©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

carolinea, 42: 31–42, 4 Abb.; Karlsruhe, 29. 3. 1985

WERNER KRAUSE

Über die Standortsansprüche und das Ausbreitungsverhalten der Stern-Armleuchteralge *Nitellopsis obtusa* (DESVAUX) J. GROVES[1]

Kurzfassung

Die Characee *Nitellopsis obtusa* dringt neuerdings vom Tiefwasser β-mesosaprober Seen, aus dem sie seit langem bekannt ist, in eutrophierte Flachgewässer vor. Hier tritt sie in artenreiche Phanerogamengesellschaften ein, während sie am ursprünglichen Standort Einartbestände bildete. Mit dem neu gewonnenen Ausbreitungsvermögen gekoppelt ist reichliche Ausbildung von Oogonien, die früher neben der vegetativen Verjüngung keine Rolle spielten. An Beispielen werden diese Befunde vorgeführt. Sie erweisen, daß *Nitellopsis* durch begrenzte Eutrophierung ihres Wohngewässers zusätzliche Wuchskraft gewinnt. Damit weicht sie wesentlich von der Mehrzahl der Characeen ab, die gegen erhöhte Nährstoffzufuhr in hohem Grade empfindlich sind. Zugleich erweist der Überblick über die Einzelbefunde, daß *Nitellopsis* im Prinzip familienspezifisch reagiert, und nur graduell von den meisten Characeen abweicht. Die Grundlage für das Sonderverhalten besteht in der relativ hohen Unempfindlichkeit gegen Eutrophierung. Im Sachgehalt bringen die vorliegenden Mitteilungen Neues über die wenig bekannten Oogonien der *Nitellopsis obtusa.*

Abstract

Recently, the Charophyte *Nitellopsis obtusa* is subjected to a change in behaviour. Formerly it was known as an inhabitant of unpolluted lakes, where it lived in five to ten meters of depth. To day it is often met with in shallow and weakly eutrophic waters. Likewise the plant changed in its propagation. Earlyer it nearly exclusively formed asexual star-shaped bulbils. Actually it frequently proceeds to production of oogonia. These changements are caused by a specific reaction of the plant against the first stages of eutrophisation. Differing from nearly all other Charophytes, *Nitellopsis* profits of this influence as far as it is not too strong. So, the plant enlarges in vigour. Simultaneously the old unpolluted habitats are totally troubled in their structure, when pollution begins. Therefore *Nitellopsis* looses many of their old stations. The paper describes a lot of examples to confirm these points of view.

Autor

Dr. WERNER KRAUSE, Amselweg 5, D-7960 Aulendorf.

Einleitung

Die Fortpflanzungsweise der stattlichen Characee *Nitellopsis obtusa* erregt seit langem Aufmerksamkeit. Ihre Oogonien (Gyrogonite) finden sich im Quartär, diejenigen nahe verwandter Sippen im Tertiär als häufigste Characeenreste (GRAMBAST & SOULIÉ-MÄRSCHE 1971). Heutzutage treten fertile weibliche Exemplare sehr selten auf. Eine Zeitlang bestand die Meinung, *Nitellopsis* sei auf die Verjüngung durch ihre Bulbillen angewiesen, deren sternförmige Gestalt Anlaß gab, ihr den Namen *Chara stelligera* beizulegen. Ihr Bau ergibt sich zwar familienspezifisch aus der Quirlverzweigung der Characeen, er hat sich aber nur bei *Nitellopsis* herausgebildet. Oosporen wurden von MIGULA (1897) durch Zufall in einem Herbar entdeckt. Seither sind nicht wenige Funde hinzugekommen. Doch lassen sich reife Exemplare noch immer schwer beschaffen (NÖTZOLD 1977). Angaben über ihr spärliches Vorkommen machen FOERSTER (1890), MIGULA (1897), GROVES & BULLOCK-WEBSTER (1924), OLSEN (1944), CORILLION (1957), WILLÉN (1960), DEN HELD, DEN HELD & MAIER (1970). Das Zurücktreten der generativen Vermehrung tut der Pflanze keinen Abbruch. Wo sie überhaupt vorkommt, wächst sie meist in ausgedehnten Rasen. In einem ihrer Hauptwohngebiete in Ostpreußen war sie „fast in allen Seen verbreitet" (MIGULA 1897, vgl. auch HOLTZ 1903). Einen Überblick über ihr Areal, der allerdings die Verbreitungslücken außer acht läßt, gibt SONDER (1890). Beispielsweise fehlen Standorte zwischen Schleswig-Holstein und dem südwestdeutschen Siedlungsgebiet, wo man sie seit langem in einem Altrhein in der Pfalz (FOERSTER 1889), neuerdings auch an anderen Plätzen kennt (BAUMANN 1911, KRAUSE 1980, MELZER 1981).

Das zerstückelte Areal und die Unterdrückung der generativen Fortpflanzung führten zu der Annahme, bei den heutigen Siedlungen müsse es sich um Restbestände einer ehemals weiter verbreiteten Pflanze handeln, die nicht mehr in der Lage sei, neue Kolonien zu gründen. Sie ist sogar in den Ruf eines „Lebenden Fossils" geraten (NÖTZOLD 1977). Unter dem Einfluß dieser Vorstellung führte KRAUSE (1980) alle *Nitellopsis*-Bestände der Oberrheinaue auf wenige Restsiedlungen zurück, deren Pflanzen durch das alljährlich eintretende Hochwasser in Baggerseen der nächsten Umgebung eingebracht worden seien, ohne daß ein bisher unbekanntes Verhalten vorläge. Diese Deutung gilt weiterhin, muß aber erweitert werden. Den Anstoß gaben neue Beobachtungen aus der Rheinaue.

Überdies war *Nitellopsis* lange Zeit stillschweigend der Vorstellung unterworfen, nahezu alle Characeen seien durch die überhandnehmende Gewässereutrophierung in der Existenz bedroht. Sie trifft im ganzen gesehen zu, bedarf aber der Differenzierung. *Nitellopsis obtusa* und *Chara tomentosa* z. B., die häufig im gleichen Gewässer vorkommen, weichen in dieser Beziehung weit voneinander ab.

Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. E. OBERDORFER zum 80. Geburtstag gewidmet.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Herr ALFRED ROSS (Leutesheim) beschaffte mir Unterwasserboden der *Nitellopsis*-Fundstelle bei Leutesheim. Wertvolle Angaben zur Vorgeschichte des Baggersees „Uhleloch" bei Altenheim bekam ich von Herrn Dr. ADOLF KAPPUS (Altenheim), über holländische Vorkommen von Characeen von Herrn Dr. E. X. MAIER (Castricum). Herr HEINRICH KUHBIER (Bremen) ermöglichte mir die Einsicht in das Herbarium des Überseemuseums Bremen. Herr Prof. Dr. HEINRICH ZOLLER und Frau Dr. ST. JACOMET (Basel) überließen mir subfossile Sporen aus Seekreideablagerungen der Limmat zur Bestimmung. Allen Beteiligten sei an dieser Stelle nochmals für ihre Hilfe gedankt.

Das ungestörte Nitellopsidetum obtusae (SAUER 1937) DAMBSKA 1961.

Als erster beschreibt SAUER (1937) den dichten Wald aus *Nitellopsis obtusa*, der in den ostholsteinischen Seen in 6–11 m Tiefe große Flächen bedeckt. Außer der Dominanten und spärlich eingestreuter *Nitella flexilis* enthält er keine für die Gesellschaftsdiagnose bedeutungsvollen Arten. Hervorgehoben wird seine Beschränkung auf windgeschützte Flächen in Buchten oder hinter Inseln. Die *Nitellopsis*-Gesellschaft steht in Kontakt mit anderen Characeensiedlungen aus der Ordnung Charetalia hispidae und einer grundbewohnenden *Cladophora*-Gesellschaft. Alle sind in gleicher oder vergleichbarer Ausbildung und räumlicher Ordnung in den schwach mesotrophen Klarwasserseen der kalkführenden Moränen rings um die Ostsee verbreitet. Als festgefügter Komplex ergeben sie eine deutlichere floristisch-soziologische Charakterisierung als die Einartgesellschaft der *Nitellopsis*. Dieser Komplex wurde von KRAUSE (1981 a) zu einer Sigma-Assoziation zusammengefaßt und soll auch im folgenden unter dem provisorischen Namen Charetalia hispidae-Sigmetum beachtet werden. Ihm gehören in den ostholsteinischen Seen folgende Gesellschaften an:

Charetum vulgaris im flachsten Uferbereich ab 5 cm Wassertiefe,

Charetum asperae zwischen 50 und 150 cm Wassertiefe,

Charetum ceratophyllae (tomentosae), oft mit hohen Anteilen an *Chara contraria* in 2–5 m Tiefe,

Nitellopsidetum obtusae in 5–11 m Tiefe,

Aegagropiletum holsaticae mit *Hildenbrandia rivularis* in 6–15 m Tiefe. „Rotbunte Tiefenbiozönose" (SAUER).

Den Kern der Gruppierung bilden Charetum asperae, Ch. contrariae, Ch. tomentosae und Nitellopsidetum. Im weiträumigen Areal des Nitellopsidetum treten örtliche Abweichungen auf, die das Gesamtbild nicht wesentlich verändern. So kann das Charetum tomentosae gebietsweise durch das physiognomisch gleiche, in den Standortsansprüchen ähnliche Charetum hispidae ersetzt sein. Die Tiefenbiozönose wechselt in der Zusammensetzung, ist aber durch *Cladophora*-Arten und oft durch langgestreckte Tiefwasserformen von *Fontinalis antipyretica* gekennzeichnet. Obwohl sie nicht in allen *Nitellopsis*-Seen nachgewiesen ist, erfordert sie Aufmerksamkeit, weil sie über die Untergrenze des Lebensraumes grüner Pflanzen, somit über die Transparenz ihrer Wohngewässer Auskunft gibt. Örtlich kann unterhalb des Nitellopsidetums eine *Nitella*-Zone eingeschaltet sein, die dem Sigmetum ebenfalls angehört. Dagegen bildet das von SAUER angeführte Charetum vulgaris eine lokale Ausnahmeerscheinung. *Chara vulgaris* bevorzugt Flachgewässer. SAUER fand sie im Uferbereich, wo amphibische Verhältnisse zu erwarten sind. – Zuletzt sei das Vorkommen der Salmonidengattung *Coregonus* (Maräne) zur Kennzeichnung der Wassergüte angeführt. Phanerogamengesellschaften wie Potamogetonetum lucentis und Myriophylleto-Nupharetum kommen in den *Nitellopsis*-Seen ebenfalls vor. Sie halten sich von den Characeengesellschaften fern und gewinnen ihre Hauptverbreitung in stärker eutrophierten Gewässern.

Den holsteinischen Seen vergleichbar ist der Stechlinsee in einem Grund- und Endmoränengebiet der Mark Brandenburg (KRAUSCH 1964). Reines Nitellopsidetum mit *Chara fragilis* var. *hedwigii* als einziger Begleitpflanze bewohnt dort die Tiefenzone zwischen 4 und 9 m. Nahe ihrer Obergrenze treten *Ceratophyllum demersum, Myriophyllum spicatum, Stratiotes aloides* und *Helodea canadensis* hinzu. Diese Bestände trennt KRAUSCH als *Ceratophyllum*-Subassoziation vom reinen Nitellopsidetum ab. Die Sichttiefe war zur Zeit der Aufnahme mit 9–15 m die gleiche wie in den holsteinischen Seen, wo SAUER das Nitellopsidetum noch bei 11 m sehen konnte. Das örtliche Charetalia-Sigmetum umfaßt Charetum asperae, Ch. filiformis, Ch. tomentosae, Nitellopsidetum, eine *Nitella flexilis-Vaucheria dichotoma*-Gesellschaft und eine Tiefenbiozönose mit *Cladophora* spec. und *Fontinalis antipyretica.* Die Untergrenze des Bewuchses liegt bei 12 m. *Chara filiformis* ist eine auf das baltische Gebiet beschränkte nahe Verwandte der *Ch. contraria.* Sie bildet eine geographische Vikariante des Charetum contrariae. – Der Stechlin ist ein Coregonensee.

Ähnliche Zustände fand DOLL (1979 a, b) in mecklenburgischen Seen. Hier bildet Charetum asperae einen ufernahen Saum, Charetum tomentosae in 1–5 m Tiefe einen breiten Gürtel, Nitellopsidetum den unteren Abschluß des Bewuchses in 8, stellenweise 9 m Tiefe. Die Seen bezeugen einen naturnahen Zustand, der durch die allgemeine Eutrophierung gefährdet ist.

Einen aus dem Grundwasser gespeisten „hard water lake" aus dem schwedischen Uppland, der von Charetum asperae, Ch. tomentosae und Nitellopsidetum beherrscht wird, beschreiben C. & B. FORSBERG (1969). Die Arbeit behandelt ausführlich die physikalisch-chemischen Zustände des Wassers und das Phytoplankton. – Zur Ökologie anderer *Nitellopsis*-Gewässer gibt KRAUSE (1981 b) eine Zusammenfassung schwer zugänglicher Literatur. In *ß*-mesosaproben klaren Dolinenseen bei Łęczna unweit Lublin in Südostpolen gewinnt das Nitellopsidetum in 3–10 m Tiefe große Ausdehnung (KARCZ-

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

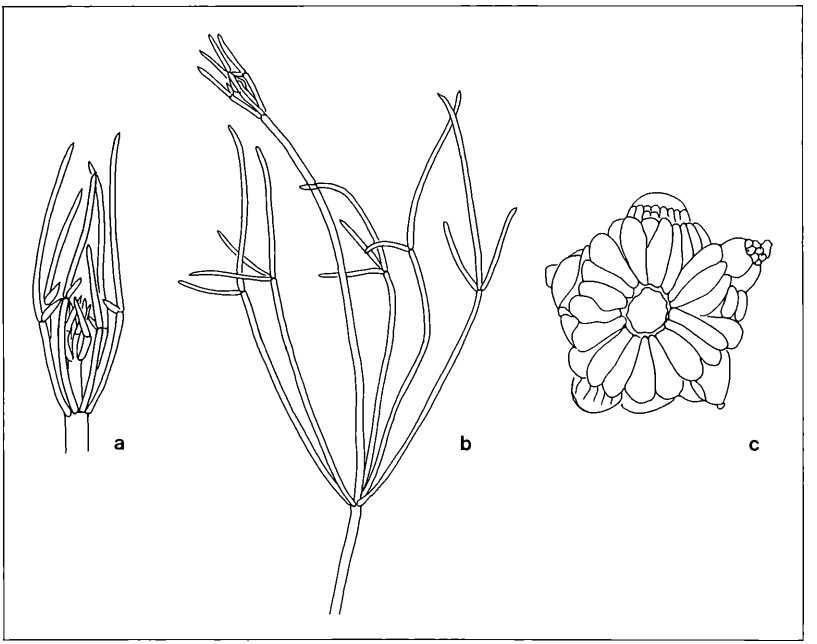

Abbildung 1. *Nitellopsis obtusa,* Erkennungsmerkmale steriler Pflanzen. – a, b, Blattquirle der Sproßspitze, c, sternförmiger Reservestoffbehälter.

MARZ 1980). Die Sigma-Gesellschaft wird ebenso wie in Norddeutschland von Characeen beherrscht. Daß *Lychnothamnus barbatus* und *Chara intermedia* hinzutreten, das Charetum tomentosae fehlt, tut ihrem Indikatorwert für die Wasserqualität dieser Coregonenseen keinen Abbruch.

Den norddeutschen Gewässern nahe kommt ein 10 m tiefer Baggersee in Gemarkung Freistett in der Oberrheinaue, der bis zu seiner vom Rheinausbau bewirkten Verödung reichen Characeenbewuchs beherbergte (KRAUSE 1969, S. 242). Seinen Ufersaum besiedelte das Nitelletum syncarpo-tenuissimae KRAUSE 1969, das als Vikariante des Charetum asperae gelten kann. Am Randgehänge folgte Charetum hispidae, das in der Rheinaue das Charetum tomentosae vertritt, darunter in 4–8 m Tiefe Nitellopsidetum. Auf dem ebenen Seeboden stand eine *Nitella opaca-Nitella mucronata*-Gesellschaft mit *Vaucheria* aff. *dichotoma*. Die Annäherung an das Sigmetum der norddeutschen Seen ist deswegen bemerkenswert, weil sie an einem erst 20 Jahre alten Kunstgewässer zustandegekommen war. Der See gehört in die Salmonidenregion der Oberrheinaue, in der *Thymallus vulgaris* (Äsche) an die Stelle der Coregonen tritt.

Die Characeenfreundlichkeit folgte aus der Lage des Sees dicht am Rheinbett. Die Hoch- und Tiefstände des Stroms, die sich in das ufernahe Geröll fortsetzten, ließen seinen Spiegel alljährlich um rd. 3 m schwanken. Was der See im Winter an Wasser verlor, gewann er im Sommer aus dem Grundwasser zurück. Aus Schwankung und Beckentiefe war zu ermitteln, daß er seine Füllung innerhalb dreier Jahre voll erneuerte. Er blieb ein klarer Characeensee, obwohl er Badegäste in überquellenden Massen an sich lockte.

Störungs- und Abbauzustände des Nitellopsidetums

Neben den Gewässern, die zur Zeit der Beobachtung den Characeen beste Wuchsbedingungen boten, sind Beispiele herabgesetzten Gedeihens in ehemals reichen *Nitellopsis*-Gewässern bekannt. Im Parsteiner See in der Uckermark wurde durch intensive Fischereinutzung und Freizeitbetrieb die Eutrophierung neuerdings in Gang gebracht (SUCCOW & REINHOLD 1978). Sie setzte in einer engen, durch Ufervorsprünge abgesonderten Bucht ein, während das Hauptbecken seine Wassergüte annähernd bewahrte und ein Coregonensee blieb. Ihn beherrschte zur Beobachtungszeit das Nitellopsidetum in der Tiefenzone 2–7 m. Windexponierte Flachuferstrecken wurden vom Charetum asperae, Buchten vom Charetum tomentosae eingenommen. Auch *Chara filiformis* bildete Reinbestände. Potamogetonetum lucentis und Myriophylleto-Nupharetum beschränkten sich auf Säume vor dem Röhricht. Unterhalb 7 m fehlte Bewuchs. Makroreste machten wahrscheinlich, daß das Nitellopsidetum früher bis 10 m hinabgereicht hatte. Das Fehlen des Tiefwasserbewuchses muß als erste Folge der Eutrophierung angesehen werden.

In der eutrophierten Bucht haben überwuchernde fädige Grünalgen die Characeen dezimiert. Bei den wenigen erhaltenen Resten handelt es sich „generell um *Nitel-*

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

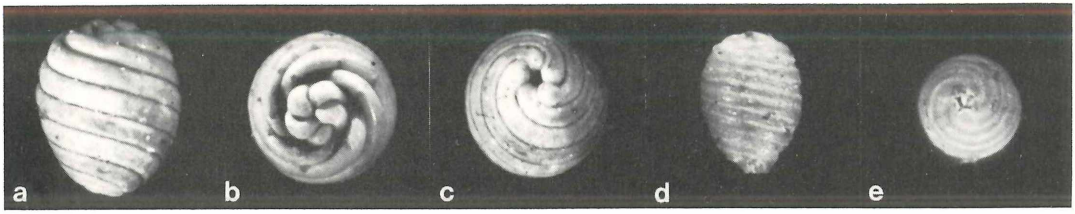

Abbildung 2. *Nitellopsis obtusa,* Oogonien aus dem Baggersee „Uhleloch". Gem. Altenheim, Oberrheinaue. – a, Seitenansicht, b, Gipfelregion, c, Basisregion. Vgl. dazu die Abbildung von Funden aus dem Mindel-Riß – Interglazial bei NÖTZOLD (1962, Taf. 1). d, e, typische Oospore der Gattung *Chara* (*Ch. baltica*) zur Veranschaulichung der morphologischen Sonderstellung der *Nitellopsis*. Vergr. ca. 20 x. – Foto H. HECKEL.

lopsis, die von allen Arten offenbar die relativ größte Nährstoffanreicherung erträgt. Sie besiedelt hier entsprechend der geringen Sichttiefe nur Flachwasserbereiche oberhalb 2 m" (SUCCOW & REINHOLD 1967, S. 368). Die Autoren bezeichnen dieses Verhalten als „Hochwandern" im Gefolge des herabgesetzten Lichtgenusses. Seine Anfänge liegen wahrscheinlich schon weit zurück. SONDER (1890), der die holsteinischen Seen im Zustand geringster Verunreinigung untersuchte, fand *Nitellopsis* noch in 30 m Tiefe, SAUER (1937) bis höchstens 11 m.

Gleichzeitig mit SUCCOW & REINHOLD kommen JESCHKE & MÜTHER (1978) zu einer noch schärferen Formulierung. In den Rheinsberger Seen in Brandenburg beherrschte das Nitellopsidetum einen Vegetationsgürtel in 1,5–2 m Tiefe, der dem Röhricht und dem Charetum tomentosae vorgelagert war. Die Autoren fügen hinzu, daß *Nitellopsis* in diesem eutrophierten See unter suboptimalen Bedingungen lebt, diese aber besser erträgt als andere Characeen. Da sie überdies beobachteten, daß das Nitellopsidetum vor kurzem in einem anderen, bereits eutrophierten See vorgekommen war, aber verschwand, als die Fischereinutzung intensiviert wurde, folgern sie, daß dieser Gesellschaft die einsetzende Eutrophierung zunächst nicht schadet, sie aber bei weiterem Vorschreiten zum Aussterben verurteilt. Die lokale Sigma-Gesellschaft bestätigt diese Vorstellung. Sie ist mit Charetum tomentosae, Nitellopsidetum und einer *Cladophora-Fontinalis*-Gesellschaft angedeutet, aber in allen Richtungen eingeengt. Die größte Bewuchstiefe beträgt 2,3 m und in der Breite sind die Characeen durch Phanerogamen bedrängt. Besonders das eutraphente Ceratophylletum demersi dringt in das Nitellopsidetum ein und bestätigt wiederum dessen relativ geringe Empfindlichkeit gegen Verschmutzung.

Weiter von optimalen *Nitellopsis*-Gewässern entfernen sich die Seen bei Siereaków und Międzychód (Birnbaum) im Wartheland (DAMBSKA 1961). Hier wurde die Pflanze in neun von 52 Seen gefunden. Die acht Aufnahmen, die als Nitellopsidetum gelten können (a. a. O. Tab. VIII, rechts), stammen aus 0,8–3 m Tiefe. Die Gesellschaft, die in der *Ceratophyllum*-Subassoziation auftritt, besiedelt die gleiche Tiefe wie in der eutrophierten Bucht des Parsteiner Sees. Links in der Tabelle erscheint *Nitellopsis* mit den Mengenwerten r, +, 1, *Ceratophyllum* mit 3, 4, meistens 5. Die Tiefen liegen zwischen 3 und 6 m. Offensichtlich handelt es sich hier um verkümmerte Tiefwasserbestände, aus denen sich *Nitellopsis* in das Flachwasser gerettet hat.

Weitere Characeengesellschaften werden nicht behandelt. Da in Anmerkungen aber *Chara aspera, Ch. filiformis, Ch. contraria, Ch. tomentosa* und *Lychnothamnus barbatus* als selten vorkommend erwähnt werden, ist anzunehmen, daß die Autorin von ihnen Notiz genommen hätte, wenn sie in eigenen Gesellschaften vertreten gewesen wären. Große Flächen bedecken Myriophyllo-Nupharetum, Potamogetonetum lucentis, Hydrocharo-Stratiotetum, Parvopotameto-Zannichellietum und Röhrichte, darunter das eutraphente Acoretum calami. Das Charetalia hispidae-Sigmetum ist nicht erkennbar. Demnach lebt im Seengebiet Birnbaum *Nitellopsis* unter einengenden Bedingungen, die kein typisches Nitellopsidetum zustandekommen lassen.

Neuerdings beobachtetes expansives Verhalten Südwestdeutschland und Alpen

Oberrheinaue

In den letzten 20 Jahren zeigte sich *Nitellopsis* keineswegs immer als empfindliche, auf dem Rückgang befindliche Pflanze. Ein Beispiel bot der Altrhein im Salmenkopf der Gemarkung Freistett, den der Verfasser im Juli 1970 vom Boot aus kartiert hat. Damals war er breitflächig mit Myriophyllo-Nupharetum und Potamogetonetum lucentis und eingestreuten *Chara hispida*-Herden besiedelt. Außerdem beherbergte er einen kleinen *Nitellopsis*-Bestand. Zwischen 1970 und 1978 wurde ein Viertel seiner Fläche mit Bauschutt zugekippt. Das neue Steilufer bietet seither das Bild des Einbruchs der Zivilisation in ein naturnahes Gewässer. Vor der Kippe wuchs im August 1978 *Nitellopsis* in einer ausgedehnten dichten Herde, die keine Verbindung zum früheren Bestand hatte. Sie hat sich seither erhalten und auf einen längeren Uferstreifen ausgedehnt. Die Pflanze besiedelt Wassertiefen zwischen 1,5 und 0,5 m. In Ufernähe bildet sie 20 cm hohe Pflänzchen, von denen viele mit Antheridien oder Oogonien besetzt sind. Zugleich war

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

der vorher üppige Bestand der Seerosen, Laichkräuter und der *Chara hispida* auf kümmernde, mit braunem Aufwuchs bedeckte Reste zurückgegangen. In der Mitte des Altrheins bedeckte *Utricularia vulgaris* eintönig den Grund. Demnach hatte sich *Nitellopsis* in einer vom Menschen gestörten, floristisch verarmten Umgebung auf breiter Fläche entfalten können. Das Charetalia hispidae-Sigmetum war nicht erkennbar.

Ein zweiter, dem vorigen ähnlicher Altrhein liegt auf der landfest gewordenen Rheininsel Roßwörth auf Gemarkung Leutesheim. Die Bestandsaufnahme eines großen Teilstücks ergab im August 1963:

1.3 *Nuphar luteum*
2.3 *Potamogeton lucens*
1.2 *P. pectinatus*
+.2 *P. crispus*
3.4 *Myriophyllum verticillatum*
2.3 *Nitella syncarpa*
+.3 *Utricularia vulgaris*
+.2 *Ceratophyllum demersum*
+.2 *Helodea canadensis*
+.2 *Sagittaria sagittifolia*

An Fischen kommen hauptsächlich Schleie (*Tinca vulgaris*) und Aal (*Anguilla vulgaris*) vor.

Im August 1978 war die Fläche von dichtgestellter *Nitellopsis* eingenommen, die andere Pflanzen zurückgedrängt hatte. Dem Fischereipächter, der seinen Altrhein laufend im Auge behält, war die Zunahme erst in den letzten Jahren aufgefallen. Der Bestand hat sich bis 1983 erhalten. Er trug reichlich Gametangien, von denen die Antheridien an den Pflanzen gefunden, die Oogonien aus dem Boden durch Ausspülen gewonnen wurden. Auch hier darf angenommen werden, daß *Nitellopsis* schon vor der großen Zunahme vorhanden war. Äußere Anlässe für die Umwandlung der artenreichen Ausgangsgesellschaft in einen *Nitellopsis*-Reinbestand sind nicht erkennbar. Nicht ausgeschlossen werden kann die Einwirkung der flächendeckenden allgemeinen Eutrophierung. Die Sigma-Gesellschaft war ebensowenig ausgebildet wie beim vorigen Beispiel.

Auf Gemarkung Altenheim liegt der 5 m tiefe, 1940 angelegte Baggersee „Uhleloch", der zu den reichsten Characeengewässern der Rheinaue gehört. Er nimmt dauernd Grundwasser auf und konnte damit die Transparenz und die auf geringe Eutrophierung deutende Blaufärbung seines Wassers bis heute bewahren. Vor dem Stromausbau in den sechziger Jahren lag er im Bereich des Rheinhochwassers, das breitflächig über die angrenzenden Äcker lief und Boden vom Typ des Verbraunten Grauen Auenbodens einschwemmte. Sein Grund ist mit einer bewuchsfreundlichen Feinerdeschicht bedeckt, die benachbarten steril gebliebenen Baggerseen außerhalb des alten Überflutungsgebietes fehlt. Das Hochwasser, das die reich mit Characeen besiedelte Rheinaue überfließen mußte, darf als wirksames Agens der Diasporenverbreitung angesehen werden (KRAUSE 1980).

Der Baggersee ist bis heute den Characeen vorbehalten geblieben, Potamogetonetum lucentis bleibt auf kleine Flächen beschränkt. In Ufernähe wurden *Nitella syncarpa, N. opaca, N. gracilis, N. tenuissima, Tolypella glomerata, Chara hispida* einschließlich der *f. equisetina, Ch. contraria, Ch. fragilis* und *Ch. aspera* gefunden. Das tiefe Hauptbecken füllt ein meterhoher Wald aus *Nitellopsis,* der es einem Taucher schwermacht, den Grund zu erreichen. Die Sigmagesellschaft war abgesehen vom fehlenden Tiefwasser-Nitelletum die gleiche wie im Freistetter Baggersee. *Nitellopsis* wurde kurz vor 1960 zum ersten Mal registriert. Der Verfasser kennt sie seit 1961. Sie bildet alljährlich reife Oogonien

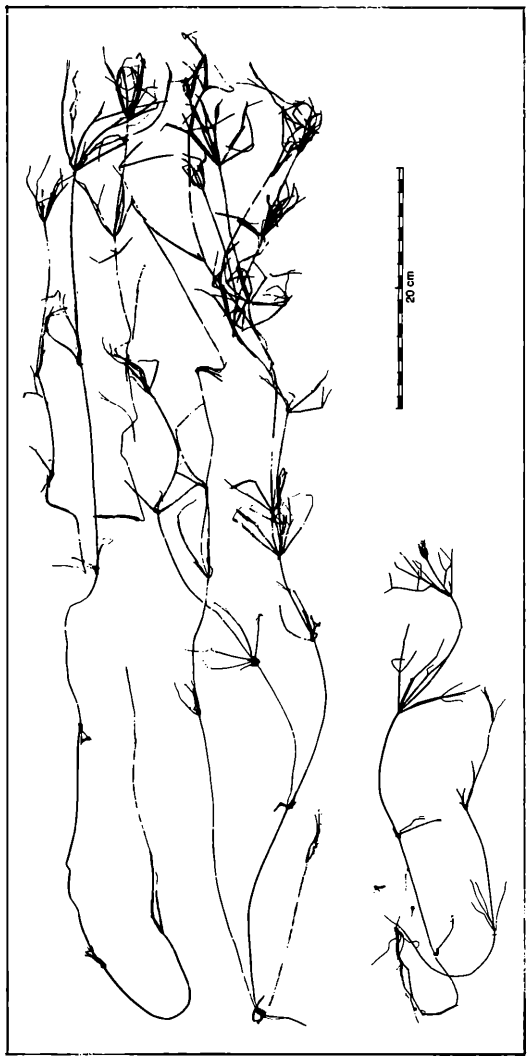

Abbildung 3. *Nitellopsis obtusa.* – links, Herbarpflanzen aus dem Uhleloch, rechts, normal entwickelte Pflanze aus dem Klarwassersee Barrinha de Mira, Prov. Beira, Portugal.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

im Überfluß. Aus einer Bodenprobe ließen sie sich dutzendweise auswaschen.
1982 und 1983 hatte sich *Nitellopsis* vom Zentrum des Sees zum Ufer ausgebreitet und die anderen Characeen verdrängt. Im 2 m tiefen Wasser reichte sie bis zur Oberfläche. Der erste Zug mit dem Wurfhaken brachte meterlange fruchtende Exemplare. Der See durchläuft gegenwärtig eine Nitellopsis-Explosion, die sich auch an der Größe der Pflanzen ausdrückt. Exemplare aus dem Tiefwasser anderer Seen erreichen mit ihrem grünen Oberteil 40–50 cm Länge und bilden drei bis vier lockere Quirle. Sie tragen höchstens einen Seitentrieb mit einem bis zwei schmächtigen Quirlen. Im Altenheimer Baggersee beträgt ihre Oberlänge 60–70 cm über dem meterlangen blattlosen Unterteil. Die größte Pflanze übertraf 2 m Länge. Abb.: Foto der Herbarpflanzen. Die Quirle bleiben zwar klein, sind aber mit dichtgestellten Ästen und langen Blättchen kompakter als an den sterilen Pflanzen. Die fruchtbaren Exemplare verzweigen sich mehrfach und bilden bis zu 15 Quirle. Die Oogonien entstehen überwiegend an den unteren, stets kräftigen Seitenzweigen, die auffällig gelb verblichen sind. Abb.: Zeichnung der fruchtbaren Pflanze. Ob die Verfärbung allein von der Stellung am schwach beleuchteten Unterteil verursacht wird oder ob Erschöpfung durch die Oogonienbildung beteiligt ist, muß offenbleiben. Die geringe Zahl der Zellen im Quirl läßt selten mehr als ein Oogon je Ast zustandekommen. Auch die kräftigsten Exemplare bleiben mit ihrer generativen Vermehrung hinter *Chara fragilis* oder *Ch. vulgaris* zurück. Pflanzen aus dem Altenheimer Baggersee befinden sich in der Sammlung „Exsikkate Europäischer Characeen", herausgegeben von W. & H. Krause, die in Baden an den Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe, und am Geobotanischen Institut der Universität Freiburg vorliegt.
Das Beispiel läßt annehmen, daß die reichliche Oosporenbildung an einen Zustand geförderter Wüchsigkeit gebunden ist, der bisher von keinem anderen Standort bekannt ist. Wie lange er im Altenheimer Baggersee anhalten wird, bleibt abzuwarten. Der Verfasser konnte das Zusammenbrechen luxuriierender Characeen-Bestände mehrmals beobachten. In einen klaren Druckwassertümpel waren frische Brauereiabfälle gekippt worden, die normalerweise die Characeen vertreiben. Doch schien die üppig entwickelte *Nitella syncarpa* durch die Düngung eher gefördert als geschädigt zu sein. Im folgenden Jahr hatte sich das Wasser getrübt, *Nitella* war verschwunden. Die Zunahme der wenig empfindlichen *Nitella mucronata* in den eutrophierten Altrheinen (Krause 1980) war nicht von Dauer. Die Pflanze ist wieder auf schwach verschmutzte Strecken mit Grundwasserzufluß zurückgegangen.

Bodensee
Nitellopsis konnte als einzige Characee im Bodensee ihre Siedlungen zwischen 1967 und 1978 annähernd verdoppeln, während die vorher häufigen Arten *Chara aspera, Ch. contraria, Ch. tomentosa* zurückgingen oder unauffindbar wurden (Lang 1967, 1968, 1978). Ihr Rückgang läuft parallel mit der Eutrophierung des Sees und einer Umbildung seiner Sigma-Gesellschaft. Diese war durch Charetum asperae-contrariae und Ch. tomentosae vertreten, die auf „ausgedehnten Strecken ± zusammenhängende unterseeische Wiesen bildeten" (Baumann 1911). Eine Tiefwasser-*Nitella*-Gesellschaft und eine „Tiefenbiozönose" mit *Nitella flexilis, N. syncarpa, Fontinalis antipyretica* und *Cladophora* spec. waren nach Baumann ebenfalls angedeutet. Schon 1967 kamen die Eutrophiezeiger *Potamogeton pectinatus, Zannichellia palustris, Ceratophyllum demersum* vor Flußmündungen, Häfen, ufernahen Siedlungen häufig vor. Neuerdings haben sie zusammen mit aufschwimmenden fädigen Grünalgen Massenentfaltung erreicht. Nahezu alle Characeen, nicht aber *Nitellopsis*, wurden durch diese Veränderung der Wasserqualität geschädigt.

Starnberger See (Würmsee)
Den Vergleich über einen langen Zeitraum ermöglichen Brand (1896) und Melzer (1981) für den Starnberger See im Alpenvorland. Um die Jahrhundertwende war sein Leeufer von Charetum asperae im Flachwasser, Charetum hispidae (rudis) in 2–4 m, Charetum tomentosae in 2–7 m, Nitelletum syncarpae in 7–12 m Tiefe besiedelt. Eine *Cladophora profunda-Fontinalis antipyretica*-Gesellschaft erreichte 20 m. Der See erhielt sein Wasser ausschließlich aus Bächen, Wildwassern und vielen Quellen. In diesem oligotrophen Gewässer kamen Eutrophiezeiger wie *Ceratophyllum demersum* und an der Oberfläche treibende Grünalgen sehr spärlich vor. *Nitellopsis* wurde nicht angetroffen. Selbst wenn sie vorhanden gewesen wäre, muß sie eine geringe Rolle gespielt haben, da sie einem aufmerksamen Beobachter sonst aufgefallen wäre.
Die 1974 bis 1978 laufende Taucherkartierung ergab *Chara tomentosa* in einem einzigen treibenden Sproß, der aus einem Zufluß eingeschwemmt sein konnte. *Chara hispida* (*rudis*) und *Nitella syncarpa* ließen sich nicht nachweisen. *Chara aspera* kam „recht selten" vor und hatte sich aus dem Freiwasser in die Lücken des Schilfgürtels zurückgezogen. Als Neuankömmlinge hatten sich *Chara fragilis, Ch. contraria, Ch. vulgaris* und *Nitellopsis* eingefunden. *Chara fragilis* war am weitesten verbreitet. *Chara vulgaris* und *Nitellopsis* wuchsen miteinander vergesellschaftet, was nach den Siedlungsgewohnheiten der *Ch. vulgaris* auf geringe Wassertiefe schließen läßt.
Gegenüber dem Bodensee ergeben sich Übereinstimmung und Abweichung. In beiden sind *Chara aspera, Ch. tomentosa, Nitella syncarpa* verschwunden oder dezimiert. Anders als der Bodensee hat der Starnberger See mit *Chara fragilis* und *Ch. vulgaris* zwei ausbreitungskräftige Einwanderer aufgenommen. Eine Erklärung kann aus den Standortansprüchen der beteiligten Arten und aus dem unterschiedlichen Ablauf der Eutro-

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

phierung abgeleitet werden. Diese ging im Bodensee geradlinig voran bis zu einem Zustand, der nahezu alle Characeen ausschloß. Im Starnberger See wurde sie durch einen in den siebziger Jahren fertiggestellten Ringkanal auf einen mittleren Stand abgebremst, der weniger empfindlichen Arten die Existenz noch ermöglichte, die empfindlichen ausschloß (MELZER 1981). In diesem ökologischen System bestätigte *Nitellopsis* ihre Fähigkeit, sich eine begrenzte Eutrophierung nutzbar zu machen.

Weitere Alpen- und Voralpenseen

Im Langbürgener See bei Rosenheim standen im Juni 1981 *Nitellopsis*-Jungpflanzen an vielen Stellen. Sie waren in 1–2 m Tiefe über große Flächen verteilt, ohne eine eigene Gesellschaft zu bilden. Ihre Höhe betrug rd. 20 cm. Die meisten trugen am unteren Ende noch den „Stern", aus dem sie gekeimt waren. Der See ist ein Characeengewässer mit Charetum asperae und Ch. tomentosae. Sein Allgemeinzustand ließ auf beginnende, aber nicht weit vorgeschrittene Eutrophierung schließen. Wie sich die Jungpflanzen weiter verhalten haben, ist nicht bekannt. Immerhin erweisen auch sie die Fähigkeit der *Nitellopsis*, neue Siedlungen zu gründen.

Eine Parallele zum Bodensee und Starnberger See skizzieren LACHAVANNE & WATTENHOFER (1975) für den Genfer See. Auch dort haben die übrigen Characeen an Menge und Artenzahl abgenommen, ist *Nitellopsis* in jüngster Vergangenheit neu gefunden worden, hat *Potamogeton pectinatus* „l'explosion la plus spectaculaire depuis le siècle dernier" erlebt. Der Vorgang wird gekennzeichnet als Verringerung der Artenzahl, starke Ausbreitung einiger an die zunehmende Wasserverschmutzung angepaßter Taxa, sowie das Verschwinden nicht angepaßter Arten und rasch wachsende Besiedlungsdichte. Einzelheiten zur Gesellschaftsbildung der Characeen liegen weder aus der Vergangenheit (FOREL 1892–1904) noch aus der Gegenwart vor.

Beobachtungen in entfernten Gebieten

Balaton

Am Nordufer des Balaton hat der Verfasser beiderseits der Halbinsel Tihany längere Strecken mit dem Ruderboot befahren. Im freien Wasser wuchsen in 2–3 m Tiefe große Bestände des Najadetum marinae. Flachstrekken waren mit Inseln aus *Potamogeton perfoliatus* bedeckt. Characeen waren mit *Chara aspera* und *Ch. connivens* spärlich vertreten. Große *Nitellopsis*-Bestände fanden sich einmal dicht vor dem Schilfgürtel in ca. 1,5 m Tiefe und dreimal in den vom Röhricht freigehaltenen Gassen, die zu den Bootshäfen führen. Der Unterwasserbewuchs war in allen Fällen üppig und artenreich. In der Bucht Szerdahelyi öböl bei Alsoörs wurden notiert:

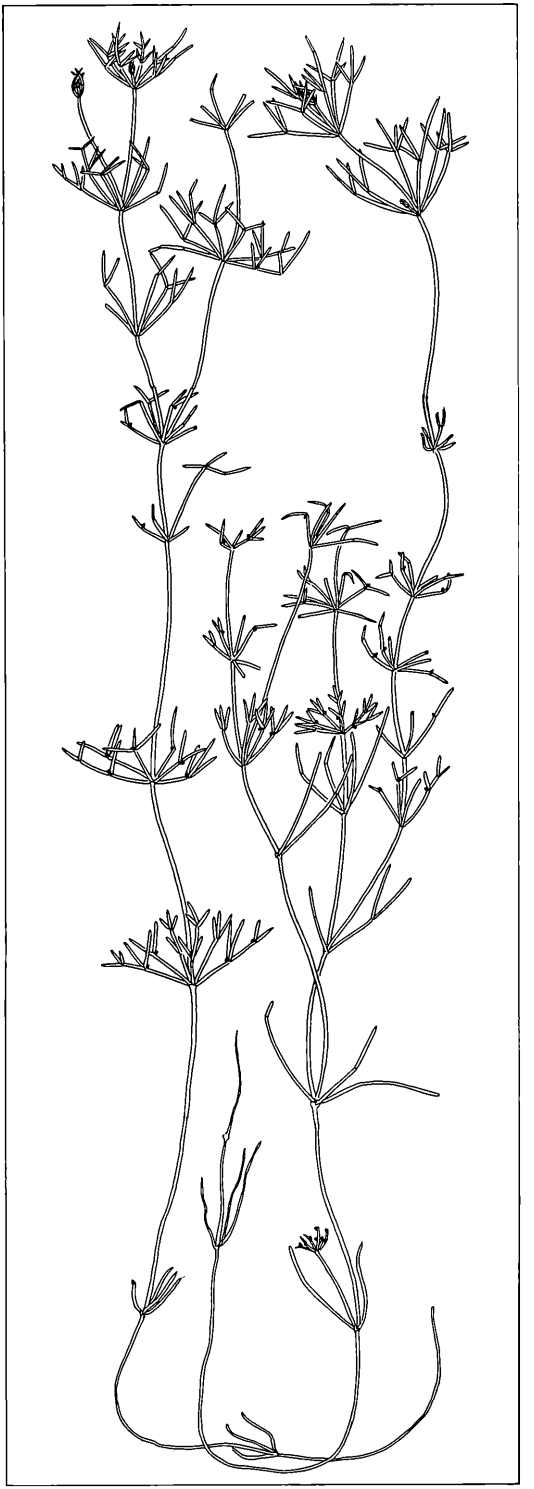

Abbildung 4. Pflanze aus dem Uhleloch mit Oogonien, letztere der Deutlichkeit halber überproportional groß gezeichnet.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

3.3 *Nitellopsis obtusa*
2.1 *Stratiotes aloides* f. *submersa*
2.2 *Utricularia vulgaris*
1.2 *Myriophyllum spicatum*
1.1 *Ceratophyllum demersum*
2.2 *Chara connivens*

An anderen Fundorten kamen *Ceratophyllum submersum* und *Potamogeton perfoliatus* hinzu. *Nitellopsis* hatte Antheridien gebildet. Oogonien wurden nicht gesehen. Im freien Wasser lichtete sich der Bestand bereits nahe am Röhricht. Das bunte Bild der Bootshäfen, die zu stark bevölkerten Campingplätzen gehören, widersprach der geläufigen Vorstellung von „menschenscheuen" Characeen. Der Verfasser hat sich allerdings belehren lassen, daß Bootshäfen ohne Motorbetrieb von Characeen nicht nur nicht gemieden, sondern geradezu gesucht werden. Ihre Zugänge werden gereinigt und gelegentlich vertieft, so daß die Pflanzen ihre Pionierfähigkeiten ausspielen können, die ihnen im altbesiedelten See weniger von Nutzen sind. Der an den Schilfgürtel des freien Wassers grenzende *Nitellopsis*-Bestand glich in Zusammensetzung und Pflanzengröße den Siedlungen in den Bootshäfen, obwohl er nur auf einer Seite vor Wellengang sichtbar geschützt war. Doch ergab sich der Eindruck einer lokalen Stillwasserzone zwischen den meterlangen *Stratiotes*-Blättern.

Das Wasser war an allen Beobachtungsstellen getrübt. Seine geringe Transparenz kann als eine der Ursachen für die Beschränkung der *Nitellopsis*-Bestände auf Flachwasser angesehen werden. Erdrückender Epiphytenbewuchs, wie ihn SUCCOW & REINHOLD (1978) als Folge der Eutrophierung beschreiben, wurde nicht beobachtet.

Der See galt früher als arm an Characeen. FILARSZKY (1931) fand in der Nähe der Halbinsel Tihany *Chara contraria, Ch. tomentosa* und *Ch. vulgaris.* Es erscheint ausgeschlossen, daß dieser Kenner *Nitellopsis* nicht bemerkt hätte, wenn diese schon damals in der Menge aufgetreten wäre, die sie heute innehat. Für die Annahme, daß die Pflanze sich erst in neuer Zeit ausgebreitet hat, spricht auch der Anlaß für die Reise des Verfassers an den See. Sie erfolgte auf Einladung von Herrn Professor I. KARPATI, Keszthely, der Aufschluß über eine neuerdings beobachtete Invasion einer Characee erbat, die sich dann als *Nitellopsis* herausstellte.

Tåkern

Der als Vogelsee berühmte Tåkern im schwedischen Östergotland war jahrzehntelang auf einer Fläche von rd. 5 x 10 km von Characeen beherrscht. Nach einer Spiegelsenkung vor 140 Jahren blieb er ein Flachsee, dessen Füllung entscheidend von der Niederschlagsverteilung abhing und dessen Wasserpflanzen von Eisschäden bedroht waren. Sein Bewuchs hat dementsprechend eine bewegte Geschichte zwischen Gedeihen, Vernichtung und Wiedererscheinen hinter sich (DU RIETZ & al. 1939, FORSBERG 1964). Ursprünglich vertreten waren *Chara aspera, Ch. hispida, Ch. fragilis, Ch. contraria* und *Ch. vulgaris.* Diese Arten kennzeichnen ein Flachgewässer in kalkreicher Umgebung. Von 1932 bis 1934 war der See ausgetrocknet. Nur das Röhricht überlebte. Nachdem er sich wieder gefüllt hatte, kam *Myriophyllum spicatum* zur Vorherrschaft, verschwand wieder und hinterließ weithin leeren Grund. *Nitellopsis* wurde zum erstenmal im Jahre 1962 in flachem Wasser neben einem Bootshafen beobachtet. 1968 und 1969 hatte sie sich ausgebreitet und bildete mit der ebenfalls neu angesiedelten *Chara tomentosa* üppige und ausgedehnte Bestände (LOHAMMAR 1970). Im Herbst 1983 fand Frau IRMGARD BLINDOW, Lund, lt. brieflicher Mitteilung *Nitellopsis*-Oogonien. Sie vermittelte mir überdies den Inhalt der unveröffentlichten Studie LOHAMMARS, wofür ihr auch an dieser Stelle gedankt sei.

Nitellopsis ist sonst aus der Südprovinz Schonen und aus dem Uppland nördlich Stockholm bekannt (WILLÉN 1957). Die Fundorte liegen 250 bis 300 km vom Tåkern entfernt. Außerdem berichtet LUNDH (1951), daß die Pflanze sich in Schonen zwischen 1887 und 1951 mindestens ausgebreitet, wenn nicht neu angesiedelt hat, obwohl der betreffende See erheblichem Abwasserzufluß ausgesetzt war.

Nitellopsis an den Grenzen ihres Verbreitungsgebietes

Niederlande

In den Niederlanden, wo tiefe Klarwasserseen fehlen, bewohnt *Nitellopsis* ausschließlich Flachgewässer, darunter auch Torfstiche (DEN HELD, DEN HELD & MAIER 1970). Die Spontanstandorte sind in den flachen Binnengewässern zu suchen, die an der Nordseeküste „Meere" genannt werden (MAIER 1972). Ausführlich beschrieben ist das repräsentative Vorkommen in dem seeartig großen, durch Torfstich beeinflußten Gewässer Botshol (WESTHOFF 1949), das seit mehreren hundert Jahren urkundlich nachgewiesen ist. *Nitellopsis* kommt in Menge vor und vergesellschaftet sich regelmäßig mit *Najas marina.* Die ebenfalls verbreitete *Chara hispida* und die seltenere *Chara aspera* bringen Annäherung an das Charetalia hispidae-Sigmetum zustande. Phanerogamen sind durch das Hydrochareto-Stratiotetum mit hohem Anteil an *Nuphar luteum* und eine *Enteromorpha-Lemna*-Gesellschaft vertreten. Letztere ist durch den Salzgehalt des oligohalinen Wassers gefördert.

Im Botshol und in den von DEN HELD & al. beschriebenen, ebenfalls relativ alten Torfstichen bildet *Nitellopsis* Oogonien. Da sie ausschließlich in 0,8–1,1 m Wassertiefe gefunden wurden, während sterile Pflanzen bis 2 m hinabsteigen, folgern die Autoren übereinstimmend mit OLSEN (1944), daß die Oogonienbildung durch erhöhten Lichtgenuß gefördert wird. Gesteigerte Fruchtbarkeit im Herbst 1968 bringen sie überdies mit dem voraufgegangenen warmen Wetter in Beziehung. Im ganzen erscheint das klare, kalkreiche, wenig eutrophierte Wasser characeenfreundlich. Zugleich machen aber Morphologie und Bewuchs dieser an der westlichen Areal-

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

grenze der *Nitellopsis* gelegenen Standorte auf erhebliche Unterschiede gegenüber den Seen im norddeutschen und polnischen Hauptverbreitungsgebiet aufmerksam. Die erhebliche Zahl älterer Funde, z. B. im Naardermeer, sowie der Rückgang der Pflanze in den letzten Jahrzehnten machen wahrscheinlich, daß *Nitellopsis* in den niederländischen Flachgewässern alteingebürgert ist. Ihr aktuelles Verhalten kann nicht dem „Hochwandern" der jungen Pioniersiedlungen in anderen Gebieten gleichgesetzt werden.
Für altansässiges Vorkommen spricht ein Nachweis aus dem Groote Meer bei Emden, einem Flachsee in einem Niedermoorgebiet (JANSSEN 1967), der den niederländischen Meeren ähnelt. Die 1845 gesammelten, sehr kleinen Pflanzen fanden sich im Herbar des Überseemuseums Bremen unter der Bezeichnung *Nitella translucens.* Umpräparierte Exemplare enthält die Exsikkatensammlung von W. & H. KRAUSE. Dagegen kann ein Fund in einem Baggersee im Stadtbereich Bremen nicht anders als durch aktuellen Diasporen-Ferntransport erklärt werden. *Nitellopsis* wurde 1980 in jungen einzelnstehenden Exemplaren von Herrn H. KUHBIER entdeckt. Das bisher kaum eutrophierte Gewässer „Kuhgrabensee" liegt in einer Moormarsch zwischen Niedermoor und Talsand (Umweltatlas o. J.). Der See, der für Badebetrieb gesperrt ist, war in der kurzen Zeit seines Bestehens einem tiefgreifenden Wechsel des Bewuchses unterworfen, dem sich *Nitellopsis* nicht entziehen konnte. 1981 wurde sie nicht wiedergefunden. Dem Sanduntergrund entsprechend wuchsen im Kuhgrabensee keine basiphilen Characeen, wohl aber in großer Menge die euryözischen Arten *Chara vulgaris* und *Ch. fragilis.* Der Standort ist nicht optimal für *Nitellopsis,* so daß ihr Verschwinden nicht überrascht.

Frankreich
Nach den knappen Angaben bei GADECEAU (1909) und CORILLION (1957, 1975) wächst *Nitellopsis* in Frankreich überwiegend in 1–2 m Wassertiefe. Eine Ursache für diese Beschränkung dürfte in der großen Verbreitung braungefärbten Wassers in den französischen „Lacs-Étang" liegen, die ichthyologisch durch Schleie (*Tinca vulgaris*), Hecht (*Esox lucius*) und Brachsen (*Abramis brama*) charakterisiert sind. GADECEAU (1909) gibt für das *Nitellopsis*-Gewässer Lac du Grand-Lieu Sichttiefen von rd. 1,5 m an. Vergesellschaftet findet sich die Pflanze teils als untergeordneter Begleiter im Charetum hispidae, teils in Menge im Nitelletum translucentis (CORILLION 1957). Im fremden Miieu der atlantischen Ordnung Nitelletalia flexilis bildet sie äußerst selten Gametangien. Über Ausbreitungsvermögen in naturnahen Gewässern liegen keine Beobachtungen vor. Doch sind geschlossene Bestände in Kanälen bekannt. Vermerkt sei schließlich die rd. 400 km breite Lücke zwischen dem südwestdeutschen und dem westfranzösischen Teilareal (CORILLION 1957, Karte 55). Zwischen dem letzteren und den portugiesischen Siedlungen liegen nochmals 600 km, in denen ein einziger Fundort aus Spanien bekannt ist.

Portugal
Aus Portugal kennt der Verfasser typisches Nitellopsidetum aus dem Klarwassersee Barrinha de Mira südlich Aveiro, wo die Gesellschaft in 3–5 m Tiefe steht. Die größte Ausdehnung erreicht Charetum hispidae (polyacanthae) in 2–3 m Tiefe. Im ufernahen Flachwasser siedelt Charetum asperae. Phanerogamen sind spärlich vertreten. *Nitellopsis* wächst außerdem zerstreut in einer geschlossenen Potamogetonetalia-Gesellschaft im eutrophierten Flachsee Lagoa de Salgoio nördlich Figueira da Foz. Wenige hundert Meter vom See entfernt fand sie sich auch in drei rd. 4 m tiefen Brunnen, die der Feldbewässerung dienen. Sie liegen in lockerem Sand mit hochstehendem Grundwasser. Die Pflanzen erreichen 2 m Höhe, bilden bis zu 7 Quirle an einem Sproß und sind kräftig entwickelt. Daß die Brunnen vom See her besiedelt wurden, ist anzunehmen. Ob die Diasporen durch das Grundwasser oder durch Tiere eingebracht wurden, erscheint bedeutungslos gegenüber der Tatsache, daß *Nitellopsis* einen anthropogenen Standort in Besitz nehmen konnte.

Finnland
Ein Beispiel aus dem nördlichen Grenzgebiet des *Nitellopsis*-Areals beschreibt LUTHER (1951). In einer tief einschneidenden Bucht des Finnischen Meerbusens wurde die Pflanze im Jahre 1871 zum ersten Mal bemerkt. Sie ist bis heute erhalten geblieben. Hinweise auf störende Einflüsse bestehen nicht. *Nitellopsis* erreicht ihre untere Tiefengrenze bei 2,5–3 m, wofür Lichtmangel als Ursache angenommen wird. Andererseits meidet sie die Phanerogamenbestände des Flachwassers. Meist wächst sie „fleckweise" oder in kleinen Gruppen. Oogonien wurden nicht gefunden. Der Beschreibung zufolge handelt es sich um eine alte Ansiedlung, die unter suboptimalen Bedingungen nicht die größtmögliche Wuchskraft erreicht.

Diskussion der Befunde

Der Blick über das europäische Gesamtareal der *Nitellopsis obtusa* macht ein differenziertes Verhalten sichtbar. In ihrem Verbreitungszentrum, das in den großen *ß*-mesosaproben Seen Norddeutschlands und Polens liegt, zieht sich die Pflanze ins Tiefwasser zurück, wo sie eine exklusive Einartgesellschaft bildet. Sie entfaltet hohe Wüchsigkeit, beschränkt sich aber auf vegetative Vermehrung. In einem küstennahen Arealsaum, der sich von Finnland über die Niederlande, Frankreich bis Portugal erstreckt, kommt sie vorwiegend im Flachwasser vor. Hier fügt sie sich in artenreiche Phanerogamengesellschaften ein. In den niederländischen Gewässern wurden wiederholt Oogonien gefunden. Eine dritte geographisch umgrenzte Verhaltensweise zeigt *Nitellopsis* in der Oberrheinebene, wo sie mäßig tiefe Altwasser

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

und Baggerseen bewohnt. Hier vergrößerte sie in den letzten Jahrzehnten in erstaunlichem Ausmaß ihre Wuchskraft, bildete Oogonien in großer Menge und entwickelte erdrückende Dominanzbestände.

Der Gewinn an Vitalität ist von zahlreichen neueren Autoren registriert worden. Als seine Ursache wird die Förderung der Pflanze durch die zunehmende Eutrophierung der Gewässer vermutet. Die vorliegende Mitteilung bemüht sich um eine ordnende Überschau über die bekanntgewordenen Einzelheiten. Sie orientiert sich an der Gegenüberstellung älterer und neuerer Beobachtungen sowie an der Frage nach der Empfindlichkeit der Pflanze gegen Eutrophierung. *Nitellopsis* war bisher stillschweigend der Vorstellung unterworfen, daß „die" Characeen durch vermehrte Nährstoffzufuhr beeinträchtigt, oft sogar vertrieben werden, ohne daß der Versuch einer Differenzierung gemacht wurde. Die Erörterungen sollen vom Nitellopsidetum der *β*-mesosaproben Characeen-Coregonenseen der norddeutschen Jungmoräne ausgehen, die den Prototyp der Gesellschaft hervorgebracht haben.

Diese Seen werden von Einartgesellschaften weniger Characeen beherrscht, von denen das Nitellopsidetum die größte, für Makrophyten zugängliche Tiefe erreicht. Phanerogamen bleiben auf sehr geringe Anteile beschränkt. Die Exklusivität der Characeen ist deswegen bemerkenswert, weil sie von zerbrechlich-hinfälligen Pflanzen ausgeht. Sie beruht mit hoher Wahrscheinlichkeit auf einem anderen Mechanismus als bei den Einartgesellschaften robuster, fest verwurzelter Pflanzen, z. B. beim Caricetum gracilis. Eher drängt sich die Vorstellung auf, die Characeen müßten über ein allelopathisches Abwehrvermögen verfügen, das von ihren spezifischen schwefelhaltigen Inhaltsstoffen ausgehen könnte. Einem solchen System muß trotz aller Wirksamkeit größere Empfindlichkeit zugeschrieben werden als einer auf mechanische Festigkeit gegründeten Exklusivität. Dem entspricht das mehrfach beobachtete Zusammenbrechen frohwüchsiger Characeenbestände, das ohne grob wahrnehmbare Störung eintritt.

Die *Nitellopsis*-Seen haben noch kein vorgeschrittenes Reifestadium im Sinne THIENEMANNS (1925) erreicht und bewahren einen frühen Zustand nacheiszeitlicher Vegetationsentwicklung. Vor allem war ihr Tiefwasser keinen schnell eingreifenden Veränderungen unterworfen. Dementsprechend liegt es nahe, auch ihren Characeensiedlungen hohes Alter zuzuschreiben. Der Verfasser kennt keinen Altersnachweis für das Nitellopsidetum, wohl aber für das Charetum tomentosae, das zu den hochsteten Kontaktgesellschaften des Nitellopsidetum gehört. Neolithische Seekreideablagerungen vom Ausfluß der Limmat aus dem Zürichsee (zur Lokalisierung vgl. JACOMET-ENGEL 1980) enthielten nahezu ausschließlich die Oosporen von *Chara tomentosa* in großer Menge, dazu vereinzelt Diasporen von *Chara hispida* und *Najas marina*. Damit wird ein rd. 5000 Jahre altes Charetum tomentosae erkennbar. Es stand an einem Platz, an dem BRAUN (1846) noch in der Neuzeit „*Chara tomentosa* in ungeheuren Mengen den Seeboden bedeckend" fand.

Demnach dürfen die Characeensiedlungen der tiefen Klarwasserseen als eine seit altersher beständige, weil ungestörte, zugleich aber empfindliche Biozönose angesehen werden. Die neuerdings allgemein einsetzende Eutrophierung löst ihr Gefüge auf und vertreibt die Characeen (JAAG 1949). Die Tiefwassersiedlungen des Nitellopsidetum verlieren bereits durch die von der Eutrophierung bewirkte Trübung ihre Existenzmöglichkeit. Auf den ersten Blick muß es überraschen, daß eine Pflanze aus einer hochspezialisierten, altersstarren, am Rande der pflanzlichen Ökumene dahinvegetierenden Gesellschaft, die überdies auf geschlechtliche Propagation verzichtet hatte, sich neuerdings robust in abweichende Lebensräume eindrängt. Ebensosehr überrascht das gehäufte Auftreten ihrer Oogonien, die früher äußerst selten beobachtet wurden. Doch besteht der Gegensatz zwischen dem Verharren in altgefestigter Einartgesellschaft und geschmeidigem Eindringen in abweichende Standorte nicht bei *Nitellopsis* allein. Zusammenfassend zur ganzen Characeenfamilie sagt KRAUSE (1969, S. 223): „Mit ihrer Fähigkeit, unter geeigneten Bedingungen hochaktiv als Pionierpflanzen aufzutreten, andererseits ihren Stoffumsatz auf ein Minimum zu beschränken und lange Zeit nahezu unverändert zu verharren, verkörpern die Characeen einen Reaktionstyp, der im Pflanzenreich nicht alltäglich ist." *Nitellopsis* verhält sich also neuerdings nicht abnorm, sondern höchstens überraschend, weil früher wenig Gelegenheit bestanden hatte, auf die weitgespannten Möglichkeiten ihres Verhaltens zu achten.

Den Schlüssel zum Verständnis bietet mit hoher Wahrscheinlichkeit ihr besonderes Verhältnis zur Eutrophierung. Da letztere erst seit wenigen Jahrzehnten zu ausgebreiteter Wirkung gekommen ist, kann sie als Auslöser eines neuen Verhaltens in Betracht gezogen werden. Diese prinzipiell einleuchtende Erklärung muß noch große, in das Gebiet der Physiologie reichende Fragen offenlassen. Sie betreffen die inneren Zusammenhänge der Eutrophierungsfestigkeit, die dem Verhalten der meisten Characeen zuwiderläuft. Hier bedarf wohl auch die genetische Isolierung der stammesgeschichtlich alten monotypischen Gattung *Nitellopsis* der Beachtung. Ebenso gibt die plötzliche Belebung der Oogonienbildung Rätsel auf. Seitens der Vegetationskunde müßte noch mehr Material zum Zeitablauf und zu den örtlichen Besonderheiten der neuen Siedlungen gesammelt werden. Aufschlußreich wird vor allem sein, ob sie sich auf Dauer halten können.

Hier gewinnt der im Text beschriebene Baggersee in Gemarkung Altenheim Interesse, weil er einerseits eine Neuansiedlung beherbergt, andererseits seine Wasserqualität 40 Jahre lang stabil gehalten hat. Er läßt Einsichten erwarten, die mehr sind als Augenblicksbilder. Die Konstellation, die ihn zum einzigen sicheren Großfundplatz Europas für reife *Nitellopsis*-Oogonien gemacht hat, darf im Zusammentreffen eingeschwemm-

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

ten Ackerbodens mit dauerndem Grundwasserzutritt erblickt werden. Sie hält eine gebremste Eutrophierung aufrecht, die von Nitellopsis zur Bildung überdurchschnittlich kräftiger und fruchtbarer Pflanzen ausgenutzt werden kann. Vom warmen Klima der Oberrheinebene dürfte eine zusätzlich fördernde Wirkung auf die Oogonienbildung ausgehen.
Das abweichende Verhalten der Pflanze in den westeuropäischen Flachgewässern bedarf einer besonderen Betrachtung, die hier nicht versucht werden soll.

Literatur

BAUMANN, E. (1911): Die Vegetation des Untersees (Bodensee). – 554 S., 11 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).

BRAND, F. (1896): Über die Vegetationsverhältnisse des Würmsees und seine Grundalgen. – Bot. Cbl. 1896, **1**: 2–13; Dresden.

BRAUN, A. (1847): Übersicht der Schweizerischen Characeen. – Neue Denkschr. Schweiz. Ges. Naturwiss., **10** (3): 1–23; Zürich.

DAMBSKA, I. (1961): Plant Communities of Lakes in the Region of Sieraków and Miedzychód (poln. m. engl. Zus.). – Poznańskie Tow, Przyjaciol Nauk, Math.-Przyrod. Biolog., **23**, 4: 3–120, 14 Tab.; Poznań.

DEN HELD, A. J., DEN HELD, J. J. & MAIER E. X. (1970). – Waterplanten en waterplanten-vegetaties in de plassen van de Haak bij Slikkendam (Z.-H.). – Gorteria, **5**: 21–35; Amsterdam.

DOLL, R. (1979 a): Der Waschsee bei Mechow (Kreis Neustrelitz). – Natur und Naturschutz in Mecklenburg, **15**: 81–89; Greifswald-Waren.

DOLL, R. (1979 b): Die Vegetation des Langhäger Sees (Kreis Neustrelitz). – Gleditschia, **7**: 259–271; Berlin.

DU RIETZ, G. E. et al. (1939): Zur Kenntnis der Vegetation des Sees Tåkern. – Acta Phytogeogr. Suecica, **12**, 65 S., 7 Taf.; Uppsala.

FOERSTER, F. (1889): Übersicht der badischen Characeen. – Mitt. Bad. Bot. Verein, **67/68**; 133–142; Freiburg i. Br.

FOREL, F.-A. (1892–1904): Le Léman. Monographie Limnologique. – 3 Bände, Lausanne (Rouge).

FORSBERG, C. (1964): The vegetation changes in Lake Tåkern. – Svensk. Bot. Tidskr., **58** (1): 1–44; Uppsala.

FORSBERG, C. & FORSBERG, B. (1969): Some limnological features of Lake Langsjön, Björklinge. – Sv. Bot. Tidskr., **63** (1): 49–71; Uppsala.

GADECEAU, E. (1909): Le Lac de Grand-Lieu. Monographie Phytogéographique. – 155 S., 1 Karte; Nantes (Dugas).

GRAMBAST, L. & SOULIÈ-MÄRSCHE, I. (1972): Sur l'ancienneté et la diversation des *Nitellopsis* (Charophytes). – Paléobiologie continentale, **3** (3): 1–14; Montpellier.

GROVES, J. & BULLOCK- WEBSTER, G. R. (1924): British Charophyta, Vol. II. – 129 S., 15 Taf.; London (Ray Society).

HOLTZ, L. (1903): Characeen. – In: Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, **4** (1): 1–136; Leipzig (Bornträger).

JAAG, O. (1949): Die neuere Entwicklung und der heutige Zustand der Schweizer Seen. – Verh. Int. Verein. theor. u. angewandte Limnologie, **10**: 192–209; Stuttgart.

JACOMET-ENGEL, ST. (1980): Botanische Makroreste aus den neolithischen Seeufersiedlungen des Areals „Pressehaus Ringier" in Zürich (Schweiz). – Vierteljschr. Naturf. Ges. Zürich, **102** (2): 73–163.

JANSSEN, TH. & al. (1967): Gewässerkunde Ostfrieslands. – 317 S.; Aurich.

JESCHKE, L. & MÜTHER, K. (1978): Die Pflanzengesellschaften der Rheinsberger Seen. – Limnologica, **11** (2): 307–353; Berlin.

KARCZMARZ, K. (1980): Zone Distribution of Stoneworts in Deep Carst Lakes of the Łęczna and Wlodawa Lake District (poln. m. engl. Zus.). – Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska, **35**, C; 43–53; Lublin.

KOPECKÝ, K. (1984): Der Apophytisierungsprozeß und die Apophytengesellschaften des Galio-Urticetum mit einigen Beispielen aus der südwestlichen Umgebung von Praha. – Folia Geobot. Phytotax. **19** (2): 113–138; Praha.

KRAUSCH, H.-D. (1964): Die Pflanzengesellschaften des Stechlinsee-Gebietes. I. Die Gesellschaften des offenen Wassers. – Limnologica **2** (2): 145–203; Berlin.

KRAUSE, W. (1969): Zur Characeenvegetation der Oberrheinebene. – Arch. Hydrobiol./Suppl., **35**: 202–253; Stuttgart.

KRAUSE, W. (1980): Zur Gesellschaftsbildung der Characeen in der Oberrheinebene. – Phytocoenologia, **7**: 305–317; Stuttgart.

KRAUSE, W. (1981 a): Die Sigma-Assoziation als Kriterium der Abgrenzung von Characeengesellschaften. – Ber. Sympos. Internat. Verein. Vegetationskde. Rinteln 1980: 149–167; Vaduz.

KRAUSE, W. (1981 b): Characeen als Bioindikatoren für den Gewässerzustand. – Limnologica, **13**: 399–418; Berlin.

LACHAVANNE, J.-B. & WATTENHOFER, R. (1975): Contribution à l'étude des Macrophytes du Léman. – Commiss. Internat. Protection des Eaux du Léman contre la Pollution. 147 S., 1 farb. Luftbild; Genf.

LANG, G. (1967): Die Ufervegetation des westlichen Bodensees. – Arch. Hydrobiol./Suppl., **23** (4): 437–574; Stuttgart.

LANG, G. (1968): Vegetationsänderungen am Bodenseeufer in den letzten hundert Jahren. – Schr. Ver. Gesch. Bodensee u. Umgebung, **85**: 295–319; Konstanz.

LANG, G. (1981): Die submersen Makrophyten des Bodensees – 1978 im Vergleich mit 1967 – Internat. Gewässerschutzkommission für den Bodensee. Ber. Nr. **26**, 64 S.

LOHAMMAR, G. (1970): Redogörelse för Tåkernundersökningar, stencilerat, Uppsala. – Ms. für die Königlich Schwedische Landwirtschaftsverwaltung.

LUNDH, A. (1951): Some aspects of the higher aquatic vegetation in the lake Ringsjön in Scania. – Bot. Not., **1**: 22–31; Lund.

LUTHER, H. (1951): Verbreitung und Ökologie der Höheren Wasserpflanzen im Brackwasser der Ekenäs-Gegend in Südfinnland. I. Spezieller Teil. – Acta Bot. Fenn., **50**: 1–370; Helsingfors.

MAIER, E. X. (1972): De Kranswieren (Charophyta) van Nederland. – Wetensch. Mededel. Koninkl. Ned., Natuurhist. Veren., **93**, 32 S., 12 Taf.; Hoorn.

MELZER, A. (1981): Veränderungen der Makrophytenvegetation des Starnberger Sees und ihre indikatorische Bedeutung. – Limnologica, **13** (21): 449–458; Berlin.

MIGULA, W. (1897): Die Characeen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. In: Rabenhorsts Kryptogamenflora, **5**: 765 S.; Leipzig (Kummer).

NÖTZOLD, TH. (1962): Die Bestimmungsmöglichkeiten der Tectochara-Oogonien aus dem Pleistozän. – Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br., **52**: 173–183; Freiburg i. Br.

NÖTZOLD, TH. (1977): *Nitellopsis obtusa* (Desvaux) J. GROVES und *Lychnothamnus barbatus* (MEYEN) v. LEONHARDI – Lebende Fossilien? – Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br., **67**: 217–234.

OLSEN, S. (1944): Danish Charophyta. – Kongl. Danske Vi-

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

densk. Selsk. Biol. Skrifter, **3** (1): 240 S.; Kopenhagen.
SAUER, F. (1937): Die Makrophytenvegetation ostholsteinischer Seen und Teiche. – Arch. Hydrobiol./Ergänzungsband, **6**: 431–592; Stuttgart.
SUCCOW, M. & REINHOLD, A. (1978): Das Vegetationsgefüge eines jungpleistozänen Klarwassersees und seine Belastbarkeit. – Limnologica, **11** (2): 355–377, 1 Karte, 9 Tafeln, 3 Farbluftbilder; Berlin.
THIENEMANN, A. (1924): Die Gewässer Mitteleuropas. – In: Handbuch der Binnenfischerei. Herausg. v. DEMOLL, R. und MAIER, H. N., **1**: 3–84; Stuttgart (Schweizerbart).
Umweltatlas (o. J.): Bremer Umweltatlas. – Herausg. v. Bremer Senator für Gesundheit und Umweltschutz: 22 S., 9 Ktn.; Bremer Bürger-Service.
WESTHOFF, V. (1949): Landschap, Flora en Vegetatie van de Botshol nabij Abcoude. – Uitg. Stichting „Comm. voor de Vecht en het O. en W. Plassengebied" 102 S.; Baambrugge.
WILLÉN, T. (1957): On the distribution of *Nitellopsis obtusa* around the Baltic. – Bot. Not., **110** (3): 313–320; Lund.

Nachtrag während des Druckes

In letzter Zeit sind dem Verfasser Nachrichten über Neufunde von *Nitellopsis obtusa* aus dem Laacher See und dem Chiemsee zugegangen (Dr. A. MELZER, München). Im holländischen Botshol hat sich *Nitellopsis* stark ausgebreitet und bildet reichlich Oosporen (Dr. E. X. MAIER, Castricum).

Ähnlichkeit des Verhaltens verbindet *Nitellopsis* mit der von K. KOPECKÝ (1984) im Zusammenhang mit Ruderalpflanzen diskutierten „Apophytisierung". Sie besteht im Zerfall der Gesellschaftstreue zu autochthonen und dem Eindringen in anthropogene Gesellschaften.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Carolinea - Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland

Jahr/Year: 1985

Band/Volume: 42

Autor(en)/Author(s): Krause Werner

Artikel/Article: Über die Standortsansprüche und das Ausbreitungsverhalten der Stern-Armleuchteralge Nitellopsis obtusa (Desvaux) J. Groves 31-42