiden Arten.

Sommerliche Austrocknungsphasen können von *Utricularia stygia* durch im Sediment haftende Erdsprosse in der rhizophytischen Siedlungsweise eine gewisse Zeit gut überdauert werden, was von GLÜCK (1906) auch für die Arten *Utricularia minor* und *Utricularia intermedia* beschrieben wurde.

Das *Sphagno-Utricularietum stygiae* kommt im NSG Langenbergteich, dem einzigen Siedlungsgewässer des *Sphagno-Utricularietum stygiae* in Nordwestdeutschland, mit durchschnittlich 9,2 Arten je Vegetationsaufnahme in einer artenreichen Ausbildung vor (Tab. 9). Während in diesen Vegetationsaufnahmen die Anzahl der hydrophytischen Arten 5,4 beträgt, ist die Anzahl der Arten, die Vegetationselemente der landwärtigen Folgegesellschaften darstellen, mit jeweils 3,8 etwas niedriger (Abb. 23).

Im Gewässer 9 a des Langenbergteichs liegt über weite Bereiche eine Verzahnung des *Sphagno-Utricularietum stygiae* mit dem *Utricularietum neglectae* vor. *Utricularia stygia* bildet hier zusammen mit *Utricularia australis* dicht verflochtene Mischbestände aus, die nicht nur das an die Wasseroberfläche angrenzende Stratum, sondern den gesamten, maximal bis zu 60 cm tiefen Wasserkörper besiedeln (Abb. 27). Darüber hinaus lassen sich hinsichtlich der besiedelnden Wassertiefe zwei lokale Ausbildungen gegeneinander abgrenzen. Die Sublitoral-Ausbildung des *Sphagno-Utricularietum stygiae* kommt in Gewässerabschnitten vor, deren mittlere Wassertiefe über 30 cm liegt. Kennzeichnende Arten dieser Ausbildung sind *Potamogeton berchtoldii* und *Calliergon cordifolium*. In der Eulitoral-Ausbildung des *Sphagno-Utricularietum stygiae*, die charakteristisch für die bis zu 30 cm tiefen, ufernahen Wasserflächen ist, weisen dagegen die amphiphytisch siedelnden *Littorelletea*-Arten *Juncus bulbosus* und *Eleocharis multicaulis* eine hohe Stetigkeit auf (vgl. Tab. 9).

Kennzeichnend für die beiden Ausbildungen des *Sphagno-Utricularietum stygiae* im NSG Langenbergteich ist, dass zum einen keinerlei *Sphagnum*-Arten am Gesellschaftsaufbau beteiligt sind, zum anderen aber der Anteil an *Potamogetonetea*- und *Littorelletea*-Arten sehr hoch ist. Mit dem Fehlen der Sphagnen und der Präsenz der *Potamogetonetea*- und *Littorelletea*-Arten unterscheiden sich die dortigen Bestände deutlich von den *Spha-*

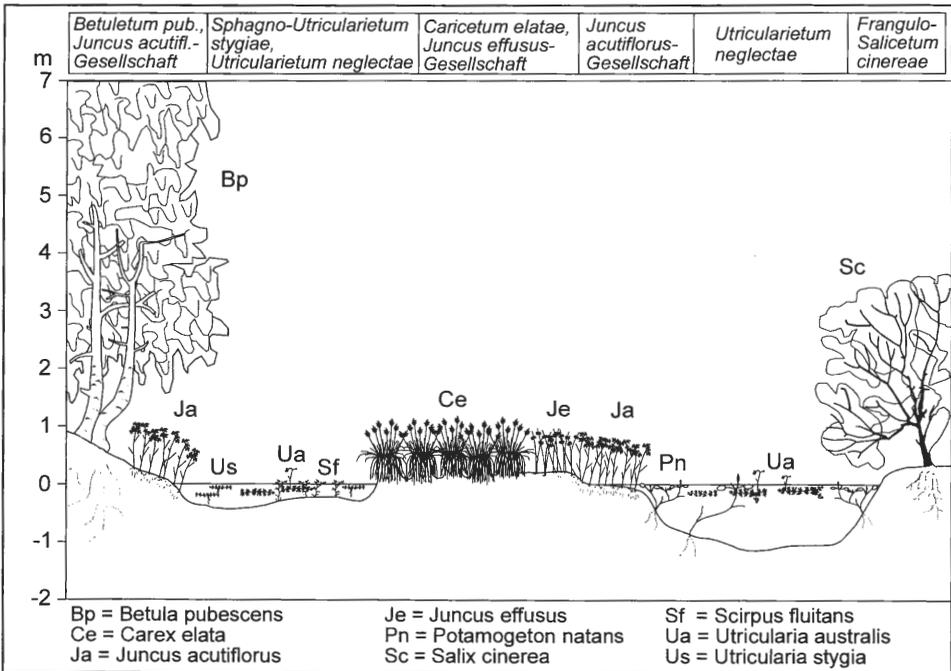


Abb. 27: Schematisches Vegetationsprofil im NSG Langenbergteich (Nr. 9) mit dem *Sphagno-Utricularietum stygiae* und dem *Utricularietum neglectae*.

gnum cuspidatum- und *Sphagnum denticulatum*-reichen Ausbildungen der dystrophen, mit *Scorpidium scorpioides* und *Sphagnum subsecundum* gelegentlich aber auch basenreicheren Moorschlenken, die SCHUMACHER (1937), OBERDORFER & DIERSSEN (1977) und DIERSSEN & DIERSSEN (1984) für den Schwarzwald sowie KLEINSTEUBER & WOLF (1993) und SCHMIDT (1995) für das württembergische Alpenvorland und das Schweizer Mittelland beschreiben. Auch aus der von PIETSCH (1977) vorgestellten Übersichtsdarstellung des *Sphagno-Utricularietum ochroleucae* (mit *Utricularia ochroleuca* s.l.) ergibt sich, dass *Sphagnum cuspidatum* mit hoher Stetigkeit in den Beständen auftritt. PIETSCH (1977) differenziert weitergehend neben einer typischen, differentialartenfreien Subassoziation eine an *Littorelletea*-Arten reiche Subassoziation (Subass. v. *Juncus bulbosus*) der flachen, sauren Moor- und Heidegewässer über sandigem Bodensubstrat sowie eine *Potamogetonetea*- und *Lemnetea*-Arten-reiche Subassoziation (Subass. v. *Hydrocharis morsus-ranae*) der tieferen, bereits eutrophierten Standorte.

Die in der Veg.-Tab. 4 aufgeführten *Utricularia stygia*-reichen Pflanzenbestände des NSG Langenbergteich kennzeichnen damit eine bislang nicht beschriebene Gesellschaftsbildung des *Sphagno-Utricularietum stygiae*, die ein *Sphagnum*-freies Übergangsstadium zwischen der *Littorelletea*- und der *Potamogetonetea*-Subassoziation darstellt.

Die von OBERDORFER & DIERSSEN (1977) und SCHMIDT (1995) für das *Sphagno-Utricularietum stygiae* in Süddeutschland als charakteristisch angesehenen Kontaktgesellschaften der Moorschlenken aus der Klasse der *Scheuchzerio-Caricetea nigrae*, vornehmlich aus dem Verband des *Rhynchosporion albae*, sind im Langenbergteich nicht mehr ausgebildet. Dies betrifft das *Sphagno-Rhynchosporium albae*, das nach MANEGOLD (1977) noch vor 1971 mit den Charakterarten *Rhynchospora alba*, *Rhynchospora fusca* und *Drosera intermedia* sowie den Begleitarten *Eriophorum angustifolium*, *Drosera rotundifolia* und *Sphagnum cuspidatum* im Gebiet vorkam. Die von MALME (1975) in West-Norwegen für *Utricularia ochroleuca* s.l. beschriebene Einnischung in *Nymphaeion albae*- und *Potamogetonion pectinati*-Gesellschaften sowie in produktionschwache Röhrichtgesellschaften, wie dem *Caricetum rostratae* und dem *Caricetum lasiocarpae*, liegt im Langenbergteich nicht vor.

Die Standorte des *Sphagno-Utricularietum stygiae* im NSG Langenbergteich können anhand der physikochemischen Analyse als eutroph charakterisiert werden (vgl. Kap. 5.6.2.). Die für die Heideweier der pleistozänen Sandlandschaften kennzeichnende ursprüngliche Nährstoff- und Basenarmut ist im Langenbergteich nicht mehr vorhanden. Zwar deuten die noch vorhandenen *Littorelletea*-Arten *Scirpus fluitans*, *Apium inundatum* und *Eleocharis multicaulis*, die nach RUNGE (1990) in der Senne die Südostgrenze ihres atlantisch-subatlantischen Verbreitungsareals erreichen, auf die ehemals oligo- bis dystrophen Milieubedingungen hin. Deren Bestandsrückgänge in den letzten Jahrzehnten und auch das Verschwinden der oligo- bis mesotraphenten Arten *Potamogeton gramineus* und *Eleocharis acicularis* weisen aber auf die gewässerchemischen Veränderungen hin. Während hier von JUNG (1934) ein pH-Wert von 4,6 gemessen wurde, lag er 1976 in den Untersuchungen von MANEGOLD (1977) zwischen pH 7,3 und pH 7,5. Gegenüber diesen Werten scheint im Untersuchungszeitraum 1997/1998 in dem Siedlungsgewässer von *Utricularia stygia* keine weitere Zunahme des Basen- und Elektrolytgehaltes vorzuliegen (mittlerer pH-Wert: 7,1; mittlere Leitfähigkeit: 381 $\mu\text{S}/\text{cm}$). Ein in den Wintermonaten erhöhter Stickstoffgehalt sowie hohe Calcium- und Sulfatkonzentrationen weisen allerdings auf einen hohen Gehalt an trophisch wirksamen Verbindungen in dem Gewässer hin.

Das *Sphagno-Utricularietum stygiae* besiedelt mit dem Langenbergteich einen durch den Nährstoffeintrag anthropogen stark beeinflussten Standort, der nicht das ökologische Optimum der Assoziation repräsentiert. Dieses liegt nach den Ausführungen von OBER-

DORFER & DIERSSEN (1977) wie auch DIERSSEN (1996b) im nährstoffarmen, dystrophen sowie oligo- bis mesotrophen Milieu. Auch die von SCHMIDT (1995) beschriebene basenreichere, durch kalkquelligen Mineralbodenwassereinfluss gekennzeichnete Gesellschaftsbildung der Moorgewässer und die von PIETSCH (1977) differenzierte *Hydrocharis morsus-ranae*-Subassoziation besiedeln Standorte, die deutlich nährstoffärmer als die Gewässer des Langenbergteichs sind.

6.2. *Potamogetonetea pectinati* Tüxen et Preising 1942

Die Eingliederung des *Lemno-Utricularietum vulgaris* (Soó 1928) Passarge 1964 sowie des *Utricularietum neglectae* Th. Müller et Görs 1960 erfolgt nach POTT (1995) in den Verband des *Hydrocharition morsus-ranae* Rübel 1933 der *Potamogetonetea pectinati*-Gesellschaften (vgl. BEUG & POTT 1992). Der Verband des *Hydrocharition morsus-ranae* umfaßt die verdriftbaren und mehrere Straten aufbauenden Wasserpflanzengesellschaften schwach eutropher Standorte. Diese Gesellschaften werden im Unterschied zu den *Lemnetea minoris*-Gesellschaften weniger stark verdriftet und zeigen strukturell und floristisch eindeutige Bindungen an die Laichkraut- und Schwimmblattgesellschaften der Klasse *Potamogetonetea pectinati*.

6.2.1. *Utricularietum neglectae* Th. Müller et Görs 1960 (vgl. Veg.-Tab. 5, 6 und 9)

Das einzige Kenntaxon des von HARTOG & SEGAL (1960) für Süddeutschland beschriebenen *Utricularietum neglectae* ist die Art *Utricularia australis*. Bei optimaler Ausbildung sind die sich im Frühjahr aus 2 bis 5 mm kleinen Turionen entwickelnden, 20 bis 100 cm langen Einzelpflanzen knäuelartig miteinander verflochten. *Utricularia australis* besitzt keine Erdsprosse und siedelt daher ausschließlich mesopleustophytisch. Ein sommerliches Austrocknen der Gewässer kann von der Art nur durch Bildung von Turionen überdauert werden.

Kennzeichnend für die Bestände des *Utricularietum neglectae* ist deren Einnischung in die ufernahen Litoralbereiche, so dass eine Überlagerung mit Arten der hydrophytischen und landwärtigen Kontaktgesellschaften erfolgt. Dabei unterscheiden sich die Gesellschaftsbildungen der Drainagegräben von den Torfstichgewässern sowie von den Teichen und Weihern durch eine höhere Gesamtartenzahl. Während in den Vegetationsaufnahmen der Drainagegräben durchschnittlich 8,7 Arten vorkommen, von denen im Mittel 5,0 Arten Elemente der landwärtigen Kontaktgesellschaften darstellen, liegt in den Vegetationsaufnahmen der Torfstichgewässer die mittlere Gesamtartenzahl nur bei 6,1 Arten bzw. in den Teichen und Weihern bei 6,0 Arten (vgl. Abb. 23). Diese Unterschiede beruhen vor allem auf den geringen sommerlichen Wasserständen in den Drainagegräben, was dazu führt, dass sich helophytische Arten dort sehr leicht etablieren können. In den beiden anderen Gewässertypen kommt die Assoziation des *Utricularietum neglectae* dagegen auch in der tieferen, helophytenfreien Litoralzone vor.

Im Untersuchungsgebiet kann das *Utricularietum neglectae* insgesamt in fünf Ausbildungen differenziert werden. Es sind dies die differentialartenfreie, die *Sphagnum denticulatum*-, die *Lemna minor*-, die *Potamogeton natans*- und die *Myriophyllum verticillatum*-Ausbildung. Dabei treten nur in der sehr heterogenen Gruppe der Teiche und Weihern, der Gewässertyp mit den zahlreichsten *Utricularia australis*-Vorkommen (vgl. Abb. 7), alle fünf Gesellschaftsbildungen auf. In den untersuchten Torfstichgewässern und Drainage-

gegräben fehlt die *Myriophyllum verticillatum*-Ausbildung. Des weiteren kommt in den Drainagegräben die *Sphagnum denticulatum*-Ausbildung nicht vor.

Der Schwerpunkt der Assoziation liegt in den Teichen und Weihern, so dass zunächst anhand dieser Bestände die charakteristischen Merkmale der jeweiligen Ausbildungen vorgestellt werden (s. Veg.-Tab. 6). Die *Utricularia australis*-Bestände mit Vorkommen der Art *Lemna minor* bilden in den untersuchten Teichen und Weihern die verbreitetste Ausbildung des *Utricularietum neglectae*. Dabei treten dort vereinzelt noch weitere *Lemnetea*-Arten wie *Lemna trisulca*, *Ricciocarpus natans* und *Riccia fluitans* hinzu. Nach HILBIG (1971) stellen die *Lemnetea*-Arten, allen voran *Lemna minor*, kennzeichnende Gesellschaftselemente der Assoziation dar. In der Ausbildung mit *Potamogeton natans* handelt es sich nach DOLL (1991) um eine artenarme Variante der Assoziation (hier: *Lemno-Utricularietum australis*), in der die Lemniden stark zurücktreten (vgl. VAHLE & PREISING 1990, PASSARGE 1996). Die von *Myriophyllum verticillatum* dominierten Bestände des *Utricularietum neglectae*, in der *Ranunculus peltatus* und gelegentlich auch dichte Grünalgenwatten vorkommen, sind als eine lokale Ausbildung der bis zu 50 cm tiefen Gewässer, die in einer unbeschatteten Sandabtragungsfläche (Nr. 31) liegen, zu werten. Die *Sphagnum denticulatum*-Ausbildung des *Utricularietum neglectae* mit den kennzeichnenden acidophilen Arten *Sphagnum denticulatum*, *Sphagnum cuspidatum* sowie *Sphagnum fallax* beschränkt sich in der Besiedlung auf die seichten, ufernahen Litoralzonen der sauren Heidegewässer. Lediglich in sehr kleinflächigen Gewässern, wie in dem 7 m Durchmesser umfassenden Kolk 16 d, tritt die Ausbildung mit *Sphagnum cuspidatum* auch in den zentralen, über 1 m tiefen Gewässerbereichen auf.

Im Unterschied zu den Teichen und Weihern liegt das *Utricularietum neglectae* in den Torfstichgewässern vor allem in der *Sphagnum denticulatum*- und in der differentialartenfreien Ausbildung vor (s. Veg.-Tab. 5, Abb. 28). Die *Lemna minor*- und die *Potamogeton natans*-Ausbildung zeigen keine scharfe Trennung, da die beiden differenzierenden Arten auch als Mischbestand in der Assoziation vorkommen (Aufn.-Nr. 35-38). In den Drainagegräben, die sich als wertvolle Refugialstandorte für das *Utricularietum neglectae* erweisen (vgl. DIERSCHKE & TÜXEN 1975, WAGERINGEL & REMY 1997), tritt die *Lemna minor*-Ausbildung, in der *Callitriche stagnalis* hohe Deckungswerte erreicht, häufiger als die *Potamogeton natans*- und die differentialartenfreie Ausbildung auf (s. Veg.-Tab. 9).

Im pflanzensoziologischen Vergleich der vom *Utricularietum neglectae* besiedelten Gewässertypen zeigt sich weiterhin, dass in Bezug auf die Vergesellschaftung von *Utricularia australis* zwischen den Torfstichgewässern und den Teichen/Weihern Unterschiede bestehen. Während in den Vegetationsaufnahmen der Torfstichgewässer nur 11 verschiedene Hydrophyten-Arten, darunter am häufigsten *Juncus bulbosus*, *Sphagnum denticulatum*, *Nymphaea alba* v. *minor* und *Lemna minor*, vorkommen, ist in den Teichen und Weihern mit insgesamt 28 verschiedenen Hydrophyten, zumeist *Potamogetonetea*-Arten, die Artendiversität deutlich höher (vgl. Tab. 9).

Die physikochemische Analyse der Siedlungsgewässer des *Utricularietum neglectae* ergibt, dass die Standorte der *Sphagnum denticulatum*-Ausbildung in Bezug auf die elektrolitische Leitfähigkeit und den pH-Wert enge ökologische Spannweiten aufweisen und sich damit als elektrolytarm bzw. mäßig basenarm charakterisieren. Auch die Konzentrationen an trophisch wirksamen Ionen, wie Ammonium, Nitrat, Phosphat und Kalium, sind in diesen Gewässern sehr niedrig, so dass die *Sphagnum denticulatum*-Ausbildung dys- bis mesotrophe Milieubedingungen und somit den nährstoffärmsten Flügel des *Utricularietum neglectae* indiziert.

Im Unterschied dazu sind die differentialartenfreie Ausbildung sowie die *Lemna minor*- und *Potamogeton natans*-Ausbildung nicht nur in dystrophen, sondern auch in stark eutrophen Gewässern vorhanden. Mit Ausnahme der extrem sauren Standorte decken diese bei-

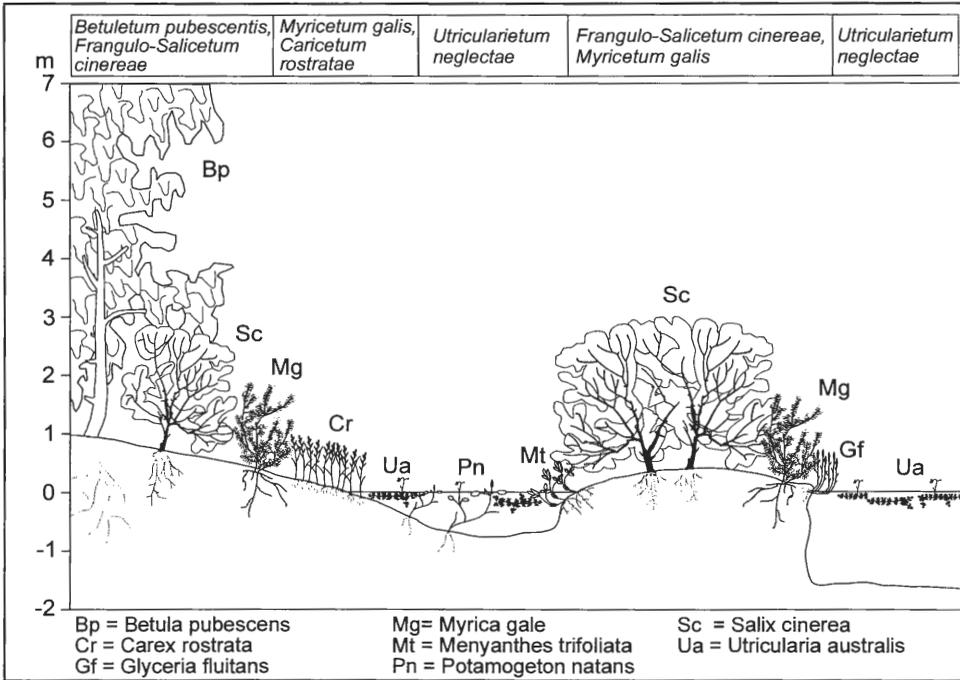


Abb. 28: Schematisches Vegetationsprofil in einem Torfstichkomplex im südlichen Teil des NSG Vallenmoor (Nr. 17 b) mit Ausbildung des *Utricularietum neglectae*.

den Ausbildungen die Gesamtamplitude der Assoziation ab, ohne einen trophischen Schwerpunkt anzuzeigen.

In der Gegenüberstellung der hier aufgeführten Untersuchungsergebnisse des *Utricularietum neglectae* mit den von WITTIG & ESSER (1991) in Westfalen durchgeführten physikochemischen Standortanalysen bestätigt sich, dass die Standorte des *Utricularietum neglectae* meist stickstoff- und phosphatarme Milieubedingungen aufweisen. Dies wird für das *Utricularietum neglectae* auch von FRANKE (1986) in unbewirtschafteten Fischteichen festgestellt. Während sich bei FRANKE (1986), wie auch in den vorliegenden Analyseergebnissen, einige der Standorte durch eutrophe Gewässereigenschaften kennzeichnen, sind alle der von WITTIG & ESSER (1991) untersuchten Gewässer stickstoff- und phosphatarm.

6.2.2. *Lemno-Utricularietum vulgaris* (Soó 1928) Passarge 1964 (Veg.-Tab. 7, 8 und 9)

Das *Lemno-Utricularietum vulgaris* zeichnet sich durch das dominante Auftreten der Assoziations- und Verbandscharakterart *Utricularia vulgaris* aus. Die zunächst von SOÓ (1928, 1957) für die pannonische Florenprovinz und von PASSARGE (1964) für das nordostdeutsche Flachland beschriebene Gesellschaft wird unter anderem auch in Süddeutschland von MÜLLER (1977), in Mitteldeutschland von HILBIG (1971), in Schleswig-Holstein von MIERWALD (1988), in dem niederrheinischen Tiefland und der niederrheinischen Bucht von VERBÜCHELN et al. (1995) sowie in den Niederlanden von SCHAMINÉE et al. (1995) beschrieben. Während die Kennart *Utricularia vulgaris* nach WITTIG & ESSER

(1986), KAPLAN (1992) und WEBER (1995) in Westfalen ausgestorben zu sein scheint, wird sie für Niedersachsen von GARVE (1994) mit Fundorten belegt. Eine Beschreibung des *Lemno-Utricularietum vulgaris* liegt aber aus Niedersachsen noch nicht vor, da die *Utricularia vulgaris*-Bestände bislang auf Grund von Komplexbildungen dem *Stratiotetum aloidis*, dem *Myriophyllo-Nupharetum luteae* oder den *Lemnetea*-Gesellschaften syntaxonomisch beigeordnet wurden. Dies erfolgte z.B. von WEBER-OLDECOP (1970), TÜXEN (1974), DIERSCHKE & TÜXEN (1975) und VAHLE & PREISING (1990).

Die Physiognomie des *Lemno-Utricularietum vulgaris* wird durch lockere, mesopleustophytisch siedelnde Kolonien von *Utricularia vulgaris* bestimmt, die sich im Laufe der Vegetationsperiode aus bis zu 1,5 cm großen Turionen zu netzartig miteinander verflochtenen Pflanzenbeständen entwickeln. Die *Utricularia vulgaris*-Bestände besiedeln, ebenso wie *Utricularia australis* (vgl. Kap. 6.2.1.), das von der Wasseroberfläche bis in ca. 40 cm Wassertiefe reichende Stratum. Die Art beschränkt sich auf windgeschützte Gewässerbereiche, in denen sie sich mit ihrem fein verzweigten Sprosssystem an andere Hydro- und Helophyten lagern kann. Dadurch schränkt sich nach LUTHER (1951) die Verdriftbarkeit der Bestände deutlich ein.

Die Bestände des *Lemno-Utricularietum vulgaris* lassen sich im Untersuchungsgebiet in drei Ausbildungsformen differenzieren. Neben der nur in den Torfstichgewässern vorkommenden *Sphagnum cuspidatum*-Ausbildung treten die *Lemna minor*- und die differentialartenfreie Ausbildung in allen Gewässertypen gleichermaßen auf.

Die Überlagerung mit *Lemna minor*-Decken bildet im *Lemno-Utricularietum vulgaris*, wie auch in den Untersuchungen von PASSARGE (1964, 1996), MÜLLER (1977), DOLL (1991) und KOSIBA (1992a) bestätigt wird, die verbreitetste Gesellschaftsausbildung, in der

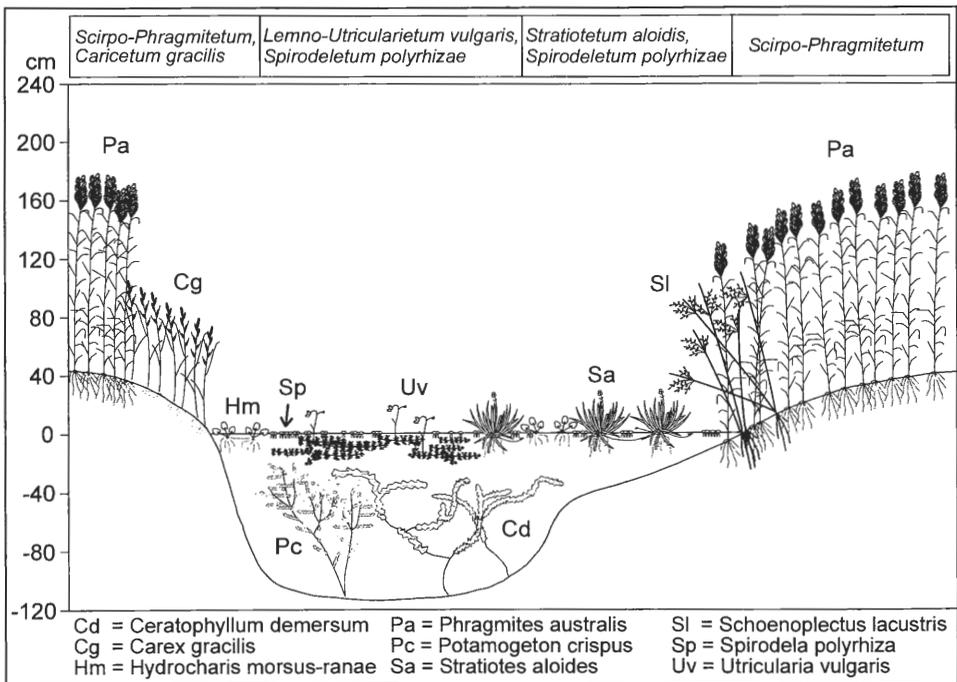


Abb. 29: Schematisches Vegetationsprofil in einem Auengewässer der Aller bei Celle (Nr. 37 b) mit Ausbildung des *Lemno-Utricularietum vulgaris*.

vereinzelt noch weitere *Lemnetea*-Arten vorkommen. So siedelt *Riccia fluitans*, die nach TÜXEN (1974) und POTT (1980) auf nährstoffarme Milieubedingungen im Gewässer hinweist, innerhalb dieser Ausbildung vor allem in den Torfstichgewässern, und *Spirodela polyrhiza* kommt als Eutrophierungszeiger schwerpunktmäßig in den Drainagegräben vor. *Lemna trisulca* hingegen überlagert häufig in den Teichen und Weihern zusammen mit *Lemna minor* die *Utricularia vulgaris*-Bestände (s. Tab. 9). Mit dem Auftreten der beiden Verbandscharakterarten *Hydrocharis morsus-ranae* und *Stratiotes aloides*, die weitgehend in der *Lemna minor*-Ausbildung vorkommen, zeigt sich eine enge soziologische Bindung des *Lemno-Utricularietum vulgaris* an die fakultativ frei verdriftbaren Wasserpflanzengesellschaften des *Hydrocharition morsus-ranae* (vgl. auch CARSTENSEN 1955, JESCHKE 1963, KRAUSCH 1964a und SCHAMINÉE et al. 1995). Die Vegetationsaufnahmen aus den Auengewässern bei Celle (Nr. 37) können mit dem Vorliegen der beiden Verbandscharakterarten, einer Überlagerung durch die *Nymphaeion*-Arten *Nuphar lutea* und *Myriophyllum verticillatum* sowie durch die *Lemnetea*-Arten (s.o.) als typisch für die Assoziation betrachtet werden (s. Veg.-Tab. 8, Aufn.-Nr. 1-3; Abb. 29). Mit der Besiedlung mehrerer Straten ist die Struktur dieser Vegetationskomplexe außerordentlich vielfältig.

Die *Sphagnum cuspidatum*-Ausbildung des *Lemno-Utricularietum vulgaris* tritt an den Rändern der tiefen Torfstichgewässer im NSG Ochsenweide auf (Abb. 30). Dort bilden *Sphagnum cuspidatum*, *Sphagnum fallax* und in den höher befindlichen, nur zeitweise überfluteten Litoralzonen auch *Sphagnum squarrosum* mit den Röhrcharten *Carex rostrata*, *Juncus effusus* und *Agrostis canina* einen lockeren Schwingrasen aus, in den *Utricularia vulgaris* als Folge von hohen Wasserständen verdriftet wird. Auch in den Vegetationsaufnahmen von PASSARGE (1961) aus den Mooren im Gebiet der westlich von

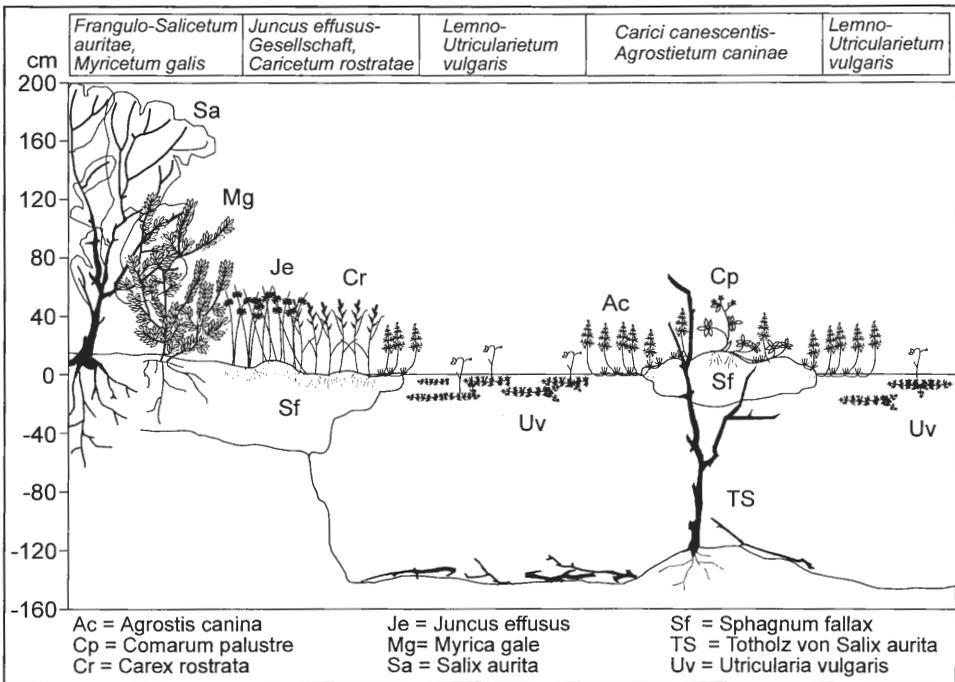


Abb. 30: Schematisches Vegetationsprofil in einem Torfstichkomplex des NSG Ochsenweide (Nr. 43 a) mit Ausbildung des *Lemno-Utricularietum vulgaris*.

Danzig gelegenen Kaschubischen Seenplatte wird diese Gesellschaftsbildung, in der sich mit den Arten *Utricularia intermedia* und *Utricularia minor* ein Übergang zum *Sphagno-Utricularietum intermediae* andeutet, belegt.

Die differentialartenfreie Ausbildung des *Lemno-Utricularietum vulgaris* kennzeichnet sich durch das Fehlen der *Lemnetea*- und *Sphagnum*-Arten sowie durch die geringe Präsenz von weiteren Hydrophyten. Dagegen ist die Zahl der begleitenden Arten aus den landwärtigen Kontaktgesellschaften, vornehmlich aus den Klassen der *Phragmitetea australis* und der *Scheuchzerio-Caricetea nigrae*, sehr hoch, was auf die bevorzugte Verbreitung der Ausbildung in seichten, im Sommer häufig trockenfallenden Gewässerabschnitten hinweist.

In den untersuchten Teichen und Weihern bilden das *Stratiotetum aloidis*, das *Myriophyllo-Nupharetum luteae* sowie die ephemeren Wasserlinsengesellschaften des *Lemnetum trisulcae*, des *Ricciatum fluitantis* und des *Spirodeletum polyrhizae* die vorherrschenden aquatischen Kontaktgesellschaften des *Lemno-Utricularietum vulgaris*, die eng mit dieser Assoziation verzahnt sind. Des weiteren treten dort, wie auch in den Drainagegräben, mit *Elodea nutallii*, *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton pectinatus* sowie *Potamogeton bertholdii* eutraphente Arten hinzu, die als konkurrenzkräftige Einartbestände ganze Wasserpartien einnehmen können. Das *Hottonietum palustris* siedelt gelegentlich in den leicht beschatteten, flachen Gewässerabschnitten und kann durch das *Lemno-Utricularietum vulgaris* überlagert werden. Eine Komplexbildung wird in den Untersuchungsgewässern auch für die *Charetea fragilis*-Gesellschaften des *Nitelletum flexilis*, des *Charetum fragilis* und des *Charetum vulgaris* beobachtet, die in ungetrübten Gewässern das Stratum nahe des Gewässerbodens einnehmen.

Landwärts schließen sich meist Großröhrichte und Großseggenriede an die Bestände des *Lemno-Utricularietum vulgaris* an (vgl. LUTHER 1951, KRAUSCH 1964a, 1964b, WEEDA et al. 1988 und SCHAMINÉE et al. 1995). Kontaktgesellschaften bilden hier das *Scirpo-Phragmitetum*, das *Glycerietum maximae*, das *Caricetum rostratae*, Dominanzbestände von *Juncus effusus* und *Equisetum fluviatile* sowie das vor allem in Drainagegräben verbreitete *Sparganio-Glycerietum fluitantis*. In einigen der untersuchten Gewässer ist die Verlandung weit fortgeschritten, und das *Lemno-Utricularietum vulgaris* siedelt in Bruchwaldbeständen, die dem *Carici elongatae-Alnetum glutinosae* zuzuordnen sind.

Die von dem *Lemno-Utricularietum vulgaris* besiedelten Gewässer umfassen von dysmesotrophen bis zu eutrophen Standorten eine weite ökologische Spanne. Der Siedlungsschwerpunkt von *Utricularia vulgaris* liegt dabei in den schwach eutrophen Gewässern, was auch von VAN KATWIJK & ROELOFS (1988) aus niederländischen und von KOSIBA (1992a) aus polnischen Gewässern bestätigt wird.

7. Vergleichende Betrachtungen zur Synökologie der *Utricularia*-Arten

Im folgenden werden die Ergebnisse der physikochemischen Gewässeranalyse und der vegetationskundlichen Untersuchungen im Gesamtkomplex der exogenen Faktoren sowie den endogenen, artspezifischen Voraussetzungen, die für die Etablierung der Utricularien in den Phytozönosen von Bedeutung sind, betrachtet (Abb. 31). Dabei steht der synökologische Vergleich der einzelnen *Utricularia*-Arten im Vordergrund der Diskussion. Im Unterschied zu der Kultivierung der Utricularien unter standardisierten Laborbedingungen, die eine Analyse des direkten kausalen Zusammenhanges zwischen den Konzentrationen einzelner im Wasser gelöster Nährstoffe und dem Pflanzenwachstum ermöglicht,

spiegelt die Untersuchung am natürlichen Standort das synökologische Verhalten der Arten wider. Dieses resultiert aus der individuellen Konkurrenzkraft der Arten und wird nach ELLENBERG (1996) durch ihre im Konkurrenzgefüge der Natur realisierte Nische charakterisiert.

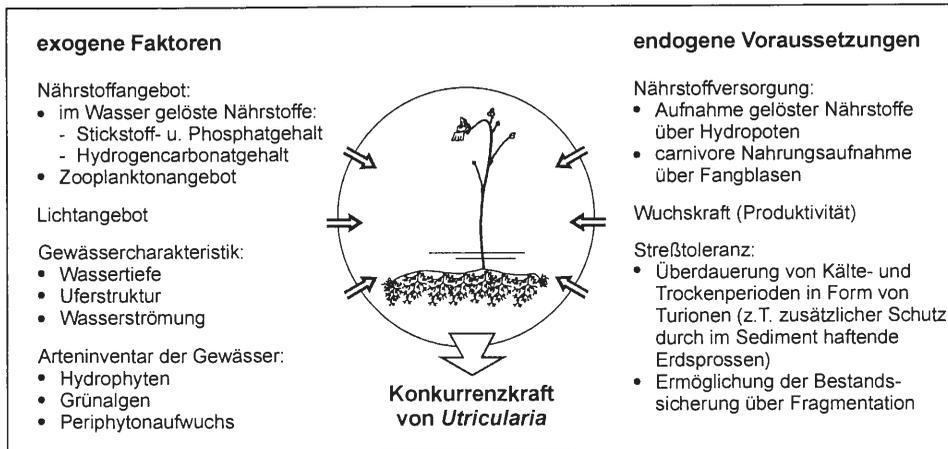


Abb. 31: Die Konkurrenzkraft der *Utricularia*-Arten beeinflussende Faktoren.

7.1. Gewässermorphologie

Die Struktur der Gewässer stellt neben der Gewässertrophie einen wichtigen Faktor dar, über den sich eine Differenzierung der Standortansprüche der *Utricularia*-Arten bzw. der durch sie charakterisierten Pflanzengesellschaften abzeichnet.

Für alle untersuchten *Utricularia*-Arten wird zunächst konstatiert, dass sie **Flachgewässer** besiedeln, die eine geringe Tiefe von meist weniger als 2 m aufweisen. Eine Gliederung der Gewässer in Litoral und Profundal ist somit nicht vorhanden. Weiterhin zeichnet sich der überwiegende Teil der Siedlungsgewässer durch eine sehr kleinflächige Ausdehnung aus. In den wenigen, mehrere Hektar großen Gewässern sind die *Utricularia*-Vorkommen entweder durch einen hochwüchsigen Röhrichtgürtel vom zentralen Wasserkörper getrennt oder aber sie beschränken sich auf kleinere, windgeschützte Buchten, die sich durch eine vergleichsweise geringe Wellenbewegung charakterisieren. Offenbar stellen die Wasserströmung und der Wellenschlag für die filigran gebauten Utricularien beträchtliche Störfaktoren dar, die ihrer Etablierung in Seen entgegenstehen.

Die *Utricularia*-Arten unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Fähigkeit zur Besiedlung sehr seichter Litoralzonen. Hier zeigt sich, dass die **Erdsprossen** tragenden Arten *Utricularia minor*, *U. intermedia* und *U. stygia* sowohl in den tieferen als auch in den sehr flachen, im Sommer gelegentlich austrocknenden Gewässern vorkommen können. Das Vorhandensein von Erdsprossen führt bei diesen Arten während der Niedrigwasserphasen zu einer rhizophytischen Besiedlung des Sedimentes und bedeutet einen relativen Austrocknungsschutz, so dass die Gefahr einer vollständigen Populationsauslöschung in den Siedlungsgewässern vermindert wird. Im Unterschied dazu sind *Utricularia australis* und *Utricularia vulgaris* stärker an permanent Wasser führende Standorte gebunden. Besonders anschaulich stellt sich die Einnischung der im Geestrandmoor Ochsenweide vorkommenden *Utricularia*-Arten dar. Während dort *Utricularia vulgaris* die bis zu 2 m tie-

fen Torfstichgewässer besiedelt, kommen *Utricularia minor* und *Utricularia intermedia* nur in den wenige Dezimeter tiefen Telmen und Schlenkengewässern vor.

7.2. Gewässertrophie

In der Gesamtbetrachtung der hier vorliegenden gewässeranalytischen Ergebnisse einschließlich der Literaturdaten weist der Vergleich der von *Utricularia minor*, *U. australis* und *U. vulgaris* besiedelten Standorte zum Teil auf deutliche Unterschiede hin (vgl. Kap. 5.5, Tab. 7). Dies trifft unter anderem auf die durch den **pH-Wert** wiedergegebene Protonenkonzentration zu, von der die Löslichkeit des für die Photoassimilation benötigten Kohlendioxides abhängt. Vor allem die Gegenüberstellung der pH-Wert-Minima der jeweiligen Gewässer zeigt, dass *Utricularia minor* in den sehr sauren Gewässern bei pH-Werten von 3,8 zu siedeln vermag, während *Utricularia vulgaris* nur in basenreicheren Gewässern, deren pH-Wert über 5,2 liegt, vorkommt. *Utricularia australis* nimmt mit minimalen pH-Werten von bis zu pH 4,6 eine intermediäre Stellung zwischen beiden Arten ein. Die Standorte der Arten *Utricularia intermedia* und *Utricularia stygia* sind nach den Analysen von SCHMIDT (1995) mit Minima von bis zu pH 4,0 bzw. pH 4,3 etwas basenreicher als die von *Utricularia minor* besiedelten Gewässer.

Als Ursache für die zum Teil ausgeprägte Intoleranz von Hydrophyten gegenüber sauren Milieubedingungen wird von ARTS et al. (1990) eine Aluminium-Freisetzung aus dem Sediment in einem für das Pflanzenwachstum toxischen Konzentrationsbereich diskutiert. Dies kann von MAESSEN et al. (1992) am Beispiel wurzelnder Hydrophyten nicht bestätigt werden, sondern sie vermuten eine direkte Schädigung der Pflanzen infolge der Protonenladung des umgebenden Wassers. Neben dieser Möglichkeit kommt bei den *Utricularia*-Arten auch eine Wachstumslimitierung durch den **Kohlendioxidgehalt** des Wassers in Frage, da sie als mesopleustophytisch siedelnde Arten sich nicht die Kohlenstoffquellen des Interstitialwassers sowie der Atmosphäre erschließen können. So besitzen die *Utricularia*-Arten bei pH-Werten von kleiner als pH 4, abgesehen von der Aufnahmemöglichkeit von Kohlenstoffverbindungen über die „quadrifids“ der Fangblase, nur die Option im Wasser gelöstes Kohlendioxid aufzunehmen. Die Differenzierung der *Utricularia*-Arten deutet hier auf artspezifische Toleranzgrenzen hin, deren Ursache vermutlich in der unterschiedlichen physiologischen Konstitution der Arten besteht, Kohlendioxid zu assimilieren. So zeigen von MOELLER (1978) durchgeführte Untersuchungen zur Kohlendioxid-Aufnahme, dass die an saure Silikatgewässer gebundene nordamerikanische Art *Utricularia purpurea* nicht über die Möglichkeit der Bicarbonatspaltung verfügt und demnach ihren Bedarf über die Assimilation von freiem, d.h. nicht an Carbonate gebundenem Kohlendioxid, dessen Löslichkeit bei pH 4 am größten ist, abdeckt. Im Vergleich hierzu belegen die von KOSIBA (1992a, 1992b) am Beispiel von *Utricularia vulgaris* durchgeführten Kulturversuche, die sowohl mit als auch ohne Zooplankton-Zugabe erfolgten, dass die Art bei einem pH-Wert bis zu 3,6 noch wachsen kann. Ihr mit Abstand größtes Wachstum weist die Art aber im neutralen Gewässermilieu auf. Diese Analysen deuten darauf hin, dass *Utricularia vulgaris* auf Grund fehlender ökophysiologischer Adaption im extrem sauren Milieu keine optimalen Wachstumsbedingungen vorfindet. Sie ist damit gegenüber besser angepassten Arten konkurrenzuntenlegen, woraus das Fehlen der Art in dystrophen Gewässern resultiert. Im Unterschied dazu ist *Utricularia minor* offenbar gut an niedrige pH-Werte adaptiert, so dass sie extrem saure Standorte besiedeln kann.

Bezüglich der maximalen in den Siedlungsgewässern gemessenen pH-Werte differenzieren sich die *Utricularia*-Arten in der überregionalen Betrachtung ihrer Standorte nicht

signifikant voneinander (vgl. Tab. 7). Alle untersuchten *Utricularia*-Arten kommen noch in leicht alkalischen Gewässern vor, so dass hinsichtlich der Gewässerazidität beim Vergleich der Arten die ökologische Amplitude von *Utricularia minor* am weitesten, die von *Utricularia vulgaris* am engsten ist. Das ökologische Optimum von *Utricularia minor* liegt in den Gewässern der pleistozänen Sandlandschaft im sauren Milieu, was in den vorliegenden Untersuchungen auch in ihrem schwerpunktmäßigen Vorkommen in Torfstichgewässern zum Ausdruck kommt. Dagegen treten sowohl *Utricularia australis* als auch *Utricularia vulgaris* im Untersuchungsgebiet wesentlich häufiger in Teichen und Weihern sowie in Drainagegräben auf. Der Optimalbereich dieser Arten liegt im Untersuchungsgebiet in den Gewässern mit schwach saurer bzw. neutraler Reaktion (s. Abb. 32). Die gebietsmodifizierte Reaktionszahl kann somit von *Utricularia australis* auf R_{G5} und von *Utricularia vulgaris* auf R_{G7} festgelegt werden. *Utricularia minor* weist dagegen die gebietsmodifizierte Zeigerzahl von R_{G3} auf.

Der Vergleich der Standortansprüche von *Utricularia minor*, *U. australis* und *U. vulgaris* hinsichtlich der ernährungsökologisch wichtigen Stoffe **Ammonium**, **Nitrat**, **Phosphat** und **Kalium** zeigt, dass die Arten in dys- und oligotrophen Gewässern siedeln können (s. Kap. 5.5.). Die Unterschiede zwischen den *Utricularia*-Arten sind beim Vergleich der gemessenen Minimalkonzentrationen sehr gering. Dies kann auf Grund der Daten von PIETSCH (1976, 1977), DIERSSEN & DIERSSEN (1984), VAHLE (1990b), SCHMIDT (1995) und

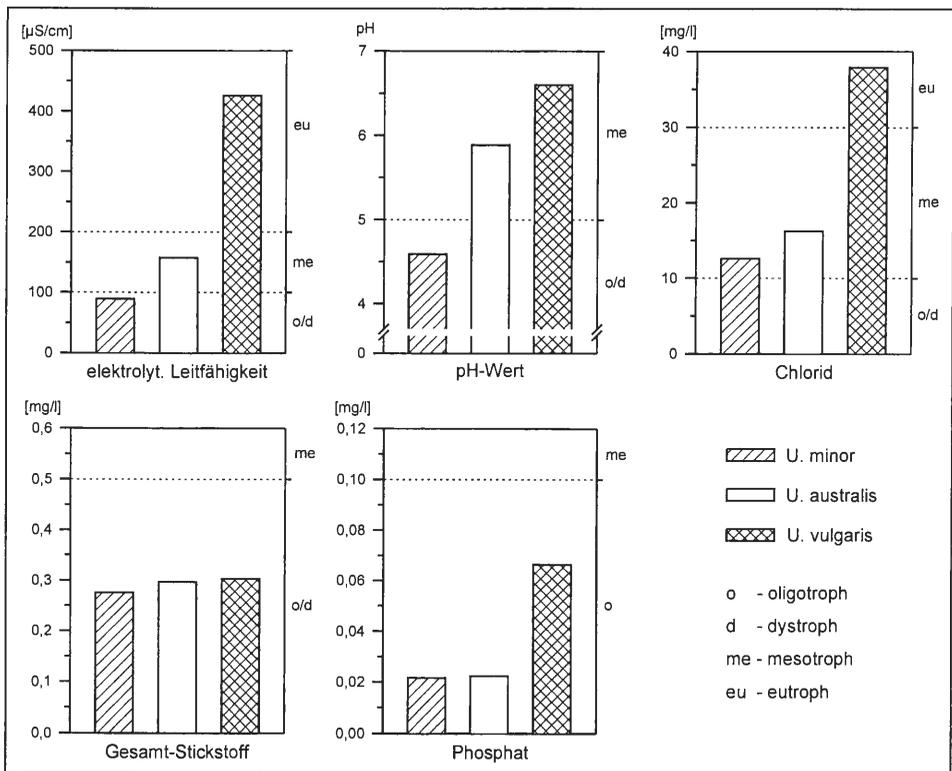


Abb. 32: Zusammenfassender Vergleich der Standortansprüche von *Utricularia minor*, *U. australis* und *U. vulgaris* im Untersuchungsgebiet anhand trophiebestimmender Parameter (Darstellung der Zentralwerte der Gesamtverteilung; Grenzwerte der Trophiestufen verändert nach ELLENBERG 1996 und POTT 1996).

DIERSSEN (1996b) auch für die im Untersuchungsgebiet nur in jeweils einem Gewässer bzw. mehreren zusammenhängenden Teilgewässern vorkommenden Arten *Utricularia stygia* und *Utricularia intermedia* angenommen werden.

Die *Utricularia*-Arten unterscheiden sich, wie bereits dargestellt, hinsichtlich ihrer Fähigkeit an sauren, hydrogencarbonatfreien Standorten zu siedeln. Danach zeigt sich, dass *Utricularia minor* als einzige der untersuchten Arten in der Lage ist, bei pH-Werten von niedriger als pH 4 dauerhafte Bestände auszubilden. Obwohl diese Werte noch in dem für ombrotrophe Hochmoorgewässer charakteristischen pH-Bereich von pH 3,5 bis 4,0 liegen, tritt *Utricularia minor* nicht in typischen Hochmoorgewässern auf, wie den Literaturdaten übereinstimmend zu entnehmen ist (z.B. JONAS 1935, MÜLLER 1968, 1973, OVERBECK 1975, PIETSCH 1977, DIERSSEN & DIERSSEN 1984, HARTMANN 1987). Offenbar ist dort der Gehalt an trophisch wirksamen Verbindungen zu gering, als dass eine dauerhafte Etablierung von *Utricularia minor*-Beständen möglich wäre. Die Art kommt dagegen nur in den randlich gelegenen, an die zentralen Hochmoorflächen angrenzenden Zwischenmooren sowie in den nach Moordrainierung und Abtorfung entstandenen Sekundär-gewässern vor. Diese Gewässer sind im Vergleich zu den ausschließlich regenwasserge-speisten Hochmoorgewässern deutlich nährstoffreicher. *Utricularia minor* kann damit als minerotraphente Art gewertet werden, die als Folge des zu geringen Nährstoffangebotes an ombrotrophen Standorten nicht auftritt.

Auch die weiteren untersuchten *Utricularia*-Arten kommen an diesen extrem nährstoffarmen Standorten nicht vor und sind somit als Mineralbodenwasser anzeigende Arten zu betrachten. Mit dem Fehlen von *Utricularia vulgaris* in den stark sauren Gewässern ist allerdings anzunehmen, dass der dominierende, wachstumslimitierende Faktor dieser Art die in Hochmoorgewässern ausgeprägte Hydrogencarbonatarmut ist bzw. diese durch unzureichende physiologische Adaption zur Aufnahme von gelöstem Kohlendioxid nicht kompensiert werden kann. Die Bindung von *Utricularia vulgaris* an minerotrophe Standorte ist hier nicht von der Bindung an hydrogencarbonathaltige Standorte zu trennen.

Die **ökologischen Optima** der Arten *Utricularia minor*, *U. australis* und *U. vulgaris* stehen bei der Beurteilung der spezifischen standörtlichen Einnischung der Arten im Zentrum der Betrachtungen. Im Gesamtvergleich der *Utricularia*-Arten zeigt sich, dass ihre Siedlungsgewässer weitgehend stickstoff- und phosphatarmer Milieubedingungen aufweisen (Abb. 32, Kap. 5.5.). Damit liegt der Optimalbereich der Arten bezüglich dieser Parameter nahe der unteren Toleranzgrenze. Zwischen den Arten bestehen aber dennoch leichte Unterschiede. So zeichnet sich *Utricularia minor* durch vergleichsweise niedrigere, *Utricularia vulgaris* durch höhere Nitrat-, Nitrit- und auch Phosphatgehalte in den Gewässern aus. Auf eine wesentlich deutlichere Differenzierung der Arten weist die Betrachtung des Elektrolytgehaltes hin, der vor allem auf den Gehalt an **Alkali-** und **Erdalkaliionen** sowie an **Chlorid** und **Sulfat** zurückzuführen ist. Während hinsichtlich dieser Parameter der ökologische Optimalbereich von *Utricularia minor* in dem für dystrophe und silikatoligotrophe Gewässer bzw. der von *Utricularia australis* in dem für mesotrophe Gewässer charakteristischen Bereich liegt, kennzeichnet sich der Großteil der *Utricularia vulgaris*-Gewässer durch elektrolytreichere, eutrophe Milieubedingungen.

Bemerkenswert ist, dass in den *Utricularia*-Gewässern die maximalen festgestellten Konzentrationen der einzelnen untersuchten Gewässerparameter beträchtlich über den mittleren Konzentrationen liegen. Das heißt, dass sich die ökologischen Optima der Arten deutlich von den oberen ökologischen Toleranzgrenzen unterscheiden. Hier stellt sich die Frage nach der physiologischen Konstitution der Arten in einem Milieu zu wachsen, dessen Nährstoffgehalt den am Standort festgestellten Optimalbereich überschreitet. Von Bedeutung ist, ob sich der Biomassezuwachs der Utricularien bei einer Zunahme des Nährstoffgehaltes beträchtlich erhöht oder ob er im wesentlichen nicht mehr zu steigern

ist, wie dies z.B. für die niedrigwüchsigen, gering produktiven Arten mit isoetider Wuchsform von SAND-JENSEN & SØNDERGAARD (1978) und DIERSSEN (1998) beschrieben wird.

Die von KOSIBA (1992a) durchgeführten **Kulturversuche** geben erste Hinweise auf die für das Wachstum von *Utricularia vulgaris* günstigen Nährstoffkonzentrationen. Diesen Untersuchungen zu Folge sind auf der Basis einer Knop'schen Nährlösung die Nitratkonzentrationen bei einem Gehalt von 16,6 mg/l (= 3,75 mg/l NO₃-N) und die Phosphatkonzentrationen bei einem Gehalt von 41,4 mg/l für das Wachstum von *Utricularia vulgaris* optimal. Im Vergleich dazu liegen die in der vorliegenden Gewässeranalyse festgestellten Nitrat- und Phosphatkonzentrationen der mit *Utricularia vulgaris* besiedelten Gewässer deutlich unter den für das Wachstum optimalen Konzentrationen. Eine Ausnahme bilden nur die in einigen Drainagegräben höheren Nitratkonzentrationen, die dort vor allem zu Beginn der Vegetationsperiode gemessen wurden. Die Ergebnisse zeigen in der Gesamtbetrachtung, dass sich die ökologische Amplitude von *Utricularia vulgaris* wesentlich von der physiologischen Amplitude unterscheidet. Offenbar würde die physiologische Konstitution der Art durchaus eine Besiedlung sehr nährstoffreicher Standorte zulassen. Das Fehlen an diesen Standorten ist damit als Folge der interspezifischen Konkurrenz zu deuten.

Für *Utricularia minor*, *U. australis*, *U. intermedia* und *U. stygia* liegen keine Literaturdaten zu den für das Wachstum optimalen Nährstoffkonzentrationen vor. Es ist aber auch bei

Tab. 10: Synökologischer Vergleich der in Nordwestdeutschland häufiger vorkommenden *Utricularia*-Arten.

	<i>Utricularia minor</i>	<i>Utricularia australis</i>	<i>Utricularia vulgaris</i>
syntaxonomische Zuordnung:			
- Assoziation	<i>Sphagno-Utricularietum minoris</i>	<i>Utricularietum neglectae</i>	<i>Lemno-Utricularietum vulgaris</i>
- Klasse	<i>Utricularietea intermedio-minoris</i>	<i>Potamogetonetea pectinati</i>	<i>Potamogetonetea pectinati</i>
besiedelter Gewässertyp:	Torfstichgewässer Teiche u. Weiher	Torfstichgewässer Teiche u. Weiher Drainagegräben	Torfstichgewässer Teiche u. Weiher Drainagegräben
Trophieindikation:	dystrophe Gewässer	dys-mesotrophe Gewässer	mesotrophe Gewässer
synökologische Amplitude:	stenök	schwach euryök	euryök
gebietsmodifizierte Zeigerwerte:			
- Stickstoffzahl	2	3	3
- Reaktionszahl	3	5	7
Nutzen der Carnivorie:	Option zur Besiedlung nährstoffarmer Standorte		
Erdsproßbildung:	Option zur Besiedlung seichter Gewässer	nicht vorhanden	nicht vorhanden
Konkurrenzkraft:	sehr schwach	schwach	schwach

diesen Arten davon auszugehen, dass deren **physiologisches Optimum** deutlich über dem am Standort festgestellten Optimalbereich liegt. Einzelne in den Siedlungsgewässern gemessene Maximalkonzentrationen an trophisch wirksamen Verbindungen weisen hier bereits auf einen weiten Toleranzbereich der Arten hin, der sich, wie bei *Utricularia vulgaris*, von dem standörtlich realisierten Optimalbereich unterscheidet.

Der oben dargestellte Vergleich der *Utricularia*-Arten anhand ihrer physikochemischen Standortansprüche indiziert eine unterschiedlich starke **Einnischung der Arten** in nährstoffarme Gewässer. Während *Utricularia minor* nur in nährstoffarmen Gewässern verbreitet ist, die in ihrem Schwerpunkt als dystroph, zu einem geringeren Teil aber auch als oligotroph zu bezeichnen sind, kommen *Utricularia australis* und vor allem *Utricularia vulgaris* darüber hinaus auch in eutrophen Gewässern vor. Den ökologischen Schwerpunkt bilden bei *Utricularia australis* die dys-mesotrophen, bei *Utricularia vulgaris* die mesotrophen Gewässer. Das heißt, dass hinsichtlich der Nährstoffkonzentrationen der Siedlungsgewässer *Utricularia minor* vergleichsweise stenöke, dagegen *Utricularia australis* und noch ausgeprägter *Utricularia vulgaris* relativ euryöke Standorteigenschaften aufweisen (Tab. 10). Die wenigen zur Verfügung stehenden Daten über die Trophie der Siedlungsgewässer von *Utricularia intermedia* und *Utricularia stygia* deuten hier auf eine intermediäre Stellung zwischen *Utricularia minor* und *Utricularia australis* hin. Den Besiedlungsschwerpunkt bilden hier die dys-mesotrophen Standorte.

7.3. Vergesellschaftung der *Utricularia*-Arten

Die Differenzierung der untersuchten *Utricularia*-Arten anhand ihrer standortökologischen Ansprüche spiegelt sich auch in den Ergebnissen der pflanzensoziologischen Analyse wider. Hier sind es die Indikatoreigenschaften der gesellschaftsdifferenzierenden Arten sowie der begleitenden Kontaktgesellschaften, die auf trophische Unterschiede zwischen den einzelnen, durch die *Utricularia*-Arten charakterisierten Assoziationen hinweisen.

Die Assoziation des *Sphagno-Utricularietum minoris* mit *Utricularia minor* als Charakterart wird durch eine ausgesprochene Artenarmut gekennzeichnet, was in den Vegetationsaufnahmen der untersuchten Gewässer in einer durchschnittlichen Anzahl von 1,6 weiteren Hydrophyten zum Ausdruck kommt. Während es vor allem in den Torfstichgewässern die dystrophe Milieubedingungen indizierenden Arten *Sphagnum denticulatum* und *Sphagnum cuspidatum* sind, treten in den Teichen und Weihern häufiger die dys- bis mesotraphenten *Littorelletea*-Arten *Juncus bulbosus*, *Potamogeton polygonifolius*, *Scirpus fluitans*, *Hypericum elodes*, *Luronium natans* und *Eleocharis multicaulis* auf. Die wenigen in den *Utricularia minor*-Beständen vorkommenden *Potamogetonetea*- und *Lemnetea*-Arten, wie *Potamogeton natans* und *Lemna minor*, weisen eine weite ökologische Amplitude von nährstoffarmen bis nährstoffreichen Standorten auf. Mit dem Auftreten dieser Arten im *Sphagno-Utricularietum minoris* deutet sich bereits ein Übergang zu mesotrophen Milieubedingungen an.

Die Bestände des durch *Utricularia australis* gekennzeichneten *Utricularietum neglectae* sind mit durchschnittlich 2,0 weiteren Arten etwas hydrophytenreicher als die Bestände des *Sphagno-Utricularietum minoris*. Dies geht vor allem auf die Arten *Potamogeton natans*, *Nymphaea alba* und *Lemna minor* in den Vegetationsaufnahmen zurück. In den Teichen und Weihern treten vereinzelt weitere *Potamogetonetea*-Arten hinzu, die ihren ökologischen Schwerpunkt in meso- bis eutrophen Gewässern haben. Die dystrophenten Arten *Sphagnum denticulatum* und *Sphagnum cuspidatum* kennzeichnen dagegen eine auf saure und nährstoffärmere Standorte beschränkte Ausbildung des *Utricularietum neglectae*.

tae. Die Sphagnen kommen allerdings in den Beständen dieser Pflanzengesellschaft in deutlich geringerer Stetigkeit als in den Beständen des *Sphagno-Utricularietum minoris* vor.

Die Bestände des *Lemno-Utricularietum vulgaris* mit *Utricularia vulgaris* als Charakterart zeichnen sich im Mittel durch 2,7 weitere hydrophytische Arten in den Vegetationsaufnahmen aus. Diese im Vergleich zu den bereits genannten Gesellschaften relativ hohe Zahl wird durch das häufige Vorkommen von *Potamogetonetea*- und *Lemnetea*-Arten in den Vegetationsbeständen verursacht. Die verbreitetste Gesellschaftsbildung bildet hier die *Lemna minor*-Ausbildung, in der an dys- bis mesotrophen Standorten *Riccia fluitans*, an nährstoffreicheren Standorten hingegen *Spirodela polyrhiza* auftritt. Mit dem vereinzelt Vorkommen der eutrapernten Arten *Nuphar lutea*, *Elodea nuttallii*, *Ceratophyllum demersum* und *Potamogeton berchtoldii* kennzeichnen sich die nährstoffreichsten Siedlungsgewässer des *Lemno-Utricularietum vulgaris*.

Die untersuchten Bestände des durch *Utricularia intermedia* charakterisierten *Sphagno-Utricularietum intermediae* können im NSG Ochsenweide mit dystraphenten *Sphagnum*-Arten sowie dys- bis mesotrapernten Röhrichtarten im mitteleuropäischen Vergleich als typisch betrachtet werden. Dagegen liegt das *Sphagno-Utricularietum stygiae* mit der Kennart *Utricularia stygia* im NSG Langenbergteich in einer in der Literatur bislang nicht beschriebenen *Sphagnum*-freien Ausbildung vor, in der sowohl dys- bis mesotrapernte *Littorelletea*-Arten als auch meso- bis eutrapernte *Potamogetonetea*-Arten vorkommen. Das stete Auftreten von *Utricularia australis* deutet in diesem Siedlungsgewässer auf ein Übergangsstadium zum *Utricularietum neglectae* hin.

7.4. Konkurrenzkraft der *Utricularia*-Arten

Die Gründe, die zur Einnischung der *Utricularia*-Arten in Gewässer mit unterschiedlicher Trophie bzw. unterschiedlichem Arteninventar führen, stehen in Zusammenhang mit ihrem intra- und interspezifischen Konkurrenzverhalten, das im folgenden näher betrachtet wird.

Während die **nährstoffarmen Gewässer** konkurrenzarme Wuchsorte bieten, die nur von wenigen an diese Lebensräume adaptierten makrophytischen Wasserpflanzen, wie den *Utricularia*-Arten und den Isoetiden, besiedelt werden, ist die Zahl der im eutrophen Milieu vorkommenden, miteinander konkurrierenden Arten ungleich höher. Die Fähigkeit der Utricularien, in nährstoffarmen Gewässern den Mangel an gelösten Nährstoffen durch **carnivore Ernährung** teilweise ausgleichen zu können, bedeutet damit einen Konkurrenzvorteil gegenüber den produktionskräftigeren, eutrapernten Arten, deren Wachstum in diesem Milieu limitiert ist. In den **dystrophen Gewässern** stellen niedrige pH-Werte einen weiteren wachstumsbegrenzenden Faktor dar, der die Zahl der konkurrierenden Arten deutlich einschränkt. Auch unter den *Utricularia*-Arten bestehen in dieser Hinsicht, wie bereits gezeigt, Unterschiede. So kommt zumindest *Utricularia vulgaris* an sehr sauren Standorten nicht mehr vor. Die **eutrophe Standorte** besiedelnden Hydrophyten sind jedoch bei einem Nährstoffüberschuß den Utricularien konkurrenzüberlegen, was in Zusammenhang mit ihrer Fähigkeit zu einer effektiven Stickstoff- und Phosphataufnahme sowie einer raschen Nährstoffallokation steht. Die Carnivorie der Utricularien ist damit im eutrophen Milieu zwar weiterhin für die Nährstoffversorgung von Bedeutung, der Konkurrenzvorteil gegenüber den eutrapernten Arten geht aber verloren. Deren Konkurrenzstärke spiegelt sich hingegen auf sehr vielfältige Weise wider. So können z.B. die wurzelnden Hydrophyten den Nährstoff-Pool des Substrates nutzen. Dem subhydrischen Boden kommt vor allem eine große Bedeutung bei der Phosphatversorgung der Pflanzen

zu, da dieser Nährstoff im Wasser häufig zum limitierenden Faktor für das Pflanzenwachstum wird. Ferner vermindern diejenigen hydrophytischen Arten, deren photosynthetisch aktivsten Organe sich als Schwimmblätter oder als emerse Blätter auf bzw. über der Wasseroberfläche befinden, den Lichteinfall in den Wasserkörper. Für die mesopleustophytisch siedelnden *Utricularia*-Arten kann dies ein beträchtlich geringeres **Lichtangebot** bedeuten. Weiterhin scheint die Lebensstrategie der Utricularien stärker darauf ausgerichtet zu sein, durch pionierhafte Besiedlung offener Wasserflächen dem Konkurrenzdruck immer wieder von neuem ausweichen zu können, als dass die einzelnen Pflanzen sich in mehreren Jahren über eine stete Zunahme der Phytomasse einen Konkurrenzvorteil verschaffen könnten. Dies wird durch den herbstlichen Phytomasseabbau, der mit Ausnahme der Überwinterungsorgane in Form der Turionen vollständig erfolgt, angezeigt.

Neben der direkten Konkurrenz der Utricularien mit Hydrophyten um Nährstoffe und Licht können Eutrophierungen durch Zunahme des **Phytoplanktons** eine Verschiebung der Konkurrenzverhältnisse zugunsten der Schwimmblätter oder emerse Blätter bildenden Arten bewirken. Die Algen zeichnen sich im Vergleich zu den Kormophyten durch einen niedrigeren CO₂-Kompensationspunkt aus, so dass sie nach SAND-JENSEN & MADSEN (1991) noch bei einer geringeren Strahlungsintensität eine positive Stoffbilanz aufweisen. Die durch das Phytoplankton ausgelöste reduzierte Lichtpenetration im Gewässer schwächt vor allem die submersen Hydrophyten und somit auch die Utricularien.

Bemerkenswert sind in diesem Zusammenhang auch die Untersuchungen von WOELKERLING (1976), BOSSERMANN (1983), CANTONATI & CAZZALINI (1995), ULANOWICZ (1995) und CRAFT et al. (1995) zum **Periphyton-Aufwuchs** der Utricularien. Nach ULANOWICZ (1995) zeigt sich, dass in oligotrophen Gewässern das Periphyton durch die Attraktion von Zooplankton einen positiven Einfluss auf das den Utricularien zur Verfügung stehende Nährstoffangebot ausübt. Dadurch erhöht sich die Konkurrenzkraft der *Utricularia*-Arten gegenüber anderen Makrophyten. Im nährstoffreichen Milieu hat hingegen eine dichtere Periphytonschicht eine geringere Photoassimilation der Utricularien zur Folge und führt zur Verringerung von deren Vitalität. Der an oligotrophen Standorten bestehende Konkurrenzvorteil wird unter eutrophen Bedingungen offenbar zu einem Nachteil.

Bislang wurden hinsichtlich der Konkurrenzkraft die allen untersuchten *Utricularia*-Arten gemeinsamen Charakteristika beschrieben, die sie zu den eutraphenten Arten hin abgrenzen. Das unterschiedlich ausgeprägte Potential der einzelnen *Utricularia*-Arten auch die meso- bis eutrophen Gewässer zu besiedeln, deutet aber auf Differenzen in der Konkurrenzkraft der Arten hin. Da der **Phytomasseaufbau** der *Utricularia*-Pflanzen jährlich von den Turionen ausgeht, kann die durchschnittliche, im Laufe der Vegetationsperiode erreichte Größe der einzelnen Arten als ein Maß für ihre Produktionsstärke und im weiteren Sinne auch als Maß ihrer Konkurrenzkraft betrachtet werden. Danach kann *Utricularia minor* als kleinste heimische *Utricularia*-Art auch als konkurrenzschwächste Art bezeichnet werden, die an eutrophen Standorten gegenüber den dort siedelnden Hydrophyten konkurrenzunterlegen ist. *Utricularia vulgaris* besitzt dagegen als wuchskräftigste der untersuchten *Utricularia*-Arten die höchste Produktivität, so dass sie im eutrophen Milieu im Vergleich zu den Arten *Utricularia intermedia* und *Utricularia stygia*, aber auch im Vergleich zu *Utricularia australis* als konkurrenzkräftiger einzustufen ist.

Neben dem dominierenden Faktor der Gewässertrophie, der das Konkurrenzverhalten der *Utricularia*-Arten entscheidend beeinflusst, kann auch die Gewässertiefe bzw. das Vorliegen von sommerlichen Gewässeraustrocknungsphasen eine unterschiedliche Einnischung der Utricularien zur Folge haben. So sind die Erdsprossen tragenden Arten *Utricularia minor*, *U. intermedia* und *U. stygia* in sehr seichten Gewässern gegenüber den Arten *Utricularia australis* und *Utricularia vulgaris* konkurrenzüberlegen. Deren Konkurrenzvorteil besteht hingegen darin sich im eutrophen Milieu eher etablieren zu können.

8. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit werden die Standortansprüche der in Nordwestdeutschland vorkommenden *Utricularia*-Arten sowie der durch sie charakterisierten Pflanzengesellschaften synökologisch beschrieben. Zu diesem Zweck wurden hydrochemische und vegetationskundliche Untersuchungen durchgeführt.

In Nordrhein-Westfalen und Niedersachsen wurde in insgesamt 73 Siedlungsgewässern die Trophie-Indikation von *Utricularia vulgaris* L., *U. australis* R. Brown (Syn. *U. neglecta* Lehmann), *U. intermedia* Hayne, *U. stygia* THOR und *U. minor* L. untersucht.

Im Vordergrund der physikochemischen Analysen standen die trophisch wirksamen Verbindungen Ammonium, Nitrat und Orthophosphat. Zur weiteren Einstufung der Gewässer wurden die Parameter elektrolytische Leitfähigkeit, pH-Wert, organische Substanz, Sauerstoffsättigung, Karbonate, Alkali- und Erdalkalitionen sowie Sulfat und Chlorid in die Untersuchungen einbezogen. Die Vegetation der *Utricularia*-Siedlungsgewässer wurde pflanzensoziologisch aufgenommen, um die im Untersuchungsgebiet typische Artengarnitur der Gesellschaften des *Sphagno-Utricularietum minoris*, des *Sphagno-Utricularietum intermediae*, des *Sphagno-Utricularietum stygiae*, des *Utricularietum neglectae* und des *Lemno-Utricularietum vulgaris* zu erfassen.

Die Analyseergebnisse werden sowohl in einer nach Gewässertypen wie den Torfstichgewässern, den Drainagegräben und den Teichen/Weihern differenzierten Gegenüberstellung der *Utricularia*-Arten als auch in einem alle Untersuchungsgewässer umfassenden Gesamtvergleich diskutiert. Dadurch kann auf die spezifischen Standorteigenschaften der einzelnen Gewässertypen eingegangen werden. Zur Kennzeichnung der zeitlichen Dynamik des Stoffhaushaltes der meist sehr kleinflächigen Siedlungsgewässer der *Utricularien* werden am Beispiel von drei ausgewählten Naturschutzgebieten die physikochemischen Ergebnisse im Jahresverlauf dargestellt und diskutiert.

Die Analyseergebnisse zeigen, dass alle untersuchten *Utricularia*-Arten in elektrolyt- sowie stickstoff- und phosphatarmen Gewässern siedeln können. Dies deutet darauf hin, dass die carnivore Lebensweise der *Utricularien* die Option zur Besiedlung nährstoffarmer und damit konkurrenzarmer Standorte bietet.

Bei dem Vergleich der ökologischen Optimalbereiche zeichnen sich aber Unterschiede zwischen den *Utricularia*-Arten ab. Diese sind hinsichtlich des Elektrolytgehaltes der Siedlungsgewässer besonders deutlich ausgeprägt. So hat *Utricularia minor*, Charakterart des *Sphagno-Utricularietum minoris*, ihren Schwerpunkt in elektrolyt- und nährstoffarmen Gewässern (elektrolyt. Leitfähigkeit: 89 $\mu\text{S}/\text{cm}$, pH-Wert: 4,6). Meist handelt es sich dabei um dystrophe Torfstichgewässer oder Heideweier, in denen nur eine geringe Anzahl an weiteren Hydrophyten wie z.B. *Sphagnum cuspidatum* und *Sphagnum denticulatum* zu siedeln vermag, so dass der Konkurrenzdruck als gering zu betrachten ist. Es wird deutlich, dass *Utricularia minor* im eutrophen Gewässermilieu gegenüber den dort siedelnden produktionskräftigeren, eutrapierten Hydrophyten konkurrenzunterlegen ist und sich dadurch der synökologische Optimalbereich der Art auf saure, nährstoffarme Standorte einengt.

Utricularia australis und vor allem *Utricularia vulgaris* besiedeln die elektrolytreicheren und vergleichsweise stärker eutrophierten Gewässer. Aufgrund ihrer weiten ökologischen Amplitude ist ihre Trophie-Indikation allerdings schwächer einzustufen: während *Utricularia australis* vorwiegend in schwach sauren, mit Nährstoffen angereicherten Torfstichen, Teichen und Weihern auftritt und als dys-mesotraphente Art zu bezeichnen ist (elektrolyt. Leitfähigkeit: 158 $\mu\text{S}/\text{cm}$, pH-Wert: 5,9), kommt *Utricularia vulgaris* meist in kalk- und basenreicheren Teichen vor, die mesotrophe Standorteigenschaften aufweisen (elektrolyt. Leitfähigkeit: 426 $\mu\text{S}/\text{cm}$, pH-Wert: 6,6). Mit steigendem Basen- und Nähr-

stoffgehalt erweitert sich generell das in den Gewässern vorkommende Artenspektrum, so dass der Konkurrenzdruck insgesamt zunimmt. So sind die Bestände des *Utricularietum neglectae* und des *Lemno-Utricularietum vulgaris* im Vergleich zum *Sphagno-Utricularietum minoris* hydrophytenreicher, welches vor allem auf eine Überlagerung durch meso- bis eutraphente *Potamogetonetea*- und *Lemnetea*-Arten zurückgeht. Der Konkurrenzvorteil von *Utricularia australis* und in noch stärkerem Maße von *Utricularia vulgaris* als vergleichsweise wuchskräftigster *Utricularia*-Art besteht darin, auf Grund eines größeren Phytomassezuwachses mit anderen eutraphenten Arten stärker konkurrieren zu können.

Utricularia intermedia und *Utricularia stygia* weisen im mitteleuropäischen Kontext dysmesotrophe, im Vergleich zu *Utricularia minor* aber leicht basenreichere Standortansprüche auf. In den einzigen im Untersuchungsgebiet vorhandenen Siedlungsgewässern von *Utricularia intermedia* deuten die Messergebnisse auf eine dem standörtlichen Optimum der Art entsprechende Gewässertrophie hin. Hingegen stellt das Siedlungsgewässer von *Utricularia stygia* einen ursprünglich nährstoffarmen Heideweiher dar, in dem durch Eutrophierungsprozesse die oligotraphenten Vegetationselemente durch eutraphente ersetzt werden.

In den pleistozänen Quarzsandgebieten Nordwestdeutschlands bestätigt sich mit Ausnahme der Basenansprüche die für Mitteleuropa beschriebene Trophie-Indikation der Arten *Utricularia minor*, *U. australis* und *U. vulgaris*. Bezüglich des pH-Wertes ergeben sich jedoch z.T. deutliche Abweichungen. So zeigt *Utricularia minor* im Untersuchungsgebiet eine engere Bindung an hydrogencarbonatarmer Standorte, und *Utricularia vulgaris* siedelt nicht in stark sauren, sondern eher kalkreicheren Gewässern.

Die in limnischen Ökosystemen weiträumig zu beobachtende Entwicklung von nährstoffarmen hin zu eu- bis hypertrophen Milieubedingungen führt zu einer Verschiebung der Konkurrenzverhältnisse zugunsten produktionskräftiger Pflanzenarten. Die Folge ist ein deutlicher Rückgang der *Utricularia*-Arten im Verlauf natürlicher Sukzessionsvorgänge, der durch anthropogene Grundwasserabsenkungen und Gewässerverfüllungen verstärkt wird. Sekundärgewässer wie beispielsweise Torfstichgewässer, künstlich angelegte Teiche oder Drainagegräben stellen somit auch aus Sicht des Artenschutzes wichtige Refugialstandorte dar, an denen eine pionierartige Besiedlung mit *Utricularia*-Arten erfolgen kann.

9. Literaturverzeichnis

- ANSCHÜTZ, I. & GESSNER, F. (1954): Der Ionenaustausch bei Torfmoosen (*Sphagnum*). - Flora **141**: 178-236.
- ANT, H. (1971): Die Gewässertypen Westfalens. - Naturk. Westf. **7**(3): 73-84.
- ARBER, A. (1920): Water plants: a study of aquatic angiosperms. - Cambridge.
- ARTS, G.H.P., ROELOFS J.-G.M. & DE LYON, M.J.H. (1990): Differential tolerance among soft-water macrophyte species to acidification. - Can. Journ. of Botany **68**: 2127-2134.
- BARKMAN, J.J., DOING, H. & SEGAL, S. (1964): Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. - Acta Bot. Neerl. **13**: 394-419.
- BERTRAM, R. (1988): Pflanzengesellschaften der Torfstiche nordniedersächsischer Moore und die Abhängigkeit dieser Vegetationseinheiten von der Wasserqualität. - Diss. Bot. **126**, 192 S.
- BEUG, J. (1995): Die Vegetation nordwestdeutscher Auengewässer - pflanzensoziologische und standortkundliche Untersuchungen im Ems-, Aller- und Leinetal. - Abh. Westf. Mus. Naturk. Münster **57**(2/3), 106 S.

- BEUG, J. & POTT, R. (1992): Die Vegetation von Stillgewässern der Emsaue zwischen Rheine und Meppen. - *Natur u. Heimat* **52**(3): 71-96.
- BOSSERMANN, R.W. (1983): Elemental composition of *Utricularia* and periphyton ecosystems from Okefenokee Swamp U.S.A. - *Ecology* **64**(6): 1637-1645.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. - 3. Aufl., 865 S., Wien.
- BREHM, K. (1970): Kationenaustausch bei Hochmoorsphagnen: Die Wirkung von an den Austausch gebundenen Kationen in Kulturversuchen. - *Beitr. z. Biol. Pflanz.* **47**: 91-116.
- BRISTOW, J.M. & WHITCOMBE, M. (1971): The role of roots in the nutrition of aquatic vascular plants. - *Am. Journ. of Botany* **58**(1): 8-13.
- BUDDE, H. (1942): Die Algenflora Westfalens und der angrenzenden Gebiete. - *Decheniana Festschrift* **101** AB: 131-214.
- BURRICHTER, E. (1969): Das Zwillbrocker Venn, Westmünsterland, in moor- und vegetationskundlicher Sicht. - *Abh. Landesmus. Naturk. Münster* **31**(1): 1-60.
- CANTONATI, M. & CAZZALINI, O. (1993): Periphyton animale di *Utricularia vulgaris* L. (Lentibulariaceae) e metaphyton in una torbiera alcalina. - *Atti della Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* **134**: 214-226.
- CARSTENSEN, U. (1955): Laichkrautgesellschaften an Kleingewässern Schleswig-Holsteins. - *Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst.* **27**(2): 144-170.
- CASPER, S.J. (1967a): Die Gattung *Utricularia* L. (Lentibulariaceae) in Mecklenburg, Brandenburg und Sachsen-Anhalt. - *Limnologica* **5**(3): 167-196.
- CASPER, S.J. (1967b): Die Gattung *Utricularia* L. (Lentibulariaceae) im thüring-sächsischen Raume. - *Limnologica* **5**(1): 81-104.
- CASPER, S.J. (1974): Lentibulariaceae. - In: HEGI, G.: *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, 2. Aufl., **6**(1): 506-550, München.
- CASPER, S.J. & MANITZ, H. (1975): Beiträge zur Taxonomie und Chorologie der mitteleuropäischen *Utricularia*-Arten - Androsporogenese, Chromosomenzahlen und Pollenmorphologie. - *Fedd. Repert.* **86**(4): 211-232.
- CASPER, S.J. & KRAUSCH, H.-D. (1980): Pteridophyta und Anthophyta 1. Teil. - In: ETTL, H., GERLOFF, J. & HEYNIG, H. (ed.): *Süßwasserflora von Mitteleuropa* **23**, 403 S., Stuttgart, New York.
- CASPER, S.J. & KRAUSCH, H.-D. (1981): Pteridophyta und Anthophyta 2. Teil. - In: ETTL, H., GERLOFF, J. & HEYNIG, H. (ed.): *Süßwasserflora von Mitteleuropa* **24**, 540 S., Stuttgart, New York.
- CASPERS, G., JORDAN, H., MERKT, J., MEYER, K.-D., MÜLLER, H. & STREIF, H. (1995): Niedersachsen. - In: BENDA, L.: *Das Quartär Deutschlands*: 23-58, Berlin, Stuttgart.
- CHASE, M.W. et al. (1993): Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcl*. - *Ann. Missouri Bot. Gard.* **80**: 528-580.
- CRAFT, C.B., VYMAZAL, J. & RICHARDSON, C.J. (1995): Response of everglades plant communities to nitrogen and phosphorus additions. - *Wetlands* **15**: 258-271.
- DARWIN, C. (1989): Insectivorous plants - Reprint of the second edition (1888), revised by F. Darwin. - In: BARRETT, P.H. & FREEMAN, R.B.: *The works of Charles Darwin* **24**, 345 S.
- DEV (1994): Deutsches Einheitsverfahren zur Wasser-, Abwasser- und Schlammuntersuchung. - Fachgruppe Wasserchemie in der Gesellschaft Dt. Chemiker in Gemeinschaft mit dem Normenausschuß Wasserwesen (NAW) im DIN Dt. Institut für Normung e.V. (ed.), Band I-V, 30. Lieferung, Berlin, Wien, Zürich.
- DIERSCHKE, H. (1988): Zur Benennung zentraler Syntaxa ohne eigene Kenn- und Trennarten. - *Tuexenia* **8**: 381-382.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. - 1. Aufl., 683 S., Stuttgart.
- DIERSCHKE, H. & TÜXEN, R. (1975): Die Vegetation des Langholter- und Rhauer Meeres und seiner Randgebiete. - *Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N.F.* **18**: 157-202.
- DIERSSEN, K. (1973): Die Vegetation des Gildehauser Venns (Kreis Grafschaft Bentheim). - *Beih. Ber. Naturhist. Ges.* **8**, 116 S.
- DIERSSEN, K. (1975): *Littorelletea uniflorae*. - In: TÜXEN, R.: *Prodomus der europäischen Pflanzengesellschaften*, Lfg. 2, 149 S., Vaduz.
- DIERSSEN, K. (1990): Einführung in die Pflanzensoziologie. - 214 S., Darmstadt.
- DIERSSEN, K. (1996a): Bestimmungsschlüssel der Torfmoose in Norddeutschland. - *Mitt. Arbeitsgem. Geobot. Schlesw.-Holst. u. Hamburg* **50**, 86 S.
- DIERSSEN, K. (1996b): *Vegetation Nordeuropas*. - 836 S., Stuttgart.
- DIERSSEN, K. (1998): Die Isoetiden-Story: Oligotrophe Gewässer, Anpassungen der Isoetiden und Veränderungen der Standorte in der jüngsten Zeit. - In: URBAN, K. & ROMAHN, K.S.: *Schutz und Erhaltung nährstoffarmer Stillgewässer am Beispiel des Wollingster Sees*. - *Mitt. Arbeitsgem.*

- Geobot. Schlesw.-Holst. u. Hamburg **57**: 53-66.
- DIERSSEN, B. & DIERSSEN, K. (1984): Vegetation und Flora der Schwarzwaldmoore. - Beih. Veröff. Naturschutz u. Landschaftspf. Bad.-Württ. **39**, 512 S.
- DIERSSEN, K., v. GLAHN, H., HÄRDLE, W., HÖPER, H., MIERWALD, U., SCHRAUTZER, J. & WOLF, A. (1988): Rote Liste der Pflanzengesellschaften Schleswig-Holsteins. - 2. Aufl., Schr. Landesamt Naturschutz u. Landschaftspf. Schlesw.-Holst. **6**, 157 S.
- DOLL, R. (1991): Die Pflanzengesellschaften der stehenden Gewässer in Mecklenburg-Vorpommern, Teil I. 2./3. - Fedd. Repert. **102**(3/4): 199-317.
- ELLENBERG, H. (1973): Ökosystemforschung. - 280 S., Berlin, Heidelberg.
- ELLENBERG, H. (1978): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. - 981 S., Stuttgart.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. - 5. Aufl., 1096 S., Stuttgart.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULISSEN, D. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa - 2. Aufl., Script. Geobot. **18**, 258 S., Göttingen.
- FELDMANN, R. (1977): Das Projekt „Kartierung von Kleingewässern in Westfalen“. - Mitt. Landesanstalt f. Ökologie, Landschaftsentwicklung u. Forstplanung, Nordrhein-Westfalen **3**(7): 178-181.
- FUJALKOWSKI, D. (1960): Szata roślinna jezior Leczynsko-Włodawskich i przylegających do nich torfowisk. - Ann. Univ. Mariae-Curie-Sklodowska Lublin sectio B **14**(3): 131-206.
- FINERAN, B.A. & GILBERTSON, J.M. (1980): Application of lanthanum and uranyl salts as tracers to demonstrate apoplastic pathways for transport in glands of the carnivorous plant *Utricularia monanthos*. - European Journ. of Cell Biology **23**: 66-72.
- FINERAN, B.A. (1985): Glandular trichomes in *Utricularia*: a review of their structure and function. - Israel Journ. of Botany **34**: 295-330.
- FISCHER, W.R. (1984): Ein Vorschlag zur Klassifizierung rezenter Unterwasserböden von Flüssen auf ökologischer Grundlage. - Arch. f. Hydrobiol. **100**: 371-384.
- FLINTROP, TH. & GREGOR, TH. (1998): *Utricularia minor* s.l. (*Utricularia bremii* Heer, *U. minor* L.) im Buntsandsteinvorland der Rhön. - Hess. Florist. Briefe **47**(4): 70-72.
- FRAHM, J.P. & FREY, W. (1992): Moosflora. - 3. Aufl., 528 S., Stuttgart.
- FRANKE, T. (1986): Pflanzengesellschaften der Fränkischen Teichlandschaft. - Ber. Naturf. Ges. Bamberg **61**(2), I-VII, 192 S.
- FRIDAY, L. & QUARMBY, C. (1994): Uptake and translocation of prey-derived ¹⁵N and ³²P in *Utricularia vulgaris* L. - New Phytologist **126**: 273-281.
- GARVE, E. (1993): Rote Liste der gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. - Informationsd. Natursch. Nieders. **13**(1): 1-37.
- GARVE, E. (1994): Atlas der gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. - Natursch. u. Landschaftspf. Nieders. **30**(2): 479-895.
- GARVE, E. (1998): Neues und Bemerkenswertes zur Flora von Celle. - Florist. Notizen Lüneburger Heide **6**: 2-10.
- GESSNER, F. (1932): Schwankungen im Chemismus kleiner Gewässer in ihrer Beziehung zur Pflanzenassimilation. - Arch. f. Hydrobiol. **24**: 590-602.
- GLÜCK, H. (1906): Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfpflanzgewächse. Zweiter Teil: Untersuchungen über die mitteleuropäischen *Utricularia*-Arten. - 256 S., Jena.
- HARDER, R. (1970): *Utricularia* als Objekt für Heterotrophieuntersuchungen bei Blütenpflanzen (Wechselwirkung von Saccharose und Acetat). - Zeitschr. f. Pflanzenphysiologie **63**: 181-184.
- HARMS, S. (1999): Prey selection in three species of the carnivorous aquatic plant *Utricularia* (bladderwort). - Arch. f. Hydrobiol. **146**(4): 449-470.
- HARTMANN, A. (1987): Die Vegetation der oligotrophen Gewässer, Übergangs- und Hochmoore im Emsland. - Diss. Univ. Münster, 291 S., Münster.
- HARTMANN, W. (1967): Untersuchungen zur Wachstumsruhe in den Turionen von *Utricularia minor* L., *Hydrocharis morsus ranae* L. und *Stratiotes aloides* L. - Ber. deutsch. bot. Ges. **80**(1): 61-68.
- HARTOG DEN, C. & SEGAL, S. (1964): A new classification of the water-plant communities. - Acta Bot. Neerl. **13**: 367-393.
- HAUEPLER, H. & SCHOENFELDER, P. (1988): Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik. - 768 S., Stuttgart.
- HESLOP-HARRISON, Y. (1978): Carnivorous plants. - Scientific American, February: 104-115.

- HILBIG, W. (1971): Übersicht über die Pflanzengesellschaften des südlichen Teiles der DDR - I. Die Wasserpflanzengesellschaften. - *Hercynia* **8**(1): 4-33.
- HOFFMEISTER, J. (1937): Die Klimakreise Niedersachsens. - Wirtschaftswiss. Ges. z. Studium Niedersachs., Reihe B, 16.
- HOFMANN, K. (1998): Die Sukzession des Heidewiehers und der Heidekolke im Naturschutzgebiet „Heiliges Meer“, Westfalen, in Abhängigkeit von den Trophiebedingungen. - In: URBAN, K. & ROMAHN K.S.: Schutz und Erhaltung nährstoffarmer Stillgewässer am Beispiel des Wollingster Sees. - Mitt. Arbeitsgem. Geobot. Schlesw.-Holst. u. Hamburg **57**: 91-93.
- HOLTAN, H., KAMP-NIELSEN, L. & STUANES, A.O. (1988): Phosphorus in soil, water and sediment. - *Hydrobiologia* **170**: 19-34.
- HÖLL, K. (1986): Wasser: Untersuchung, Beurteilung, Aufbereitung, Chemie, Bakteriologie, Biologie. - 7. Aufl., 592 S., Berlin.
- HÖPPNER, H. (1915): Die Utricularien Westfalens. - **43**. Jahresbericht des Westfälischen Provinzial-Vereins für Wissenschaft und Kunst für 1914/1915, Botanische Sektion, 54-75, Münster.
- HÜTTER, L.A. (1994): Wasser und Wasseruntersuchung. - 6. Aufl., 516 S., Frankfurt a.M., Salzburg.
- JESCHKE, L. (1963): Die Wasser- und Sumpflvegetation im Naturschutzgebiet „Ostufer der Müritz“. - *Limnologia* **1**(5): 475-545.
- JANIESCH, P. (1991): Ecophysiological adaptations of higher plants in natural communities to waterlogging. - In: ROZEMA, J. & VERKLEIJ, J.A.C. (ed.): Ecological responses to environmental stresses, *Tasks for vegetation science* **22**: 50-60.
- JONAS, F. (1932): Der Hammrich. Die Vegetationseinheiten eines Flachmoores an der Unterems. - *Fedd. Repert. Beih.* **71A**, 99 S.
- JONAS, F. (1935): Die Vegetation der Hochmoore am Nordhümmling. 1. Bd. - *Fedd. Repert. Beih.*, **78**(1), 143 S.
- JUNG, W. (1934): Beobachtungen an der Moor-Thekamöbe *Bullinula indica* Penard. - *Abh. Westf. Provinzial-Mus. f. Naturk. Münster* **5**: 9-16.
- JUNIPER, B.E., ROBINS, R.J. & JOEL, D.M. (1989): The carnivorous plants. - 353 S., Oxford.
- KAPLAN, K. (1992): Farn- und Blütenpflanzen nährstoffarmer Feuchtbiopte. - *Metelener Schriften. f. Natursch.* **3**, 112 S.
- KATENHUSEN, O. (1996): Das Fimbartal - Pflanzensoziologische Untersuchungen in einem zentralalpinen Tal zwischen Silvrettamassiv und Unterengadiner Fenster (subalpine und alpine Stufe). - *Diss. Univ. Hannover, Inst. f. Geobot.*, 214 S., Hannover.
- KATWIJK, M.M. VAN & ROELOFS, J.G.M. (1988): Vegetaties van waterplanten in relatie tot het milieu. - *Afdeling Aquat. Oecologie, Faculteit der Wiskunde en Natuurwetensch. Kathol. Univ. Nijmegen*, 99 S., Nijmegen.
- KLEINSTEUBER, A. (1996): *Lentibulariaceae*. Fettkrautgewächse, Wasserschlauchgewächse. - In: SEBALD, O., SEYBOLD, S., PHILIPPI, G., & WÖRZ, A.: Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Spezieller Teil (Spermatophyta, Unterklasse Asteridae) **5**: 398-416, Stuttgart.
- KLEINSTEUBER, A. & WOLF, T. (1993): *Utricularia stygia* und *Hammarbya paludosa* am Blausee bei Vogt/Kreis Ravensburg. - *Carolina* **51**: 107-108.
- KNIGHT, S.E. & FROST, T.M. (1991): Bladder control in *Utricularia macrorhiza*: Lake-specific variation in plant investment in carnivory. - *Ecology* **72**: 728-734.
- KOSIBA, P. (1992a): Studies on the ecology of *Utricularia vulgaris* L. I. Ecological differentiation of *Utricularia vulgaris* L. population affected by chemical factors of the habitat. - *Ekologia Polska* **40**: 147-192.
- KOSIBA, P. (1992b): Studies on the ecology of *Utricularia vulgaris* L. II. Physical, chemical and biotic factors and the growth of *Utricularia vulgaris* L. in cultures in vitro. - *Ekologia Polska* **40**: 193-212.
- KRAUSCH, H.-D. (1964a): Die Pflanzengesellschaften des Stechlinsee-Gebietes - I. Die Gesellschaften des offenen Wassers. - *Limnologia* **2**(2): 145-203.
- KRAUSCH, H.-D. (1964b): Die Pflanzengesellschaften des Stechlinsee-Gebietes - II. Röhrichte und Großseggenesellschaften, *Phragmitetea*. - *Limnologia* **2**(4): 423-482.
- KRAUSE, W. (1997): Charales (Charophyceae). - In: ETTL, H.; GERLOFF, J.; HEYNIG, H.; MOLLENHAUER, D. (ed.): Süßwasserflora von Mitteleuropa **18**, 202 S., Stuttgart, New York.
- KRISTEN, U. (1974): Feinstruktur und Entwicklung der äußeren Fangblasendrüsen von *Utricularia minor* L. - *Cytobiol.* **9**(3): 321-330.
- KÜHLMANN, D. (1960): Zur Frage der räumlichen und zeitlichen Verteilung von Sauerstoff und anderen chemischen Faktoren in kleinen Gewässern. - *Gerlands Beitr. Geophys.* **69**: 294-319.

- KÜSTER, E. (1990): Mikrobiologie von Moor und Torf. - In: GÖTTLICH, K.: Moor- und Torfkunde, 3. Aufl.: 262-271, Stuttgart.
- LAMPERT, W. & SOMMER, U. (1993): Limnoökologie. - 440 S., Stuttgart, New York.
- LANDOLT, E. (1986): The family of *Lemnaceae* - a monographic study. Vol.I. - Veröff. Geobot. Inst. ETH, **71**, 566 S.
- LANDOLT, E. (1998): Anatomy of the *Lemnaceae* (duckweeds). - In: CARLQUIST, S.; CUTLER, D.F.; FINK, S.; OZENDA, P.; ROTH, I.; ZIEGLER, H.: Extreme adaptations in angiospermous hydrophytes, *Encyclopedia of plant anatomy* **13**(4), 127 S., Berlin, Stuttgart.
- LANDWEHR, J. (1984): Nieuwe Atlas Nederlandse Bladmossen. - 568 S., Zutphen.
- LANG, W. & WOLFF, P. (1993): Flora der Pfalz. Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen für die Pfalz und ihre Randgebiete. - Veröff. Pfälz. Ges. Förd. Wiss. Speyer **85**, 444 S.
- LANGE, B. (1982): Key to northern boreal and arctic species of *Sphagnum*, based on characteristics of the stem leaves. - *Lindbergia* **8**: 1-29.
- LIND, F. (1995): The flora of Ostergotland, second edition: additions and corrections. - *Svensk Botanisk Tidskrift* **89**: 151-164.
- LLOYD, F.E. (1942): The carnivorous plants. - *Chronica Botanica*, **9**, New York.
- LUDWIG, G. & SCHNITTLER, M. (1996): Rote Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands. - *Schriftenr. f. Vegetationsk.* **28**, 744 S.
- LUTHER, H. (1951): Verbreitung und Ökologie der höheren Wasserpflanzen im Brackwasser der Ekenäs-Gegend in Südfinnland. - *Acta Botanica Fennica* **49/50**, 369 S.
- LÜTTGE, U. (1983): Ecophysiology of carnivorous plants. - in: LANGE, O.L., NOBEL, P.S., OSMOND, C.B., & ZEIGLER, H.: *Physiological plant ecology III*, **12C**: 489-517 Berlin.
- MAESSEN, M., ROELOFS, J.-G.M., BELLEMAKERS, M.J.S. & VERHEGEN, G.M. (1992): The effects of aluminium, aluminium/calcium ratios and pH on aquatic plants from poorly buffered environments. - *Aquatic Botany* **43**: 115-127.
- MAIER, R. (1973): Das Austreiben der Turionen von *Utricularia vulgaris* L. nach verschieden langen Perioden der Austrocknung. - *Flora* **162**: 269-283.
- MALME, L. (1975): En plantensosiologisk undersøkelse av vann- og sumpvegetasjon i Møre og Romsdal. - *K. norske Vidensk. Selsk. Mus. Miscnea* **22**, 30 S.
- MANEGOLD, F.J. (1977): Pflanzengesellschaften des Naturschutzgebietes „Langenbergteich“ Kreis Paderborn. - *Ber. Nat. Ver. Bielefeld u. Umgebung* **23**: 121-143.
- MEIERHÖFER, H. (1902): Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der *Utricularia*-Blasen. - *Flora* **90**: 84-113.
- MEISEL, S. (1959a): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 98 Detmold. - *Geographische Landesaufnahme 1:200000 - Naturräumliche Gliederung Deutschlands*, 40 S., 1 Karte, Bad Godesberg.
- MEISEL, S. (1959b): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 72 Nienburg-Weser. - *Geographische Landesaufnahme 1:200000 - Naturräumliche Gliederung Deutschlands*, 29 S., 1 Karte, Bad Godesberg.
- MEISEL, S. (1959c): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 85 Minden. - *Geographische Landesaufnahme 1:200000 - Naturräumliche Gliederung Deutschlands*, 50 S., 1 Karte, Bad Godesberg.
- MEISEL, S. (1960a): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 37 Celle. - *Geographische Landesaufnahme 1:200000 - Naturräumliche Gliederung Deutschlands*, 37 S., 1 Karte, Bad Godesberg.
- MEISEL, S. (1960b): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 86 Hannover. - *Geographische Landesaufnahme 1:200000 - Naturräumliche Gliederung Deutschlands*, 60 S., 1 Karte, Bad Godesberg.
- MEISEL, S. (1961a): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 37/38 Wilhelmshaven-Norden. - *Geographische Landesaufnahme 1:200000 - Naturräumliche Gliederung Deutschlands*, 1 Karte, Bad Godesberg.
- MEISEL, S. (1961b): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 83/84 Osnabrück-Bentheim. - *Geographische Landesaufnahme 1:200000 - Naturräumliche Gliederung Deutschlands*, 66 S., 1 Karte, Bad Godesberg.
- MEISEL, S. (1964): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 57 Hamburg-Süd. - *Geographische Landesaufnahme 1:200000 - Naturräumliche Gliederung Deutschlands*, 1 Karte, Bad Godesberg.
- MELZER, A. (1976): Makrophytische Wasserpflanzen als Indikatoren des Gewässerzustandes oberbayerischer Seen. - *Diss. Bot.* **34**, 195 S.
- Melzer, A. (1980): Ökophysiologische Aspekte der N-Ernährung submerser Wasserpflanzen. - *Verhandl. Gesell. f. Ökologie* **8**: 357-362.

- MEUSEL, J., JÄGER, E. & WEINERT, E. (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora - Karten. - 2: 259-421, Jena.
- MEYERS, D.G. & STRICKLER, J.R. (1979): Capture enhancement in a carnivorous aquatic plant: function of antennae and bristles in *Utricularia vulgaris*. - Science **203**(9): 1022-1025.
- MIERWALD, U. (1988): Die Vegetation der Kleingewässer landwirtschaftlich genutzter Flächen. Eine pflanzensoziologische Studie aus Schleswig-Holstein. - Mitt. Arbeitsgem. Geobot. Schlesw.-Holst. u. Hamburg **39**, 286 S.
- MOELLER, R.E. (1978): Carbon uptake by submerged hydrophyte *Utricularia purpurea*. - Aquatic Botany **5**: 209-216.
- MÜLLER-WESTERMEIER, G. (1996): Klimadaten von Deutschland, Zeitraum 1961-1990. - Deutscher Wetterdienst, 431 S., Offenbach.
- MÜLLER-WILLE, W. (1966): Bodenplastik und Naturräume Westfalens. - Spieker **14**, 302 S.
- MÜLLER, K. (1973): Ökologische und vegetationskundliche Untersuchungen an Niedermoorpflanzen-Standorten des ombrotrophen Moores unter besonderer Berücksichtigung seiner Kolke und Seen in NW-Deutschland. - Beitr. z. Biol. Pflanzen **49**: 147-235.
- MÜLLER, Th. (1977): Klasse: *Lemnetea* R.Tx. 55 (*Lemnetea minoris*). in: OBERDORFER, E.: Süddeutsche Pflanzengesellschaften Teil I: Fels- und Mauergesellschaften, alpine Fluren, Wasser-, Verlandungs- und Moorgesellschaften. - 2. Aufl., 67-77, Jena.
- MÜLLER, Th. & GÖRS, S. (1960): Pflanzengesellschaften stehender Gewässer in Baden-Württemberg. - Beitr. z. naturk. Forschung i. Südwestdeutschland **19**(1): 60-100.
- NAUMANN, E. (1921): Einige Grundlinien der regionalen Limnologie. - Lunds Universitets Arsskrift N.F. **17**(8).
- NICHOLS, D.S. & KEENEY, D.R. (1976): Nitrogen nutrient of *Myriophyllum spicatum*: uptake and translocation of ¹⁵N by shoots and roots. - Freshwater Biology **6**: 145-154.
- OBERDORFER, E. (1957): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. - Pflanzensoziologie **10**, 564 S., Jena.
- OBERDORFER, E. (1980): Neue Entwicklungen und Strömungen in der pflanzensoziologischen Systematik. - Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. **22**: 11-18.
- OBERDORFER, E. (1994): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. - 7. Aufl., 1050 S., Stuttgart.
- OBERDORFER, E. & DIERSSEN, K. (1977): Klasse: *Utricularietea intermedio-minoris* Den Hartog et Segal 64 em. Pietsch 65. - In: OBERDORFER, E.: Süddeutsche Pflanzengesellschaften Teil I: Fels- und Mauergesellschaften, alpine Fluren, Wasser-, Verlandungs- und Moorgesellschaften - 2. Aufl., 193-198, Jena.
- OREBAMJO, T.O. & STEWART, G.R. (1975): Ammonium inactivation of nitrate reductase in *Lemna minor* L. - Planta **122**: 37-44.
- OTTO, A. (1981): Gewässertypologie und Gewässerschutz. - Berichte ü. Landwirtschaft, N.F. Sonderheft **197**: 196-204.
- OTTO, Ch. (1999): Effects of prey and turion size on the growth and turion production of the carnivorous bladderwort, *Utricularia vulgaris* L. - Arch. f. Hydrobiol. **145**(4): 469-478.
- OVERBECK, F. (1975): Botanisch-geologische Moorkunde. - 719 S., Neumünster.
- PARDEY, A. (1992): Vegetationsentwicklung kleinflächiger Sekundärgewässer. Untersuchungen zur Flora, Vegetation und Sukzession von Kleingewässeranlagen unter Berücksichtigung der Standortverhältnisse in Norddeutschland. - Diss. Bot. **195**, 178 S.
- PASSARGE, H. (1961): Beobachtungen über Pflanzengesellschaften der Moore im Bezirk Gdansk (Danzig). - Fedd. Repert. Beih. **138**: 233-250.
- PASSARGE, H. (1964): Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes. I. - Pflanzensoziologie **13**, 324 S., Jena.
- PASSARGE, H. (1965): Zur Frage der Probeflächenwahl bei Gesellschaftskomplexen im Bereich der Wasser- und Verlandungsvegetation. - Fedd. Repert. Beih. **142**: 203-208.
- PASSARGE, H. (1982): Hydrophyten-Vegetationsaufnahmen. - Tuexenia **2**: 13-21.
- PASSARGE, H. (1996): Pflanzengesellschaften Nordostdeutschlands - I. Hydro- und Therophytosa. - 298 S., Berlin, Stuttgart.
- PIETSCH, W. (1965): *Utricularietea intermedio-minoris* class. nov. - ein Beitrag zur Klassifizierung der europäischen Wasserschlauch-Gesellschaften. - Ber. Arbeitsgem. sächs. Botaniker N.F. **5/6**(1): 227-231.
- PIETSCH, W. (1972): Ausgewählte Beispiele für Indikatoreigenschaften höherer Wasserpflanzen. - Arch. Natursch. u. Landschaftsforschung **12**(2): 121-151.
- PIETSCH, W. (1975): Zur Soziologie und Ökologie der Kleinwasserschlauch-Gesellschaften Brandenburgs. - Gleditschia **3**: 147-163.

- PIETSCH, W. (1976): Vegetationsentwicklung und wasserchemische Faktoren in Moorgewässern verschiedener Naturschutzgebiete der DDR. - Arch. Natursh. u. Landschaftsforschung **16**: 1-43.
- PIETSCH, W. (1977): Beitrag zur Soziologie und Ökologie der europäischen *Littorelletea*- und *Utricularietea*-Gesellschaften. - Fedd. Repert. **88**(3): 141-245.
- POTT, R. (1980): Die Wasser- und Sumpfvvegetation eutropher Gewässer in der Westfälischen Bucht - Pflanzensoziologische und hydrochemische Untersuchungen. - Abh. Westf. Mus. f. Naturk. Münster **42**(2), 156 S.
- POTT, R. (1982): *Littorelletea*-Gesellschaften in der Westfälischen Bucht. - Tuexenia **2**: 31-45.
- POTT, R. (1983): Die Vegetationsabfolgen unterschiedlicher Gewässertypen Nordwestdeutschlands und ihre Abhängigkeit vom Nährstoffgehalt des Wassers. - Phytocoenologia **11**(3): 407-430.
- POTT, R. (1990): Grundzüge der Typologie, Genese und Ökologie von Fließgewässern Nordwestdeutschlands. - Natur- u. Landschaftsk. **26**: 25-32.
- POTT, R. (1992): Entwicklung der Kulturlandschaft in Nordwestdeutschland. - Zeitschr. Univ. Hannover **1**: 3-48.
- POTT, R. (1995): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. - 2. Aufl., 622 S., Stuttgart.
- POTT, R. (1996): Biotoypen - Schützenswerte Lebensräume Deutschlands und angrenzender Regionen. - 448 S., Stuttgart.
- POTT, R. (1999): Nordwestdeutsches Tiefland zwischen Ems und Weser - mit 9 Exkursionen. - 256 S., Stuttgart.
- POTT, R. (ed.) (2000): Ökosystemanalyse des Naturschutzgebietes „Heiliges Meer“ (Kreis Steinfurt / Nordrhein-Westfalen) - Interaktionen zwischen Still- und Fließgewässern, Grundwasser und Vegetation sowie Landnutzung und Naturschutz - Abh. Westf. Mus. f. Naturk. Münster **62**(Beiheft), 397 S.
- POTT, R., PUST, J. & HOFMANN, K. (1996): Trophiedifferenzierungen von Stillgewässern im Naturschutzgebiet „Heiliges Meer“ und deren Auswirkungen auf die Vegetation - erste Ergebnisse. - Abh. Westf. Mus. f. Naturk. Münster **58**(2), 60 S.
- POTT, R., PUST, J. & HAGEMANN, B. (1998): Methodische Standards bei der vegetationsökologischen Analyse von Stillgewässern - dargestellt am Großen Heiligen Meer in den Untersuchungsjahren von 1992-1997. - Abh. Westf. Mus. f. Naturk. Münster **60**(2): 53-110.
- PRINGSHEIM, E.G. & PRINGSHEIM, O. (1962): Axenic Culture of *Utricularia*. - Am. Journ. of Botany **49**: 898-901.
- PUST, J. (1993): Erste Ergebnisse zur Untersuchung der Grundwasserverhältnisse im Naturschutzgebiet „Heiliges Meer“ (Kreis Steinfurt). - Abh. Westf. Mus. f. Naturk. Münster **55**(2), 80 S.
- RAABE, E.-W. (1979): Zur Kenntnis der Utricularien in Schleswig-Holstein und Hamburg. - Kiel. Notiz. z. Pflanzenk. Schlesw.-Holst. **11**(2): 21-37.
- RAABE, U., FOERSTER, E., SCHUMACHER, W. & WOLFF-STRAUB, R. (1996): Florenliste von Nordrhein-Westfalen. - Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten / Landesamt für Agrarordnung NRW (ed.), LÖBF-Schriftenreihe **10**, Recklinghausen.
- REICHELT, G. & WILMANN, O. (1973): Vegetationsgeographie. Praktische Arbeitsweisen. - 212 S., Braunschweig.
- REMY, D. (1993): Pflanzensoziologische und standortkundliche Untersuchungen an Fließgewässern Nordwestdeutschlands. - Abh. Westf. Mus. f. Naturk. Münster **55**(3), 118 S.
- ROESCHMANN, G. (1971): Die Böden der nordwestdeutschen Geest-Landschaft. - Mitt. Deutsch. Bodenkundlich. Gesellsch. **13**: 151-231.
- ROESCHMANN, G., GROSSE-BRAUCKMANN, G., KUNTZE, H., BLANKENBURG, J. & TÜXEN, J. (1993): Vorschläge zur Erweiterung der Bodensystematik der Moore. - Geologisches Jahrbuch **F29**: 3-49.
- ROTHMALER, W., HANDKE, H.H., PANKOW, H. & SCHUBERT, R. (1990): Exkursionsflora Teil 4, Kritischer Band. - Volk und Wissen (ed.), 8. Aufl., 811 S., Berlin.
- RUNGE, F. (1967): Weitere Änderungen der Flora des Naturschutzgebietes „Heiliges Meer“ bei Hopsten. - Natur u. Heimat **27**(3): 129-135.
- RUNGE, F. (1985): Weitere Änderungen der Flora des Naturschutzgebietes „Heiliges Meer“ bei Hopsten II. - Natur u. Heimat **45**(2): 47-53.
- RUNGE, F. (1990): Die Flora Westfalens. - 3. Aufl., 589 S., Münster.
- RUNGE, F. (1991): Die Pflanzengesellschaften des Naturschutzgebietes „Heiliges Meer“ und ihre Änderungen in den letzten 90 Jahren. - Beiheft. Natur u. Heimat **51**, 89 S.
- RUTTNER, F. (1962): Grundriß der Limnologie. - 3. Aufl., 332 S., Berlin.
- RYDER, R.A. (1982): The morpho-edaphic index - use, abuse and fundamental concepts. - Transactions of the American Fisheries Society **111**: 154-164.

- SACHS, L. (1997): Angewandte Statistik - Anwendung statistischer Methoden. - 877 S., Berlin, Heidelberg.
- SAMUEL, R., PINSKER, W. & EHRENDORFER, F. (1995): Electrophoretic analysis of genetic variation within and between populations of *Quercus cerris*, *Q. pubescens*, *Q. petraea* and *Q. robur* (*Fagaceae*) from eastern Austria. - *Botanica Acta* **108**: 290-299.
- SAND-JENSEN, K. & SØNDERGAARD, M. (1978): Growth and production of isoetids in oligotrophic Lake Kalgaard, Denmark. - *Verh. Int. Ver. Limnol.* **20**: 659-66.
- SAND-JENSEN, K. & MADSEN, T.V. (1991): Minimum light requirements of submerged freshwater macrophytes in laboratory growth experiments. - *Journ. Ecology* **79**: 749-764.
- SASAGO, A. & SIBAOKA, T. (1985a): Water extrusion in the trap bladders of *Utricularia vulgaris*. I. A possible pathway of water across the bladder wall. - *The Botanical Magazine* **98**: 55-66.
- SASAGO, A. & SIBAOKA, T. (1985b): Water extrusion in the trap bladders of *Utricularia vulgaris*. II. A possible mechanism of water outflow. - *The Botanical Magazine* **98**: 113-124.
- SCHAMINÉE, J.H.J., WEEDA, E.J. & WESTHOFF, V. (1995): De Vegetatie van Nederland. Deel 2. Plantengemeenschappen van wateren, moerassen en natte heiden. - 360 S., Uppsala, Leiden.
- SCHEFFER, B. (1977): Stickstoff- und Phosphorverlagerung in nordwestdeutschen Niederungsböden und Gewässerbelastung. - *Geologisches Jahrbuch* **4**: 203-243.
- SCHEFFER, F. & SCHACHTSCHABEL, P. (1998): Lehrbuch der Bodenkunde. - 14. Aufl., 494 S., Stuttgart.
- SCHMIDT, B. (1995): Vergesellschaftung und Synökologie von *Utricularia stygia* im Fetzach-Taufach-Moor (Kreis Ravensburg) - ein neuer Fundort für Württemberg. - *Jh. Ges. Naturk. Württemberg* **151**: 375-384.
- SCHUMACHER, A. (1937): Floristisch-soziologische Beobachtungen in Hochmooren des südlichen Schwarzwaldes. - *Beitr. z. naturkundl. Forsch. Südwestdeutschland* **2**(2): 221-283.
- SCHWABE-BRAUN, A. & TÜXEN, R. (1981): *Lemnetea minoris*. Prodomus Europäischer Pflanzengesellschaften. - In: TÜXEN, R.: Prodomus der europäischen Pflanzengesellschaften Lfg. 4, 141 S., Vaduz.
- SCHWOERBEL, J. (1993): Einführung in die Limnologie. - 7. Aufl., 269 S., Stuttgart.
- SCULTHORPE, D. (1967): The biology of aquatic vascular plants. - 610 S., London.
- SEEDORF, H.H. & MEYER, H.-H. (1992): Landeskunde Niedersachsen - Natur- und Kulturgeschichte eines Bundeslandes. - **1**, 517 S., Neumünster.
- SEITZ, B. & JENTSCH, H. (1999): Rückgang von Farn- und Blütenpflanzen im Biosphärenreservat Spreewald. - *Natursch. u. Landschaftspf. Brandenburg* **8**(1): 13-24.
- SOÓ, R. (1928): Geobotanische Monographie von Koložsvár. - *Mitt. Komm. Heimatk.* **4**, Budapest.
- SOÓ, R. (1957): Systematische Übersicht der pannonischen Pflanzengesellschaften. I. - *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **3**: 316-373.
- SORENSEN, D.R. & JACKSON, W.T. (1968): The utilization of *Paramecia* by carnivorous plant *Utricularia gibba*. - *Planta* **83**: 166-170.
- STENBERG, L. (1995): Floristika observationer i Norrbotten 1994. - *Svensk Botanisk Tidskrift* **89**: 45-50.
- STÖCKLIN, J. (1992): Umwelt, Morphologie und Wachstumsmuster klonaler Pflanzen - eine Übersicht. - *Botanica Helvetica* **102**: 3-21.
- STRAHLER, A.N. (1964): Quantitative geomorphology of drainage basins and channel networks. - In: CHOW, V.T.: *Handbook of applied hydrology* 4/39-4/76, New York.
- STRÄSSER, M. (1993): Klimadiagramme und Klimadaten von Deutschland - Temperatur und Niederschlag im Zeitraum 1951-1980. - *Duisburger Geograph. Arbeit.* **10**, 125 S.
- SYDENHAM, P.H. & FINDLAY, G.P. (1973): The rapid movement of the bladder of *Utricularia* sp. - *Australian Journ. of Biological sciences* **26**: 1115-1126.
- TAYLOR, P. (1972): *Utricularia* L. - In: TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGESS, N.A., MOORE, D.M., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M., & WEBB, D.A.: *Flora Europaea* 3, 296-297, Cambridge.
- TAYLOR, P. (1989): The genus *Utricularia* - a taxonomic monograph. - *Kew Bulletin Additional Series* (14 HMSO) -XI + 724 S., London.
- TEMLITZ, K. (1991): Geologie und Paläogeographie. - *Geographisch-landeskundlicher Atlas von Westfalen*. Lfg. 6, Doppelblatt 2, 62 S., Münster.
- THIENEMANN, A. (1925): Die Binnengewässer Mitteleuropas. - **1**, 255 S., Stuttgart.
- THOR, G. (1987): Sumpfläddra, *Utricularia stygia*, en ny svensk art. - *Svensk Botanisk Tidskrift* **81**: 273-280.
- THOR, G. (1988): The genus *Utricularia* in the Nordic countries, with special emphasis on *U. stygia* and *U. ochroleuca*. - *Nordic Journ. of Botany* **8**(3): 213-225.

- TRUESDALE, G.A., DOWNING, A.L. & LOWDEN, G.F. (1955): The solubility of oxygen in pure water and seawater. - Journ. Appl. Chem. **5**: 53-62.
- Tüxen, R. (1974): Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. - 2. Aufl., 1. Lfg., 207 S., Lehre.
- ULANOWICZ, R.E. (1995): *Utricularia*'s secret: The advantage of positive feedback in oligotrophic environments. - Ecological Modelling **79**: 49-57.
- VAHLE, H.-C. (1990a): Armleuchteralgen (*Characeae*) in Niedersachsen und Bremen - Verbreitung, Gefährdung und Schutz. - Informationsd. Natursch. Nieders. **10**(5): 85-130.
- VAHLE, H.-C. (1990b): *Utricularieta intermedio-minoris* - Zwergwasserschlauch-Gesellschaften. - In: PREISING, E.: Die Pflanzengesellschaften Niedersachsens - Bestandsentwicklung, Gefährdung und Schutzprobleme. - Natursch. u. Landschaftspf. Nieders. **20**(8): 129-133.
- VAHLE, H.-C. & PREISING, E. (1990): *Potametea* - Laichkraut- und Seerosengesellschaften. - In: PREISING, E.: Die Pflanzengesellschaften Niedersachsens - Bestandsentwicklung, Gefährdung und Schutzprobleme. Wasser- und Sumpfpflanzengesellschaften des Süßwassers. - Natursch. u. Landschaftspf. Nieders. **20**(8): 101-128.
- VERBÜCHELN, G., HINTERLANG, D., PARDEY, A., POTT, R., RAABE, U. & WEYER, K. VAN DE (1995): Rote Liste der Pflanzengesellschaften in Nordrhein-Westfalen. - Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten / Landesamt für Agrarordnung NRW (ed.). - LÖBF-Schriftenreihe **5**, 318 S., Recklinghausen.
- VERHOEVEN, J.-T.A., BELTMAN, B. & DE-CALUWE, H. (1996): Changes in plant biomass in fens in the Vechtplassen area, as related to nutrient enrichment. - Netherl. Journ. of Aquatic Ecology **30**: 227-237.
- VINTÉJOUX, C. (1974): Ultrastructural and cytochemical observations on the digestive glands of *Utricularia neglecta* L. (*Lentibulariaceae*). Distribution of protease and acid phosphatase activities. - Portugaliae Acta Biologica Series A **14**: 463-471.
- VÖLKSEN, G. (1984): Die Lüneburger Heide - Entstehung und Wandel einer Kulturlandschaft. - Aktuelle Themen zur niedersächsischen Landeskunde **3**, 52 S., Göttingen.
- WAGERINGEL, U. & REMY, D. (1997): Bedeutung von Gräben als Refugialbereich für Wasser- und Sumpfvvegetation in einer landwirtschaftlich intensiv genutzten Seenniederung. - Dt. Gesell. f. Limnologie - Tagungsbericht 1996: 497-501.
- WALLNÖFER, S. (1993): *Utricularieta intermedio-minoris*. - In: GRABHERR, G. & MUCINA, L.: Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil II: 182-187, Jena.
- WEBER-OLDECOP, D.W. (1970): Wasserpflanzengesellschaften im östlichen Niedersachsen (I.). - Int. Rev. ges. Hydrobiol. **55**(6): 913-967.
- WEBER, H.E. (1978): Vegetation des Naturschutzgebietes Balksee und Randmoore (Kreis Cuxhaven). - Natursch. u. Landschaftspf. Nieders. **9**, 167 S.
- WEBER, H.E. (1995): Flora von Südwest-Niedersachsen und dem benachbarten Westfalen. - 770 S., Osnabrück.
- WEEDA, E.J., WESTRA, R., WESTRA, C. & WESTRA, T. (1988): Nederlandse oecologische Flora, wilde planten en hun relaties **3**. - IVN, 302 S., Amsterdam.
- WEINERT, M. (1999): Hydrogeologie, Hydrochemie und Isotopenhydrologie des Naturschutzgebietes „Heiliges Meer“ (Recke / Nordrhein-Westfalen). - Diss. Univ. Münster, 189 S., 149 S. Anhang, Münster.
- WEINERT, M., REMY, D. & LÖHNERT, E.P. (1998): Hydrogeologie der Gewässerlandschaft „Heiliges Meer“ bei Hopsten (Nordrhein-Westfalen, Norddeutschland) - erste Ergebnisse. - Abh. Westf. Mus. f. Naturk. Münster **60**(2): 13-52.
- WETZEL, R.G. (1983): Limnology. - 2. Aufl., 860 S., Philadelphia.
- WEYER, K. VAN DE (1997): Untersuchungen zur Biologie und Ökologie von *Potamogeton polygonifolius* Pourr. im Niederrheinischen Tiefland. - Diss. Bot. **278**, 178 S.
- WIEGLEB, G. (1978): Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen hydrochemischen Umweltfaktoren und Makrophytenvegetation in stehenden Gewässern. - Arch. f. Hydrobiol. **83**(4): 443-484.
- WIEGLEB, G. (1980): Kleingewässer - Erläuterungen und Definitionen. - Inf. Natursch. Landschaftspf. **2**: 82-92.
- WIEGLEB, G. (1981): Probleme der syntaxonomischen Gliederung der *Potametea*. - Ber. Int. Symp. I.V.V.: Syntaxonomie, 207-249, Vaduz.
- WIEGLEB, G. & TODESKINO, D. (1985): Der biologische Lebenszyklus von *Potamogeton alpinus* und dessen Bedeutung für das Vorkommen der Art. - Verh. Gesell. f. Ökologie **13**: 191-198.

- WIEGLEB, G. & BRUX, H. (1991): Comparison of life-history characters of broad-leaved species of the genus *Potamogeton* L. - Aquatic Botany **39**: 131-146.
- WIJK, R.J. VAN & VERBEEK, P.J.M. (1986): De smalbladige Fonteinkruidsoorten in Nederland, Herkenning en Oecologie. - Wetensch. Mededel. Kon. Nederl. Natuurhist. Ver. **177**: 1-37.
- WILMANN, O. (1993): Ökologische Pflanzensoziologie. - 5. Aufl., 479 S., Heidelberg, Wiesbaden.
- WINSTON, R.D. & GORHAM, P.R. (1979): Turions and dormancy states in *Utricularia vulgaris*. - Can. Journ. of Botany **57**: 2740-2749.
- WITTIG, R. (1980): Die geschützten Moore und oligotrophen Gewässer der Westfälischen Bucht. - Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung NRW, Schriftenreihe LÖLF **5**, 228 S.
- WITTIG, R. & ESSER, B. (1986): Die *Utricularia*-Arten der Westfälischen Bucht. - Natur u. Heimat **46**(3): 85-89.
- WITTIG, R. & ESSER, B. (1991): Vergesellschaftung und Standortansprüche von *Utricularia*-Arten in Westfalen. - Acta biol. Benrodis **3**: 139-154.
- WOELKERLING, W.J. (1976): Wisconsin Desmids I. Aufwuchs and plankton communities of selected acid bogs, alkaline bogs, and closed bogs. - Hydrobiologia **48**(3): 209-232.
- WOLFF-STRAUB, R., BANK-SIGNON, I., DINTER, W., FOERSTER, E., KUTZELNIGG, H., LIENENBECKER, H., PATZKE, E., POTT, R., RAABE, U., RUNGE, F., SAVELSBERGH, E. & SCHUMACHER, W. (1986): Rote Liste der in Nordrhein-Westfalen gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen. - Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung NRW, Schriftenreihe LÖLF **4**: 41-82.
- ZIDORN, C.-H.W. (1996): First record of *Utricularia stygia* THOR in Austria. - Berichte Naturw.-Med. Ver. Innsbruck **83**: 331-334.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Klaus Hofmann, Institut für Geobotanik der Universität Hannover, Nienburgerstr. 17, D-30167 Hannover

Tab. I: Verzeichnis der untersuchten *Utricularia*-Gewässer: jeder *Utricularia*-Art werden die einzelnen Siedlungsgewässer mit Probennummer und jeweiliger Gewässertypisierung zugeordnet (physikochemisch analysierte Gewässer sind zusätzlich durch Buchstaben gekennzeichnet)

<i>Utricularia</i> -Art:	Gewässertyp:	Nummer der Gewässer:	Lage / Kurzbezeichnung der Gewässer:
<i>U. minor</i>	Torfstichgewässer	1	NSG Ammeloer Venn
		4 a-b	NSG Amtsvenn
		5	NSG Gildehauser Venn
		23 a	Dudenser Moor
		24 a-c	NSG Helstorfer Moor
		25 b-i	NSG Otternhagener Moor
		26	NSG Bissendorfer Moor
		27 b	NSG Altwarmbüchener Moor
		32	NSG Lichtenmoor
		42	NSG Böhmetal bei Huckenrieth
	43 c	NSG Ochsenweide	
	Teich / Weiher	2 a	NSG Lüntener Fischteich
		12 a	Lohner Sand bei Hanekenfähr
		16 f	NSG Heiliges Meer
		35 a-d	Meiße Süd
		36 a-b	Gut Sunder bei Meißendorf
40 a		NSG Heideflächen Mittleres Lüßplateau	
<i>U. australis</i>	Torfstichgewässer	14 a	Moor bei Rheine
		17 a-b	NSG Vallenmoor
		21 a	Neues Moor bei Husum
		27 a-b	NSG Altwarmbüchener Moor
	Teich / Weiher	3 a-b	Blutfeld bei Wüllen
		6	Achterberg bei Gildehaus
		7 a	Bentheimer Berg
		8 a	NSG Hanfteich
		9 a-b	NSG Langenbergteich
		10 a	Lescheder Feld
		13 a	Große Aa bei Bramsche
		15 a-d	NSG Knollmanns Meerkott
		16 d-e	NSG Heiliges Meer
		18 a	NSG Weißes Moor
		22 a	Grinderwald bei Husum
		29 a	Ahltener Wald Nord
		31	NSG In den sieben Bergeteilen
		33 a-c	NSG Rodewalder Lichtenheide
		34	Meiße Nord
		35 b-d	Meiße Süd
		36 b	Gut Sunder bei Meißendorf
		38	NSG Schweinebruch
	39	Buchholzberg bei Groß Hehlen	
	41 a	Ohe an der Sothrieth	
	Drainagegraben	11 a-b	Bernter Moor
		33 d-f	NSG Rodewalder Lichtenheide
<i>U. vulgaris</i>	Torstichgewässer	43 a-b	NSG Ochsenweide
	Teich / Weiher	25 a	NSG Otternhagener Moor
		28 a	Ahltener Wald West
		30 a-c	Ahltener Wald Ost
		37 a-b	Allertal bei Celle
	Drainagegraben	19 a	Südbach bei Rehburg
		20 a	Nordbach bei Rehburg
37 c-d		Allertal bei Celle	
<i>U. intermedia</i>	Torstichgewässer	43 b-c	NSG Ochsenweide
<i>U. stygia</i>	Teich / Weiher	9 a	NSG Langenbergteich

Tab. II: Physikochemische Analyseergebnisse (arithmetisches Mittel der Messwerte der einzelnen Untersuchungsgewässer)

Gewässer-Nummer	Anzahl der Beprobungen	Sauerstoffsättigung [%]		Leitfähigkeit [$\mu\text{S}/\text{cm}$]	Sulfat [mg/l]	Ammonium [mg/l]	Nitrat [mg/l]	Nitrit [$\mu\text{g}/\text{l}$]	Phosphat [mg/l]	Eisen [mg/l]	Organische Substanz [mg/l]	Chlorid [mg/l]	Calcium [mg/l]	Magnesium [mg/l]	Natrium [mg/l]	Kalium [mg/l]
		pH-Wert														
2 a	4	98	6,2	111	17,1	0,01	0,14	< 1	0,004	0,1	41	18,8	6,9	2,1	7,6	2,5
3 a	4	75	4,8	57	4,9	0,03	0,61	< 1	0,020	1,1	171	10,4	1,6	0,7	3,3	3,9
3 b	4	66	6,0	58	4,4	0,63	0,38	< 1	0,019	0,7	106	7,9	3,3	0,7	3,1	2,7
4 a	5	22	4,4	76	6,3	0,01	1,30	< 1	0,081	1,8	338	12,6	2,0	1,7	5,2	1,3
4 b	3	19	4,5	70	9,1	0,01	1,33	< 1	0,117	2,0	365	12,3	2,2	1,5	5,1	2,2
7 a	4	37	6,9	479	153,1	0,87	0,87	97	0,047	0,9	41	16,0	35,1	22,6	10,5	5,0
8 a	4	98	4,8	37	4,4	0,02	0,68	< 1	0,017	0,3	69	7,1	0,3	0,5	3,5	2,8
9 a	5	49	7,1	381	95,9	0,34	1,05	26	0,020	0,6	38	22,9	55,3	2,8	10,7	12,6
9 b	8	76	6,9	235	29,6	0,11	0,48	16	0,021	0,4	51	20,4	27,7	1,8	9,8	7,7
10 a	5	102	6,6	154	13,5	0,22	0,23	7	0,014	0,7	44	25,9	6,5	2,7	15,9	6,0
11 a	5	115	6,1	344	47,0	0,11	30,78	47	0,017	0,6	51	37,2	20,4	6,9	20,2	13,6
11 b	5	117	5,7	424	41,6	0,14	41,47	25	0,012	0,8	76	54,0	25,0	7,7	21,5	19,7
12 a	5	34	4,9	99	6,2	0,11	0,83	< 1	0,067	1,6	236	14,6	2,2	1,3	5,9	11,8
13 a	5	63	6,2	193	35,2	0,67	0,45	16	0,011	0,4	24	23,4	9,1	5,1	11,7	4,4
14 a	5	84	6,1	88	14,1	0,90	0,52	10	0,017	0,9	121	11,4	4,8	1,9	4,6	3,0
15 a	12	49	6,6	335	36	0,22	0,19	< 1	0,109	4,0	45	39,2	30,1	4,7	16,8	4,9
15 b	12	80	6,4	301	52	0,20	0,42	< 1	0,016	3,8	42	35,1	23,7	5,2	15,2	6,3
15 c	9	51	6,1	232	23	0,01	0,54	2	0,011	4,0	129	22,1	25,3	3,3	7,3	8,5
15 d	8	54	5,5	139	10	0,13	1,06	2	0,028	10,9	238	16,5	10,2	1,5	4,5	5,9
16 a	18	94	4,4	71	11,2	1,76	0,82	0	0,012	0,4	76	7,0	2,5	0,7	2,8	0,6
16 b	23	79	5,4	78	12,1	0,13	0,57	6	0,011	0,2	67	12,2	4,5	0,9	5,5	1,8
16 c	23	29	5,7	135	11,9	2,42	0,54	3	0,036	0,6	184	21,1	3,7	1,5	8,9	6,7
16 d	23	91	4,6	70	8,8	0,51	0,45	0	0,023	0,3	105	9,4	2,3	0,8	4,1	1,9
16 e	23	68	4,8	56	5,2	1,45	0,60	0	0,020	1,1	202	9,8	0,9	0,5	3,4	2,8
16 f	5	67	4,7	148	35	1,40	2,32	< 1	0,015	0,3	115	12,9	8,7	2,3	9,2	3,5
17 a	4	90	5,7	270	38	3,27	3,13	2	0,051	4,7	66	37,6	12,2	6,0	16,6	9,0
17 b	4	68	4,9	281	55	0,79	6,51	2	0,018	3,5	50	30,3	10,4	6,6	13,2	8,2
18 a	6	77	5,4	251	29	0,58	0,19	< 1	0,033	1,5	43	46,6	11,0	5,8	18,5	5,0
19 a	4	64	6,6	548	77	0,07	21,32	51	0,123	1,1	67	59,2	45,8	16,9	21,4	8,8
20 a	4	31	6,3	370	46	1,47	0,95	33	0,026	4,6	64	37,8	26,4	6,5	18,3	5,5
21 a	4	58	6,1	119	24	0,00	0,55	< 1	0,028	0,8	160	13,3	9,2	2,9	5,0	1,4
22 a	4	51	6,2	260	35	0,04	0,65	4	0,022	0,1	32	31,4	17,9	5,0	18,5	1,9
23 a	4	57	5,6	180	17	0,04	0,98	< 1	0,022	1,1	155	29,4	12,9	4,6	13,6	2,8
24 a	4	75	3,8	145	13	0,26	0,52	< 1	0,026	1,6	207	16,0	2,1	1,3	7,2	1,3
24 b	4	55	4,2	72	3	0,05	0,65	< 1	0,027	1,0	235	12,6	1,7	0,9	4,9	0,9
24 c	4	52	3,8	236	40	0,43	0,74	< 1	0,037	1,8	194	22,5	9,7	2,4	12,6	0,9

Fortsetzung Tab. II

Gewässer-Nummer	Anzahl der Beprobungen	Sauerstoffsättigung [%]														
		pH-Wert	Leitfähigkeit [$\mu\text{S}/\text{cm}$]	Sulfat [mg/l]	Ammonium [mg/l]	Nitrat [mg/l]	Nitrit [$\mu\text{g}/\text{l}$]	Phosphat [mg/l]	Eisen [mg/l]	Organische Substanz [mg/l]	Chlorid [mg/l]	Calcium [mg/l]	Magnesium [mg/l]	Natrium [mg/l]	Kalium [mg/l]	
25 a	11	66	5,8	164	40	0,30	0,39	1	0,076	2,3	78	10,2	14,6	3,2	5,6	6,0
25 b	11	36	4,5	89	6	1,81	0,65	< 1	0,014	0,8	217	14,8	1,5	1,0	7,0	1,2
25 c	11	67	4,1	70	8	0,16	0,41	< 1	0,013	0,6	144	11,1	1,1	0,8	5,5	0,7
25 d	11	36	4,3	102	6	1,58	0,72	< 1	0,013	0,9	213	15,7	1,7	1,1	7,5	0,8
25 e	11	63	4,2	62	4	0,20	0,33	< 1	0,016	0,6	140	9,9	1,1	0,8	5,0	0,6
25 f	11	25	4,2	68	5	0,35	0,41	< 1	0,015	0,7	187	9,5	1,3	0,9	4,6	0,5
25 g	11	30	4,3	61	4	0,50	0,34	< 1	0,017	0,7	175	9,6	1,2	0,7	4,1	0,6
25 h	11	43	4,2	71	4	0,40	0,47	< 1	0,013	1,2	186	10,8	1,3	0,8	4,8	0,6
25 i	11	49	4,3	65	5	0,35	0,44	< 1	0,015	0,8	179	10,3	1,3	0,8	4,8	0,8
27 a	4	11	5,0	357	56	0,09	1,18	< 1	0,160	6,6	318	41,2	27,0	7,7	18,5	9,7
27 b	4	77	4,7	112	11	0,10	0,92	< 1	0,029	1,8	238	12,9	8,7	2,3	5,8	2,0
28 a	4	42	6,8	1146	35	0,14	0,46	12	0,031	0,4	44	251,8	79,0	4,8	156	7,6
29 a	4	75	5,8	157	39	0,14	0,97	2	0,032	0,1	52	12,5	16,4	1,5	4,5	3,0
30 a	3	78	7,4	673	61	0,01	0,47	< 1	0,019	0,1	41	32,3	129	2,1	9,4	2,2
30 b	3	28	7,2	842	113	0,21	6,30	275	0,028	0,3	53	44,9	162	3,9	14,7	4,7
30 c	4	42	7,5	776	129	2,19	2,00	49	0,022	0,1	61	41,8	134	3,4	11,6	5,0
33 a	4	39	5,6	138	6	0,23	1,33	< 1	2,540	0,8	374	13,9	8,3	4,1	7,2	15,8
33 b	3	29	5,3	131	6	0,03	1,27	< 1	3,630	1,1	440	13,7	5,3	5,2	6,9	14,1
33 c	3	34	5,0	159	12	0,03	2,62	< 1	5,855	1,6	690	14,9	8,7	5,6	8,7	18,6
33 d	4	61	5,3	288	44	0,00	0,50	< 1	0,124	1,1	124	50,7	22,9	4,8	19,9	5,6
33 e	4	84	5,0	297	55	0,01	0,35	< 1	0,205	0,4	84	45,7	20,9	4,7	19,2	5,2
33 f	5	88	4,8	194	39	0,05	0,87	< 1	0,549	0,4	76	26,5	11,7	4,4	12,0	5,2
35 a	3	65	6,1	67	7	0,02	0,63	< 1	0,026	0,2	62	9,7	5,2	1,6	2,7	2,4
35 b	3	79	6,1	90	22	0,01	0,45	< 1	0,016	0,2	47	11,4	7,4	1,6	3,6	2,1
35 c	3	85	6,4	68	15	0,00	0,39	< 1	0,021	0,1	51	9,0	5,7	1,6	2,5	2,5
35 d	3	90	6,5	128	24	0,00	0,27	< 1	0,019	0,7	42	12,1	13,5	2,1	3,1	1,4
36 a	3	106	6,2	54	14	0,00	0,13	< 1	0,024	0,3	22	8,0	4,2	0,8	2,9	0,8
36 b	3	120	7,1	105	19	0,02	0,26	3	0,036	0,4	26	13,0	9,6	1,3	6,4	1,5
37 a	3	69	6,7	310	37	0,01	6,76	53	0,066	0,1	60	35,0	31,4	5,9	15,2	9,6
37 b	4	32	6,3	249	15	0,06	0,40	< 1	0,480	1,3	68	37,9	21,2	5,1	14,7	5,8
37 c	3	43	6,6	459	63	0,06	0,23	< 1	0,162	1,1	28	66,5	37,6	6,7	36,1	3,8
37 d	3	57	6,8	426	43	0,04	0,35	6	0,232	1,3	36	63,1	31,6	5,6	33,0	3,0
40 a	3	81	6,7	203	17	0,54	0,27	< 1	0,016	0,6	71	28,1	20,7	4,0	9,3	5,9
41 a	3	42	6,1	59	5	0,06	0,10	< 1	0,228	2,0	93	10,1	2,9	1,2	4,0	3,6
43 a	5	41	6,0	117	1	0,32	0,35	< 1	0,073	1,2	121	27,2	12,4	3,0	11,7	1,7
43 b	3	116	5,2	104	1	0,01	0,55	< 1	0,061	1,1	218	25,2	17,8	3,5	11,1	1,1
43 c	3	29	5,1	101	0	0,10	0,48	< 1	0,034	2,3	181	23,4	16,2	2,7	9,6	1,1

zu: K. Hoffmann, Standortökol. u. Vergesellschaftung d. *Utricularia*-Arten Nordwestdeutschlands.
 Abh. Westf. Mus. Naturk. 63 (1), Münster 2001

Veg.-Tab. 3: *Sphagno-Utricularietum intermediae* in Gesellschaftskomplexen

Sphagno-Utricularietum intermediae im Komplex mit dem Carici-Menyanthetum Nr. 1 - 16: Ausbildung mit basiphoben Moosen Nr. 1, 2: Bestand mit Potamogeton polygonifolius Nr. 17 - 23: Übergang basenarme u. schwach basenreiche Ausbildung Nr. 22, 23: Bestand mit Utricularia vulgaris Nr. 24, 25: Ausbildung mit basitoleranten Moosen u. Utricularia vulgaris		weitere Überlagerungskomplexe mit: Oxycocco-Sphagnetea-Arten: Nr. 7, 10, 15 - 18 Phragmitetea australis-Arten: Nr. 3, 4, 11, 12, 14, 20 - 25 Salicion cinereae-Arten: Nr. 5 - 11, 14 - 17, 21 - 24	
laufende Nummer	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25		
Gewässer-Nr.	43 43c 43 43 43 43b 43		
Artenzahl	6 6 8 5 6 9 7 9 5 8 10 9 7 9 10 8 11 9 11 9 13 12 11 12 13		
Aufnahmefläche (m ²)	0,3 2 1 1 2 4 4 4 2 1 1 2 2 0,5 5 1 1 1 2 3,5 4 4 6 2 4		
Deckung Gesamt (%)	95 95 90 100 90 95 70 70 <5 80 95 80 100 60 70 30 98 70 95 100 70 70 90 95 98		
Deckung Strauchschicht (%)	- - - - 80 80 -		
Deckung Krautschicht (%)	95 90 80 80 40 40 50 60 <5 75 70 60 85 50 40 25 90 20 60 100 20 40 40 30 70		
Deckung Moosschicht (%)	<5 10 15 30 10 20 30 20 <5 10 60 40 30 20 40 5 20 60 90 10 60 30 40 60 60		
AC / KC: Utricularia intermedia	5 5 4 4 3 3 2b 3 1 4 4 4 5 1 2m 2m 5 2a 1 4 2m 2a 2m 2a 2a		
KC: Utricularia minor	2m 2m 2m 2m 1 1 2m 2m . 2m 1 2m 2a . . . 2m . . 3 2m 2b 2m . 2m		
Ausbildungen mit basiphobe Moose:			
Sphagnum fallax	. 2a 2b . 2a . 3 4 3 3 4 . 3 1 3 . .		
Sphagnum cuspidatum	2m . . 3 . 2m . 2b 1 2a . . 3 2b 3 2a 2b . . 2a		
Sphagnum papillosum	. .		
basitolerante Moose:			
Sphagnum palustre	. .		
Sphagnum squarrosum	. .		
Drepanocladus exannulatus	. .		
Littorelletea-Arten:			
Potamogeton polygonifolius	2b 2a .		
Potamogetonetea-Arten:			
Utricularia vulgaris	. .		
Überlagerungen mit Scheuchzerio-Caricetea-Arten:			
Menyanthes trifoliata	+ 2m 2a . 2m 2a 2m 2m 2m 1 2m 2a 2m 1 . 1 r 2m . 1 1 2a 1 . .		
Carex rostrata	. 2m 2a 3 2m 2m 2a 2m 1 2a 2m 2m 1 . 2m . . . 2b + 1 1 . 2b 2a		
Potentilla palustris	+ .		
Agrostis canina	. .		
Eriophorum angustifolium	. .		
Carex nigra 1 .		
Molinia caerulea 1 .		
Drosera intermedia	. .		
Oxycocco-Sphagnetea-Arten:			
Eriophorum vaginatum 1 2b 1		
Oxycoccus palustris	. .		
Drosera rotundifolia	. .		
Phragmitetea- u. Molinietales-Arten:			
Juncus effusus	. .		
Lysimachia thyrsiflora	. .		
Typha latifolia	. .		
Peucedanum palustre r + .		
Lycopus europaeus	. .		
Galium palustre	. .		
Lysimachia vulgaris + .		
Equisetum fluviatile	. .		
Iris pseudacorus	. .		
Salicion cinereae-Arten:			
Salix aurita (Str.) 2a .		
Salix aurita (juv.)	. .		
Salix cinerea (juv.)	. .		
Myrica gale (Str.) 5 4 .		
Myrica gale (juv.) 3 2a 1 2a 1 1 r 2a		
Weitere Begleiter:			
Lophocolea heterophylla 2b . 1 .		
Agrostis stolonifera	. .		
Betula pubescens (juv.)	. .		
Bidens cernua	. .		
Epilobium palustre	. .		
Hydrocotyle vulgaris	. .		
Aulacomnium androgynum 1 .		
Cephalozia bicuspidata	. .		

zu: K. Hoffmann, Standortökol. u. Vergesellschaftung d. *Utricularia*-Arten Nordwestdeutschlands.
 Abh. Westf. Mus. Naturk. 63 (1), Münster 2001

Veg.-Tab. 8: *Lemno-Utricularietum vulgaris* in Gesellschaftskomplexen der Teiche und Weiher

Nr. 1 - 24: Lemno-Utricularietum vulgaris, Lemna minor-Ausbildung Nr. 1: Bestand mit Myriophyllum verticillatum, Potamogeton pectinatus u. Nitella flexilis Nr. 1 - 3: Bestand mit Stratiotes aloides und Hydrocharis morsus-ranae Nr. 2: Bestand mit Nuphar lutea Nr. 8, 9: Bestand mit Callitriche stagnalis Nr. 10: Bestand mit Callitriche hamulata Nr. 11: Bestand mit Ranunculus peltatus Nr. 11, 13, 22, 23: Bestand mit Potamogeton natans Nr. 12, 13, 19: Bestand mit Hottonia palustris Nr. 13 - 15: Bestand mit Chara vulgaris Nr. 21 - 23: Bestand mit Nymphaea alba Nr. 23: Bestand mit Chara fragilis	Nr. 25 - 30: Lemno-Utricularietum vulgaris, differentialartenfreie Ausbildung Nr. 28, 30: Bestand mit Potamogeton natans Nr. 29, 30: Bestand mit Myriophyllum verticillatum Nr. 30: Bestand mit Nuphar lutea Überlagerungskomplexe mit: Phragmitetea australis-Arten: Nr. 2 - 12, 17 - 29 Scheuchzerio-Caricetea nigrae-Art: Nr. 3
laufende Nummer Gewässer-Nr. Artenzahl Aufnahmefläche (m ²) Deckung Gesamt (%) Deckung Krautschicht (%) Deckung Moosschicht (%)	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 37 37b 37b 25a 25a 25a 25a 25a 25a 25a 30c 30c 30c 30c 30c 30b 30c 30c 28a 28a 28a 28a 30a 30a 30a 30a 30a 37a 9 7 8 7 3 3 3 12 5 5 9 5 7 4 4 2 4 5 11 7 5 6 6 7 9 7 5 12 7 4 3 9 6 8 2 4 4 1,5 3 4 2 2 2 4 4 1 1 2 1,5 4 3 3 3 4 2,3 4,5 2 3 2 4 95 100 100 40 98 20 70 95 50 90 100 30 90 100 100 60 40 80 25 70 90 90 90 95 100 90 20 95 80 50 95 100 100 40 98 20 70 70 50 90 100 30 90 <5 5 60 20 80 20 70 90 90 90 70 80 70 20 70 80 50 - - - - - - 60 <5 - - <5 - <5 - - 30 - 10 - - - - 70 80 60 - 80 - -
AC: <i>Utricularia vulgaris</i> VC: <i>Stratiotes aloides</i> VC: <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> <u>Lemna minor-Ausbildung:</u> Lemna minor Lemna trisulca Spirodela polyrhiza <u>Bestände mit:</u> <u>Potamogetonetea-Arten:</u> Potamogeton natans Nuphar lutea Myriophyllum verticillatum Nymphaea alba Hottonia palustris Potamogeton pectinatus Ranunculus peltatus Callitriche stagnalis Callitriche hamulata Charetea-Arten: Chara fragilis Chara vulgaris Nitella flexilis <u>Überlagerungen mit:</u> <u>Phragmitetea-Arten:</u> Phragmites australis Glyceria fluitans Lycopus europaeus Ranunculus flammula Galium palustre Schoenoplectus lacustris Equisetum fluviatile Typha angustifolia Typha latifolia Lythrum salicaria Mentha aquatica Carex pseudocyperus Iris pseudacorus Alisma plantago-aquatica Sparganium erectum Sium latifolium <u>Scheuchzerio-Caricetea-Art:</u> Potentilla palustris <u>Weitere Begleiter:</u> Agrostis stolonifera Alopecurus geniculatus Myosotis palustris Solanum dulcamara Campyllum polygamum Calliergonella cuspidata Brachythecium spec. Epilobium palustre Cardamine pratensis Lysimachia vulgaris Salix cinerea (juv.) Bidens frondosa Calliergon cordifolium Glechoma hederacea Plantago major Rhytidadelphus squarrosus	1 2m 2a 1 3 2a 2m 1 2a 2m 2m 2b 1 2m 2m 4 1 2b 1 2a 4 5 2m 3 1 3 2m 1 4 1 1 4 3 2a 2a 3 2m 2a 2m 2m 5 2m 2a 2m 2m 2m 1 1 2m + 2m 1 1 1 1 3 2m 2m 2m 2m 1 r + 2m 3 3 4 1 2a 4 3 1 1 2m 2m 5 5 2m 2m 2a 3 5 1 1 2a 2b 3 3 2a 2m 4 2m 2m 5 1 3 1 1 1 1 2m 1 2b 1 2b 2a 1 1 1 1 + 2b + 2b 2m 2a 2a 2a 1 2a 1 2a + 1 1 + 1 4 5 1 2m 1 1 1 2m 3 2a 3 2a 4 5 4 5 2m 1 1 2a 2m 1 1 4

