©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz	N.F. 17	2	219-260	1999	Freiburg im Breisgau 23. September 1999

Aspekte der Biologie und Ökologie von Arten der Zwergbinsenfluren

von

PETER POSCHLOD, JÖRG BÖHRINGER, SABINE FENNEL, CHRISTIAN PRUME & ANKE TIEKÖTTER, Marburg *

Zusammenfassung: Ausgewählte Aspekte der Biologie und Ökologie von Zwergbinsenarten werden vorgestellt.

Untersuchungen zur saisonalen und langfristigen Vegetationsdynamik im Gelände und solche unter kontrollierten Bedingungen in Wasserbecken haben gezeigt, daß die Arten der ausgewählten Standorte (Flußufer, Flachwasserseen, Teiche) hinsichtlich des hydrologischen Regimes unterschiedliche Nischen besitzen. Während die meisten Arten nur nach Trockenfallen unter nassen und/oder feuchten Bedingungen auflaufen, gibt es daneben auch Arten, die unter Wasser keimen, sich etablieren und sogar reproduzieren können. Allerdings etabliert sich unter letzteren Bedingungen immer nur ein Teil der Individuen einer „Diasporenpopulation". Die notwendigen offenen und konkurrenzarmen Standorte können durch extreme Hochwasserereignisse aufrechterhalten werden. Eine natürliche Neuschaffung von Standorten, z.B. in Umlagerungsstrecken in unbeeinflußten Flußstrecken, ist heute unterbunden. Allerdings wurden bis vor kurzem durch die Anlage von Teichen und ihrer entspechenden Bewirtschaftung, die Freilandhaltung von Schweinen in Auenbereichen oder Ackerbau auf überflutungsgefährdeten Standorten zahlreiche neue Nischen geschaffen, die den Arten auch bei „ungeeigneten" hydrologischen Regimen durch entweder gelegentliches Ablassen des Wasserkörpers (Teiche) bzw. durch die Offenboden schaffenden Störungen (Schweine, Ackerbau) eine Etablierung ermöglicht haben. Der heute zu beobachtende Rückgang der Zwergbinsenfluren und ihrer Arten ist deshalb nicht nur auf wasserbauliche Maßnahmen an Flüssen bzw. die Entwässerung von Flachwasserseen zurückzuführen, sondern auch in der Aufgabe traditioneller Landnutzungsformen zu sehen.

Entsprechend der jahreszeitlich nur während eines Teils der Vegetationsperiode und über längere Zeiträume hinweg oft nur gelegentlichen Verfügbarkeit der Nischen sind die Arten an eine hohe Ausbreitungsfähigkeit über die Zeit angepaßt. Die Diasporen können möglicherweise nicht nur Jahrzehnte, sondern sogar mehr als ein Jahrhundert unter Bedingungen überdauern, die den Arten kein Auflaufen ermöglichen. Auf kurzfristig geeignete Standortbedingungen können die Arten sofort reagieren, da eine Dormanz durch entsprechende Umweltfaktoren (z.B. kon-

* Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. PETER POSCHLOD, Dipl.-Biol. JÖRG BÖHRINGER, Dipl.-Biol. SABINE FENNEL, Dipl.-Biol. CHRISTIAN PRUME, Dipl.-Biol. ANKE TIEKÖTTER, Naturschutz II/ Fachbereich Biologie, Philipps-Universität, D-35032 Marburg

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

stante Temperaturen, Beschattung, Dunkelheit) nur erzwungen ist. Eine hohe Keimungsrate tritt nur bei „optimalen" Bedingungen auf. Unter diesen Bedingungen findet eine Keimung über die ganze Vegetationsperiode hinweg statt. So reicht den *Limosella aquatica*-Populationen am Rhein ein Auflaufen noch Anfang Oktober aus, um sich erfolgreich zu reproduzieren. Unter Wasser aufgelaufene Individuen wachsen nach dem Trockenfallen weiter und reproduzieren sich. Diese hohe Plastizität der Diasporen- und der adulten Population kennzeichnet alle Arten und ermöglicht ihnen neben der Tatsache der extrem dauerhaften Diasporenbank das langfristige Überleben. Das letztgenannte Merkmal läßt auch die tatsächliche Gefährdung der Arten der Zwergbinsenfluren vergleichsweise gering erscheinen, wenn unter der Voraussetzung entsprechender Standortbedingungen durch entsprechende Maßnahmen („Störung") konkurrenzarme Offenbodenbedingungen geschaffen würden.

Summary: Selected aspects on the biology and ecology of Nanocyperion species are presented. - Studies on the seasonal and long-term vegetation dynamics and under experimental conditions in water basins have shown, that the species of the selected habitats (river banks, shallow lake with strongly fluctuating water levels, ponds) have different niches with respect to the hydrological regime. Whereas most of the species only establish after drainage under wet or moist conditions there are few species such as *Schoenoplectus supinus* and *Limosella aquatica* which germinate and reproduce (only *Limosella*) under water. However, the number of individuals is much lower under flooded conditions. The necessary conditions, open soil and no or few other competitive species, are maintained by extreme flooding events which can destroy e.g. reed stands which spread to the open places. A „natural" establishment of new habitats, e.g. banks in rivers, is very rare today due to the extensive correction and management of rivers. However, until recently many new suitable habitats were created by man such as ponds, herding pigs in floodplain pastures or by ploughing on occasionally flooded sites which allowed species of the Nanocyperion to establish after occasional drainage of the ponds or after management creating soil disturbances. The actual decrease and threat of the species, therefore, can be attributed not only to the correction and hydrological management of rivers and shallow lakes but mainly to the abandonment of traditional land use forms in occasionally flooded habitats.

With respect to the niches which are seasonally mostly only for a short period and on a long-term only occasionally available species are adapted to the dispersal in time which means a very permanent seed bank. Seeds can probably survive in the soil/sediment not only for decades but for more than hundred years. Species are adapted to the short-term availability of suitable habitat conditions that the dormancy is only enforced, that means germination is only inhibited by unfavourable environmental conditions such as constant temperatures, shading or darkness. If germination occurs under non-optimal conditions the rate is strongly reduced which shows the high plasticity of the seed population of Nanocyperion species in this respect and guarantees that at least part of the population survives in the seed bank. The high phenotypic plasticity of both, the seed and the adult population, is very characteristic these species which occur in these „unpredictable" habitats. Germination takes place throughout the whole vegetation period under optimal conditions. A drainage only at the beginning of october is still enough that germination takes place and individuals reproduce successfully. Individuals of *Limosella aquatica* which germinate under water grow on after drainage. With respect to the

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

character peristence of the seed bank species seem not to be threatened as it may be stated in Red Data Books if occasional disturbance management in sites of former occurrence create respective open niches.

Einleitung:

„Zwergbinsen" gelten aufgrund ihres seltenen und sporadischen Auftretens als botanische „Kostbarkeiten" (ELLENBERG 1996). Häufig in unterschiedlichster Vergesellschaftung wachsen sie in einer Vielfalt von Standorten von Flußufern, Schlammböden in Teichen, Waldwegen etc., die entweder durch starke Wasserspiegelschwankungen oder langanhaltende Feuchtigkeit gekennzeichnet sind. Sowohl die Standorte als auch deren Arten haben bereits seit langer Zeit Wissenschaftler fasziniert.

MOOR (1936) bearbeitete als erster vergleichend Vegetation und Standort. Die dort angewandte soziologische Gliederung wurde später von PIETSCH (1963, 1973) überarbeitet. Heute läßt das häufig vereinzelte Vorkommen vieler Arten, v.a. bedingt durch das Verschwinden der für diese Arten charakteristischen Standorte in einer traditionellen Kulturlandschaft (z.B. die Kleinlings-Hornmoos-Gesellschaft in den Mulden zwischen Wölbäckern [„Muldenäcker", vgl. MOOR 1936, S. 46]; Zypergras-Gesellschaft auf langfristig nassen Trittstellen in extensiven Viehweiden [vgl. MOOR 1936, S. 110]) diese ursprüngliche Gliederung oft nur schwer nachvollziehen oder sie sind untrennbar verzahnt mit Therophytenfluren der Zweizahn- und Melden-Ufergesellschaften.

In dieser Arbeit stehen deshalb v. a. die heute noch häufigeren Gesellschaften, die an Flußufern und am Rande von Flachwasserseen vorkommende Zypergras-Schlammkraut-Gesellschaft (Cypero-Limoselletum) und die für Teichböden typische Teichriet-Böhmerseggen-Gesellschaft (Eleochari-Caricetum bohemicae) im Mittelpunkt. Unter den Arten, die hier näher betrachtet werden, wurden nur solche ausgewählt, die als typische Arten der Zwergbinsenfluren gelten (ELLENBERG 1996). Aufgrund der Artenvielfalt auf den untersuchten amphibischen Standorten wurde auf eine umfassende vegetationskundliche Darstellung verzichtet. Nur bei der Beschreibung der Vegetationsdynamik wurden ausgewählte, konkurrierende oder für ein jeweiliges hydrologisches Regime typische Arten zusätzlich dargestellt.

Auch die Biologie dieser Arten hat bereits sehr früh die Aufmerksamkeit der Botaniker auf sich gezogen. Bereits DARWIN (1859) setzte sich damit auseinander "what enormous ranges many fresh-water and even marsh-species (hierzu zählen die Zwergbinsen, Anm. d. Autors) have". Er bemerkte: „I think favourable means of dispersal explain this fact. I have before mentioned that earth occasionally, though rarely, adheres in some quantity to the feet and beaks of birds. Wading birds, which frequent the muddy edge of ponds, if suddenly flushed, would be the most likely to have muddy feet. Birds of this order I can show are the greatest wanderers ...". Damit stellte er bereits die wahrscheinlich häufigste Ausbreitungsmöglichkeit von Zwergbinsenarten auf entsprechenden Standorten fest, die von KERNER VON MARILAUN & HANSEN (1921) bestätigt wurde (vgl. auch BERNHARDT 1989). DARWIN (1859) wies aber noch ein weiteres typisches Merkmal von Arten auf Schlammböden nach, das Vorhandensein einer Samenbank im Sediment: "I do not believe that botanists are aware how charged the mud of ponds is with seeds: ... I took in February three table-spoonfuls of mud from three different points, beneath

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

water, on the edge of a little pond; this mud when dry weighed only 6 ¾ Ounces; I kept it covered up in my study for six months, pulling up and counting each plant as it grew; the plants were of many kind (ob Zwergbinsen?, Anm. des Autors), and were altogether 537 in number; and yet the viscid mud was all contained in a breakfast cup!". SALISBURY (1942, S. 192) vermutete erstmals eine über Jahrzehnte persistente Diasporenbank der Zwergbinsenarten der Teichbodengesellschaften: "That the seeds of such plants do actually remain dormant for long periods in the mud is shown by the fact that viable seeds have been obtained by the writer from the floor of a reservoir at a depth of from six to twelve inches below the surface of the caked mud, and rare species sometimes appear in vast numbers in localities where they have not been seen for many years, and where too a suitable situation for their growth may not have been available for a considerable period". Auch vermutete er schon damals, daß dies für die in diesen Gesellschaften vorkommenden Kryptogamen – er nennt *Botrydium granulosum* und *Riccia crystallina* (= *R. cavernosa*) – ebenso gilt.

Der gleiche Autor beschäftigte sich später mit ausgewählten Aspekten der Keimungsbiologie der „Pionierarten" auf Schlammböden (die meisten gehören zu den sog. Zwergbinsenarten – Anm. des Autors; SALISBURY 1970, vgl. auch für einzelne Arten SALISBURY 1967a, b, c, 1969). Er stellte fest, daß die meisten Arten keine angeborene Dormanz besitzen, d.h. die Keimbereitschaft nur durch externe Faktoren geregelt wird, und daß Licht eine wichtige Voraussetzung für die Keimung ist. In einer vorhergehenden Arbeit (SALISBURY 1942) wies er bereits nach, daß diese Arten eine hohe reproduktive Kapazität besitzen, d.h. sehr viele Diasporen produzieren. Allerdings sind viele Arten in ihrer reproduktiven Kapazität sehr plastisch. So ist diese u.a. vom Zeitpunkt des Auflaufens und der damit verbliebenen Dauer der Vegetationsperiode abhängig (CUMMING 1959, SALISBURY 1970).

Die hohe phänotypische Plastizität der Arten „amphibischer Standorte" hat bereits GLÜCK (1905 ff) schon Anfang diesen Jahrhunderts zu umfangreichen Untersuchungen angeregt. Im Rahmen seiner „Biologischen und morphologischen Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse" beschäftigte er sich v.a. mit der phänotypischen Plastizität der Keimlinge und adulten Pflanzen unter besonderer Berücksichtigung des Wasserhaushaltes (Wassertiefe, Wasserstandsschwankungen) beschäftigt (vgl. Tab. 1). Er stellte fest, daß die Plastizität der von ihm untersuchten Arten bezüglich der amphibischen Standort enorm groß ist. Arten der Zwergbinsengesellschaften werden aber ausschließlich hinsichtlich der „Formenmannigfaltigkeit" in Abhängigkeit vom Wasserstand beschrieben (GLÜCK 1911). In diesem Zusammenhang muß auch auf die Arbeit von VON LAMPE (1996) verwiesen werden. Sie beschrieb erstmals die Vielfalt der Wuchsformen der einzelnen Arten als „strukturelle Anpassungserscheinungen an eine ephemere Lebensweise". Mit Hilfe von umfangreichen Wuchsrhythmusanalysen, die zahlreiche Aspekte innerhalb der Lebensgeschichte umfassen, interpretierte sie die verschiedenen Areale von 33 Arten der Zwergbinsengesellschaften. Sie betont ebenso die Möglichkeit der Zwergbinsenarten, „bei sehr geringer Ausdehnung des vegetativen Apparates erstmalig blühen zu können und auf diese Weise innerhalb weniger Wochen reife Früchte hervorzubringen". Weiter schreibt sie zusammenfassend: „Unter günstigen Wachstumsbedingungen führt ununterbrochen fortgesetzte Bereicherung zu einer hohen Diasporenproduktion". Auch sie weist auf die große phänotypische Plastizität bei unterschiedlichem Wasser- und Nährstoffangebot hin.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Schließlich soll noch auf zwei weitere „klassische" Arbeiten verwiesen werden, in denen u.a. auf die Ökologie und Biologie der Zwergbinsenpflanzen eingegangen wurde, ohne daß diese aber wesentliche neue Aspekte zu den bereits o.g. Arbeiten hinzugefügt haben, nämlich das Werk von HEJNY (1960) über die „Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in den slovakischen Tiefebenen" und schließlich das beeindruckende Werk von SCULTHORPE (1967), eine Kompilation der Literatur über "The Biology of Aquatic Vascular Plants". Letztendlich soll noch auf das von CRAWFORD (1987) herausgegebene Buch über "Plant Life in Aquatic and Amphibious Habitats" hingewiesen werden. Was kann so einer umfangreichen Literatur noch neues hinzugefügt werden?

Die verschiedenen Aspekte zur Biologie und Ökologie der einzelnen Arten wurden separat und mit Ausnahme der Arbeit von SALISBURY (1970) nicht zusammenfassend betrachtet. Detaillierte Untersuchungen zur Diasporenbank liegen mit Ausnahme der Arbeiten von BERNHARDT (1989, 1993), die aber nur Arten bzw. Gesellschaften des Verbandes Radiolion linoidis berücksichtigen, und POSCHLOD et al. (1993, 1996) nicht vor.

Gleiches gilt für vergleichende Untersuchungen zur Charakterisierung der räumlichen und zeitlichen Nische von Zwergbinsenarten, der saisonalen und langfristigen Populationsdynamik und der diese steuernden Faktoren. Erste Ergebnisse wurden von BERNHARDT (1993) für Flußufer und Sandabgrabungen in Nordwestdeutschland und für Teiche von POSCHLOD (1996) und POSCHLOD et al. (1996) vorgestellt.

Und schließlich gibt es mit Ausnahme der wenigen Angaben von PIETSCH (1963, 1973) und vor allem PHILIPPI (1969) keine Hinweise darauf, welche Veränderungen in der Kulturlandschaft welche Auswirkungen auf das Vorkommen der Zwergbinsengesellschaften gehabt haben. Empfehlungen über das „Management" dieser meist als bedroht geltenden Standorte und ihrer Arten liegen deshalb mit Ausnahme der Teichbodengesellschaften (FRANKE 1988, POSCHLOD et al. 1996) nicht vor.

Aus diesem Grunde soll in einem ersten Teil eine vergleichende Betrachtung der räumlichen und zeitlichen Nische der Zwergbinsenarten und der diese bestimmenden Faktoren erfolgen. Dabei wird auch auf die Veränderungen der Kulturlandschaft in ihrer Bedeutung für das Überleben dieser Arten eingegangen. Folgende Fragestellungen stehen im Mittelpunkt:

Welche Nische bezüglich des Wasserhaushaltes besitzen die Zwergbinsenarten? Dabei steht folgende Hypothese im Vordergrund: *Langfristige Überflutungen bei gleichzeitig starken Amplituden der Wasserstandsschwankungen sind die Störungsfaktoren, die die notwendigen, konkurrenzarmen Nischen für die Zwergbinsenarten schaffen können – je nach Überflutungsdauer, – dynamik und des Vorkommens von Extremereignissen (z.B. extreme Hochwässer, extreme Niedrigwasser) variieren sie in Raum und Zeit.*

Gibt es „Ersatznischen" bei einer Verschiebung des Wasserhaushaltes? Die Hypothese ist, daß *mechanische Störungen, die ausreichend konkurrenzarme Standorte wenigstens kurzfristig schaffen, in bestimmtem Umfang Ersatznischen schaffen können (die Bedeutung der Landnutzung)!*

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

In einem zweiten Teil soll auf die Anpassungen, „zum richtigen Zeitpunkt am richtigen Ort zu sein", bedingt durch die hohe zeitliche und räumliche Dynamik der für die Zwergbinsenarten geeigneten Nischen, eingegangen werden.

Dabei stellt sich die Frage nach den Ursachen der „schnellen" Reaktion der Arten auf die Bereitstellung der Nischen. Folgende Hypothese liegt dieser Fragestellung zugrunde: *Da die Ausbreitung im Raum saisonal bedingt ist und das „Treffen" einer geeigneten Nische eher vom Zufall abhängt, müssen die Arten über eine extrem hohe Kapazität der Ausbreitung in der Zeit (persistente bzw. permanente Diasporenbank) verfügen.*

Daraus leitet sich die Frage ab, welche „äußeren" und „inneren" Faktoren die Reaktion der Diasporen bei der Bereitstellung der Nische regeln? Folgende Hypothesen stehen dabei im Vordergrund: *Da fast alle Zwergbinsenarten entweder einjährig oder kurzlebig sind, sind entweder – keimungsregelnde Faktoren für das Auflaufen verantwortlich, die eine Keimung unter Wasser einschränken bzw. unterdrücken (Sauerstoffarmut, fehlende Temperaturschwankungen, Temperaturen, ...). Eine primäre Dormanz verhindert ein sofortiges Auflaufen! Eine sekundäre Dormanz sollte erzwungen sein, damit ein Auflaufen bei geeigneten Bedingungen sofort erfolgt!*

Material und Methoden

Untersuchungsgebiete

Die Untersuchungsgebiete wurden hinsichtlich der unterschiedlichen Standorte (v.a. bezogen auf den Wasserhaushalt), an denen Arten bzw. Gesellschaften des Verbandes Elatino-Eleocharition ovatae vorkommen, ausgewählt. Mit Ausnahme des Lonjsko Polje sind sie alle in Baden-Württemberg gelegen (Abb. 1).

Die erste Gruppe von Standorten, der „Kleine Bodensee" bei Karlsruhe und der „Kosperskern" bei Philippsburg, befinden sich am **Oberrhein** und werden durch dessen hydrologisches Regime, d.h. Hochwässer im Frühjahr/-sommer (Schneeschmelze in den Mittelgebirgen) und Sommer (Schneeschmelze und Som-merregenfälle in den Alpen), Niedrigwasser im Herbst und Winter, beeinflußt. Allerdings weichen die Wasserstandsganglinien der einzelnen Jahre immer wieder davon ab. So existieren Jahre mit durchgängig hohen oder auch niedrigen Wasserständen. Starkregenfälle, v.a. im Schwarzwald, können immer wieder zu kurzfristigen Hochwasserereignissen führen.

Der „Kleine Bodensee" ist ein relativ junges Gebilde. Noch im Jahre 1700 sind an der Stelle des heutigen Altarms eingedeichte Wiesen und Äcker verzeichnet (MUSALL 1969). Danach verlagerte sich das Hauptbett des Rheins und es entstand in diesem Bereich eine neue Schlinge, die durch eine erneute Verlagerung des Rheinbettes im Jahre 1780 zum Altarm wurde. Die Verbindung zum Rhein wurde durch die Tulla'sche Rheinkorrektur in den Jahren 1818-21 noch verringert, Anfang des 20. Jahrhunderts wurden schließlich die ersten Dämme zwischen Rhein und dem Kleinen Bodensee errichtet. Heute ist der Kleine Bodensee nicht mehr direkt mit dem Rhein verbunden, sondern nur mit der in den Rhein fließenden Alb über ein Durchlaßbauwerk. Trotzdem kann er darüber noch vom hydrologischen Regime des Rheins beeinflußt werden, wenn bei entsprechenden Wasserständen ein Anstau der Alb bewirkt wird.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

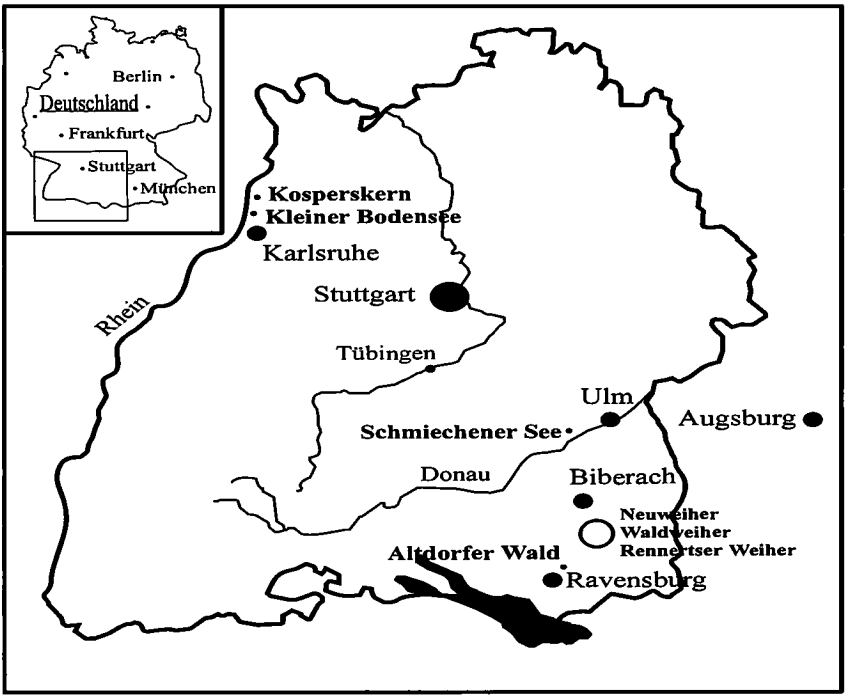


Abb. 1: Lage der Untersuchungsgebiete in Südwestdeutschland (Erläuterungen siehe Text).

Der „Kosperskern" liegt auf der Rheinschanzinsel und ist heute ein Polder, der durch die Entnahme von Bodenmaterial zur Erneuerung der Hochwasserschutzdeiche im Jahre 1955 als Überflutungsfläche geschaffen wurde (BEEGER 1990). Ein ständig geöffnetes Durchlaßbauwerk verbindet die Fläche mit dem Rhein, so daß der Wasserstand im Polder dem des Rheins an dieser Stelle entspricht.

Die zweite Gruppe von Standorten, zwei ehemalige Ackerflächen, befinden sich im Randbereich eines **abflußlosen Flachwassersees**, dem Schmiechener See. Er liegt in einer Schleife der ehemaligen „Ur-Donau"auf einer Lehmschicht, die den dort anstehenden verkarsteten Juraschichten aufgelagert ist (KUHN & KRAMER 1995). Der Schmiechener See ist durch hohe Wasserstände nach der Schneeeschmelze im Frühjahr bis Sommer und zunehmend niedrige Wasserstände vom Sommer bis zum Winter gekennzeichnet (KUHN & KRAMER 1995). Die Randflächen sind deshalb im Frühjahr und Frühsommer fast regelmäßig überflutet. Im Untersuchungszeitraum waren allerdings die Wasserstände zeitweise durch „Renaturierungsmaßnahmen" am einzigen Zufluß, dem Siegentalgraben, beeinträchtigt worden. Dabei wurde die dem Karst aufliegende Lehmschicht verletzt. Damit wurde dem Schmiechener See die über den Zufluß ansonsten zusätzlich zur Verfügung stehende Wassermenge versagt. Dies führte dazu, daß der Schmiechener See in diesem Zeitraum ganzjährig niedrige Wasserstände aufwies, und die Randflächen nicht überschwemmt waren (vgl. KUHN et al. 1999).

Die hier vorgestellten Untersuchungsergebnisse wurden nur auf einem der beiden Äcker erhoben. Dieser liegt am Südwestrand des Schmiechener Sees.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Die dritte Gruppe von Standorte stellen **fischereilich bewirtschaftete Weiher** in Oberschwaben dar. Sie sind dadurch gekennzeichnet, daß sie inzwischen entweder ganzjährig „bespannt" sind, d.h. hohe Wasserstände aufweisen und ein Ablassen, wenn überhaupt, nur über kurze Zeit im Winter erfolgt. Oder es findet unregelmäßig, oft in Zeitabständen von bis zu über 20 Jahren eine Sömmerung statt, d.h. ein Ablassen im Sommer (POSCHLOD et al. 1996).

In Oberschwaben wurden sechs Teiche in der Altmoränen- und 32 Weiher in der Jungmoränenlandschaft (davon 30 im Altdorfer Wald) untersucht (vgl. POSCHLOD et al. 1996). Sie sind in den letzten Jahrzehnten durchgehend bespannt gewesen. Über ihre Nutzungsgeschichte und ihr langfristiges hydrologisches Regime lagen leider nur unvollständige Angaben vor (z.B. KONOLD 1987).

Das Alter der Weiher, die zum größten Teil künstlich angelegt wurden, beträgt mit wenigen Ausnahmen mehr als 200 Jahre.

Einen Sonderfall stellt schließlich der Loniske Polje („Feld der Lonja") dar, der in den **Save-Auen** im Norden Kroatiens gelegen ist. Der Lonjsko Polje ist durch Dämme vollständig von der Save abgeschnitten, aber über 3 Schleusen als Ein- bzw. Auslauf noch mit ihr verbunden. Er wird heute als Retentionsbecken gehandhabt, mit dem Ziel, kritische Hochwasserspitzen der Save zu „kappen". Die Zuläufe werden in der Regel erst kurz vor der Hochwasserspitze geöffnet. Dies ist im Frühjahr bzw. Frühsommer zur Zeit der Schneeschmelze im dinarischen Gebirge bzw. den Kalkalpen der Fall, währenddessen der Lonjsko Polje überschwemmt ist (in der Regel bis Mitte/Ende Mai). Da die Dämme zum Hinterland nicht völlig durchgezogen sind, wird das hydrologische Regime aber auch bei geschlossenen Schleusen noch durch Nebenflüsse wie die Lonja beeinflußt. Nach SCHNEIDER-JACOBY (1993) ist daher das hydrologische Regime des Lonjsko Polje noch relativ naturnah.

Innerhalb des Lonjsko Polje wurden mehrere Hutweiden, die durch Rinder, Pferde und Schweine beweidet werden, untersucht. Die hier vorgestellten Ergebnisse zur Auswirkung der Beweidung durch Schweine auf die Artenzusammensetzung der Hutweiden wurden auf der des Dorfes Muilowcica erhoben.

Nomenklatur

Die Nomenklatur der Blütenpflanzen richtet sich nach EHRENDORFER (1973), die der Moose nach FRAHM & FREY (1983). Auf die Kürzel der Autorennamen hinter den Artnamen wurde verzichtet. Die Nomenklatur der Vegetationseinheiten entspricht der in ELLENBERG (1996).

Vegetations-/Floristische Kartierung

Zur Charakterisierung der Vegetation und Flora der Untersuchungsgebiete wurden die Versuchsflächen und das umgebende Gelände vegetationskundlich und floristisch kartiert. Die räumliche Einnischung der Zwergbinsengesellschaften bzw. -arten wurde mit Hilfe von Transekten entlang eines Wasserhaushaltgradienten erfaßt. Beispielhaft wird dies in Abb. 2 für das Transekt im „Kosperskern" dargestellt. Die Teilflächen waren lückig oder lückenlos entlang der Transekte angeordnet. Die Größe der Teilflächen betrug 1, 2 oder 4 m^2 (zur Methodik vgl. PFADENHAUER et al. 1986). Die Vegetation bzw. die Dominanz der Arten in jeder Transektfläche wurden halbquantitativ (Angabe des geschätzten Deckungsgrades nach BRAUN-BLANQUET 1964 bzw. WILMANNS 1993), in bestimmten Fällen auch quantitativ (Anzahl Individuen etc.) erfaßt.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Vegetationsentwicklung

Die Transekte und Kleinflächen wurden mit metallischen Grenzmarken (Vermessungssteine, -nägel), die mit Hilfe eines Metallsuchgerätes jederzeit wiederauffindbar sind, verpflockt und damit als Dauerbeobachtungsflächen eingerichtet. Die Aufnahme erfolgte kurzfristig mehrmals bzw. zweiwöchentlich im Jahr bzw. langfristig im Spätsommer bzw. Herbst zum Zeitpunkt des niedrigsten Wasserstandes innerhalb der Vegetationsperiode.

Parallel zu den Untersuchungen im Gelände wurden Versuche unter kontrollierten hydrologischen Bedingungen durchgeführt (sog. „Marburger Grundwasser- und Überflutungsversuch"). Dazu wurden entlang der Transekte an den Standorten „Kleiner Bodensee", „Kosperskern", „Schmiechener See" und „Gloggere Weiher" (Altdorfer Wald) Boden-(Sediment-)proben entnommen, die das gesamte, an einem Standort vorhandene Diasporenpotential (incl. vegetativer Sproßteile) umfaßten. Die Probenahme geschah entweder am Ende (November) oder vor Beginn der Vegetationsperiode (Anfang März). Anschließend wurden die Bodenproben eines Standorts vermischt und bis zur Kultivierung in einem Kühlraum bei Dunkelheit zwischengelagert.

Die Proben wurden in Plastikeimern (Durchmesser 28 cm) in Wasserbecken kultiviert. Dazu wurden die Eimer zuerst mit 10 l einer sterilen Kompost-Sand-Mischung gefüllt, über die in einer Mächtigkeit von etwa 2,5 cm 1,5 l Boden/Sediment aufgetragen wurde. Durch die vorhergegangene Durchmischung der Bodenproben eines Standorts (s.o.) und das Auftragen einer einheitlichen Menge/Topf war gewährleistet, daß in jedem Eimer das gleiche floristische Ausgangspotential vorhanden war.

Die hydrologischen Varianten (Tab. 1) umfaßten sowohl verschiedene konstante Wasserstände als auch verschiedene Zeitpunkte des Trockenfallens (vorher 40cm überstaut) und der Überflutung (vorher Wasserstand unter Flur; hier nur bei Sedimentproben der Versuchsfläche „Kosperskern"). Zusätzlich wurde bei letzter Variante die Zeitdauer der Überflutung variiert (2 Wochen, 6 Wochen). Pro hydrologischer Variante wurden 8 („Kleiner Bodensee", „Kosperskern") bzw. 10 Wiederholungen („Schmiechener See", „Gloggere Weiher") parallel durchgeführt.

Die statistische Auswertung (Vergleich der Anzahl gekeimter und etablierter Individuen/ Versuchsvariante) erfolgte mit Hilfe des Mann-Whitney-U-Tests (WERNER 1992).

Tab. 1: Hydrologische Varianten des „Marburger Grundwasser- und Überflutungsversuchs".

A - konstante Bedingungen	40 cm überstaut
	10 cm überstaut
	"feucht" (Wasserstand oberflächennah)
	"trocken" (Wasserstand ca. 30cm unter Oberfläche)
B - Zeitpunkte des Trockenfallens	10.5. (nur Proben der Versuchsfläche "Kosperskern")
(davor 40 cm überstaut)	15.6.
	15.8.
C - Zeitpunkte und Zeiträume der Überstauung	ab 10.5. 2 Wochen (nur Proben der Versuchsfläche "Kosperskern")
(davor und danach "trocken")	ab 10.5. 6 Wochen (nur Proben der Versuchsfläche "Kosperskern")
	ab 15.6. 2 Wochen (nur Proben der Versuchsfläche "Kosperskern")
	ab 15.6. 6 Wochen (nur Proben der Versuchsfläche "Kosperskern")
	ab 15.8. 6 Wochen (nur Proben der Versuchsfläche "Kosperskern")

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Diasporenbank/Diasporenregen

Probenahme

Zur Probenahme dienten in der Regel Wurzelbohrer mit entweder 4cm oder 8cm Innendurchmesser. Neben der horizontalen Verteilung wurde an fast allen Standorten die vertikale Verteilung der Diasporenbank einzelner Arten untersucht. Dabei wurden die Bodenschichten 0-2 cm, 2-6,5 cm, 6-13 cm und in bestimmten Fällen 13,5-20 cm unterschieden (vgl. FISCHER 1987). Am Standort „Kleiner Bodensee" kam ein Sedimentbohrer mit 8 cm Innendurchmesser zum Einsatz, bei dem der Bohrkern in Schichten zu zwei Zentimetern geteilt wurde. Die Probenahme erfolgte bis zu einer maximalen Tiefe von 40 cm (in der Regel waren am „Kleinen Bodensee" die Sedimentauflagen über einer Tonschicht bis etwa 35 cm dick). In den bespannten Teichen wurde schließlich ein Sedimentbagger für die Probenahme eingesetzt.

Bei der Probenahme mit Hilfe der Wurzelbohrer wurden pro Standort wurden entweder 50 bzw. 100 (Wurzelbohrer mit 4 cm Durchmesser) oder 25 bzw. 30 Einstiche (Wurzelbohrer mit 8 cm Durchmesser) vorgenommen (vgl. ZWERGER et al. 1990) bzw. die Diasporenbank entlang der Transekte untersucht. Am „Kleinen Bodensee" wurden insgesamt 14 Bohrkerne entlang des Transekts genommen.

Die Probenahme erfolgte meist im Frühjahr. In den Fischteichen geschah dies z.T. auch im späten Herbst oder Winter, wenn diese kurzzeitig in diesem Zeitraum abgelassen waren.

Als Diasporenfallen dienten in den Boden eingegrabene Plastiktrichter (Trockenfallen) mit einem oberen Durchmesser von 10 cm und einem unteren Durchmesser von 2,5 cm (JACKEL & POSCHLOD 1994). An die untere Öffnung der Trichter war ein engmaschiges Kunststoffnetz (Siebdruckgaze) befestigt. Unter den Fallen wurde im Boden ein Hohlraum gelassen, um eine Entwässerung zu gewährleisten. Bei zeitweilig sehr hohen Wasserständen stand Wasser in den Diasporenfallen oder waren sie sogar überflutet.

Bestimmung

Zur Bestimmung der Diasporenbank wurde die Auflaufmethode gewählt. Dazu wurden die Bodenproben in einer dünnen Schicht (etwa 0,5 bis 1 cm) über Kultursubstrat ausgebracht und anschließend über 6 (Untersuchungen ab 1995) bis 18 Monate (Untersuchungen vor 1995) in einem Glasgewächshaus kultiviert. Teilweise (ab Untersuchungsjahr 1995) wurden die Bodenproben vor der Kultivierung mit Hilfe der von TER HEERDT et al. (1996) beschriebenen Auswaschmethode konzentriert.

Zur Bestimmung der Diasporenbank der Sporenpflanzen (hier nur Moose) wurden Proben getrennt in geschlossenen Kleinstgewächshäusern kultiviert, die über Öffnungen im Boden bewässert wurden und nur zur Probenentnahme geöffnet wurden.

Eine detaillierte Beschreibung des Vorgehens ist in POSCHLOD (1993b) und POSCHLOD et al. (1996) erläutert.

Die Bestimmung der Diasporen in den Diasporenfallen erfolgte unter dem Binokular mit Hilfe eines gesammelten Vergleichsherbars. Weiterhin wurde Bestimmungsliteratur von BERTSCH (1941) und BEIJERINCK (1974) hinzugezogen.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Jahreszeitliche Dynamik

Die jahreszeitliche Dynamik der Diasporenbank wurde am Kosperskern und am Schmiechener See untersucht. Diese Methode wurde zur Charakterisierung von Arten mit einer kurzfristigen Diasporenbank gewählt, da eine einmalige Probenahme keine Aussage darüber zuläßt, welche Arten eine vorübergehende bzw. dauerhafte Diasporenbank besitzen (vgl. THOMPSON & GRIME 1979, POSCHLOD & JACKEL 1993). Schließlich werden Arten mit einer vorübergehenden Diasporenbank durch eine einmalige Probenahme häufig nicht erfaßt.

Dazu wurden der Diasporenregen alle zwei und die Diasporenbank in oberen (0-2 cm) und unteren Bodenschichten (2-6,5 cm) alle sechs- bis acht Wochen untersucht. Die Beziehung des Auftretens der Diasporen im Diasporenregen und in der Diasporenbank läßt eine Aussage darüber zu, welchem Diasporenbanktyp nach POSCHLOD & JACKEL (1993) eine Art zuzuordnen ist. Durch den jahreszeitlichen Vergleich oberer und unterer Bodenschichten läßt sich auch die Dynamik der Diasporenbank und damit, allerdings nur grob, deren Dauerhaftigkeit abschätzen (vgl. POSCHLOD & JACKEL 1993).

Langfristige Dynamik ("longevity")

Die Persistenz der Diasporenbank (Klassifikation nach POSCHLOD 1993b) wurde entweder darüber abgeschätzt, in welcher Tiefe noch keimfähige Diasporen nachzuweisen waren (in Beziehung zur Sedimentationsrate gesetzt, läßt sich damit das Alter abschätzen, z.B. Kleiner Bodensee) oder, im Falle der Weiher, wann der letzte floristische Nachweis in der Vegetation erbracht wurde (vgl. POSCHLOD 1993a).

Keimungsbiologie

Die Keimtests und keimungsökologischen Untersuchungen wurden sowohl an Arten der Zwergbinsengesellschaften als auch der Gesellschaften bzw. Standorte, die mit diesen eng verzahnt sind (z.B. Gesellschaften der Phragmitetea, Littorelletea und Bidentetea), durchgeführt. Im folgenden werden nur die Ergebnisse für „typische" Zwergbinsenarten vorgestellt. Die Versuche wurden im Labor in einem Lichtthermostaten im Herbst und Winter der Jahre 1989/1990, 1990/1991 und im Sommer, Herbst und Winter des Jahres 1991 durchgeführt.

Diasporenmaterial

Die Diasporen der Zwergbinsenarten wurden während den Vegetationsperioden 1989, 1990 und 1991 an verschiedenen Orten gesammelt (s. Tab. 2). Dies waren die o.g. Untersuchungsgebiete, aber auch andere Standorte. Schließlich wurden die Diasporen auch an Pflanzen geerntet, die in den Untersuchungen zur Diasporenbank aufliefen und bis zur Fruchtreife kultiviert wurden. Hierbei handelte es sich um Arten, die sonst im Gelände nicht vorkamen bzw. nie fruchtend oder nicht in ausreichender Menge gefunden werden konnten. Die untersuchten Arten sind in Tabelle 1 mit dem jeweiligen Sammeldatum und -ort aufgelistet.

Die Diasporen wurden reif geerntet. Unterschiede in der Größe der Diasporen wurden bei diesen Versuchsreihen ebenso wie unterschiedliche Entnahmestellen an den Infloreszenzen nicht berücksichtigt. Maternale Effekte blieben daher unberücksichtigt (vgl. GUTTERMAN 1992).

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Tab. 2: Sammelort und -datum der Arten für die Keimtests bzw. keimungsökologischen Untersuchungen.
* – Diasporen von im Gewächshaus aus Bodenproben aufgelaufenen Pflanzen (im Freilandgewächshaus bis zur Fruchtreife kultiviert) geerntet.

Art	Familie	Datum	Sammelort/Standort
Carex bohemica	Cyperaceae	24.09.91	Gloggere Weiher(Altdorfer Wald)/Weiher
Cyperus fuscus	Cyperaceae	29.08.91	Hardt/Weiher
Cyperus fuscus	Cyperaceae	30.09.89	Pfaumoos/Weg
Eleocharis ovata	Cyperaceae	05.07.90	Reinhartshofen/Weiher
Isolepis setacea	Cyperaceae	30.09.89	Wurzacher Ried/Weg
Schoenoplectus supinus	Cyperaceae	21.08.89	Schmiechener See/Acker*
Juncus sphaercarpus	Juncaceae	05.07.90	Schmiechener See/Acker*
Elatine hydropiper	Elatinaceae	24.08.90	Reinhartshofen/Weiher
Limosella aquatica	Scrophulariaceae	01.07.91	Burgwalden/Weiher*
Limosella aquatica	Scrophulariaceae	30.06.91	Schmiechener See/Acker*
Limosella aquatica	Scrophulariaceae	30.06.91	Philippsburger Altrhein/Polder*

Keimtests

Die Keimtests wurden entweder sofort nach dem Sammeln (max. 10 Tage Lagerung - Variante 1, vgl. Tab. 3) oder nach ca. 3 Monaten Lagerung (dunkel, ca. 20° C und 40-50 % Luftfeuchtigkeit) durchgeführt. Vor Beginn des Ansatzes der jeweiligen Keimtests wurden die Diasporen zur Vorbeugung gegen Pilzbefall in einer 2 %igen Natriumhypochlorit-Lösung gebadet. Die Zeitdauer war abhängig von der Größe der Diasporen: größere Diasporen wurden ca. 15 Minuten, kleinere Diasporen 7 Minuten (sehr kleine, wie solche von *Limosella aquatica* gar nicht) in dieser Lösung geschüttelt. Anschließend wurden die Diasporen abfiltriert und mit deionisiertem Wasser gespült (vgl. ISTA 1993).

Tab. 3: Übersicht über die Varianten der keimungsökologischen Untersuchungen.

Variante	Lagerung	Vorbehandlung	Licht	Temperatur
1	max. 10 Tage	-	warm-weiß	fluktuierend
2	3 Monate	-	warm-weiß	fluktuierend
3	3 Monate	Kälte	warm-weiß	fluktuierend
4	3 Monate	Frost	warm-weiß	fluktuierend
5	3 Monate	-	warm-weiß	konstant
6	3 Monate		warm-weiß	12 Wochen konstant, dann fluktuierend
7	3 Monate	-	warm-weiß	12 Wochen konstant, dann 6 Wochen Kältezwischenbehandlung, anschließend fluktuierend
8	3 Monate	Kälte	dunkelrot	fluktuierend
9	3 Monate	Kälte	12 Wochen dunkelrot, dann warm-weiß	fluktuierend
10	3 Monate	Kälte	12 Wochen dunkelrot, dann warm-weiß (nach 6 Wochen warm-weiß Kältezwischenbehandlung)	fluktuierend
11	3 Monate	Kälte	Dunkelheit	fluktuierend
12	3 Monate	Kälte	12 Wochen Dunkelheit, dann warm-weiß	fluktuierend
13	3 Monate	Kälte	12 Wochen Dunkelheit, dann warm-weiß (nach 6 Wochen warm-weiß Kältezwischenbehandlung)	fluktuierend

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Die gespülten Diasporen wurden für alle Keimtests in Petrischalen über einer doppelten Lage von Filterpapier (Schleicher & Schüll, No. 595) ausgebracht. Das Filterpapier wurde während der gesamten Versuchsdauer feuchtgehalten (1- bis 2-malige Wässerung/Woche). Die Diasporen wurden als gekeimt betrachtet, wenn sowohl die Keimwurzel als auch das Keimblatt bzw. die Keimblätter sichtbar waren. Die Kontrolle der Keimung erfolgte anfangs alle 2 bis 3 Tage, später wöchentlich. Kontrolliert wurde bei Tageslicht, lediglich bei den Dunkel- und Dunkelrot-Varianten erfolgte die Kontrolle bei Sicherheitsgrünlicht. Gekeimte Diasporen wurden aus den Schalen entfernt.

Für jede Art wurden pro Variante 5 Wiederholungen à 50 Diasporen angesetzt. Die verschiedenen Behandlungen bzw. Varianten sind in Tabelle 6 aufgeführt. Die Vorbehandlungen wurden in einem Klimaschrank durchgeführt (Stratifikationsvariante Kälte bei +3° C, Frost 1 Woche bei +3° C und 5 Wochen bei -3° C). Die Simulation der Tag/Nachtbedingungen und die fluktuierenden Temperaturen bei den verschiedenen Varianten erfolgten in einem mit Lichtthermostaten versehenen Klimaschrank. Beleuchtet wurde mit Leuchtstoffröhren (Typ warm-weiß) à 36 Watt. Die Beleuchtungsstärke über den Schalen betrug etwa 3000 Lux. Die Variante Dunkelrotlicht wurde mit Hilfe von Leuchtstoffröhren des Typs weiß und zusätzlichen Glasfiltern (Göttinger Farbfilter GmbH, No. IR 1013, Wellenlänge 730 nm) erreicht. Für die Variante Dunkelheit wurden die Petrischalen in einer mit schwarzem Karton ausgekleideten und auf ihre Lichtundurchlässigkeit geprüften Kiste im Lichtthermostaten exponiert. Fluktuierende Temperaturen waren 22° C während der Tagesperiode (14h), 14° C während der Nachtperiode (10h). Nichtfluktuierende Temperaturen waren sowohl tags als auch nachts 22° C.

Nach den jeweiligen Keimtestbehandlungen wurde überprüft, ob die nicht gekeimten Diasporen unter Standardbedingungen (Licht, fluktuierende Temperaturen) keimen, um herauszufinden, ob durch die jeweilige Behandlung (nicht fluktuierende Temperaturen, Dunkelrot, Dunkelheit) eine Dormanz erzwungen oder induziert wurde. Dazu wurde bei den Varianten 5, 8 und 11 (s. Tab. 2) die Keimung sofort (Varianten 6, 9 und 12) oder nach 6-wöchiger Stratifikation (Varianten 7, 10, 13) unter Standardbedingungen getestet. Waren die Diasporen sofort gekeimt, bestand eine erzwungene Dormanz, keimten sie erst nach vorheriger Stratifikation, bestand eine induzierte Dormanz.

Die statistische Auswertung der Ergebnisse erfolgte mit einer Varianzanalyse. Alle Prozentwerte wurden vor der Verrechnung nach der Arcussinus-Methode transformiert (vgl. THÖNI 1967). Als Signifikanztest wurde der Scheffé-Test (WEBER 1980) gewählt. Signifikante Unterschiede wurden für $p < 0{,}05$ (*) und $p < 0{,}01$ (**) dargestellt.

Ergebnisse

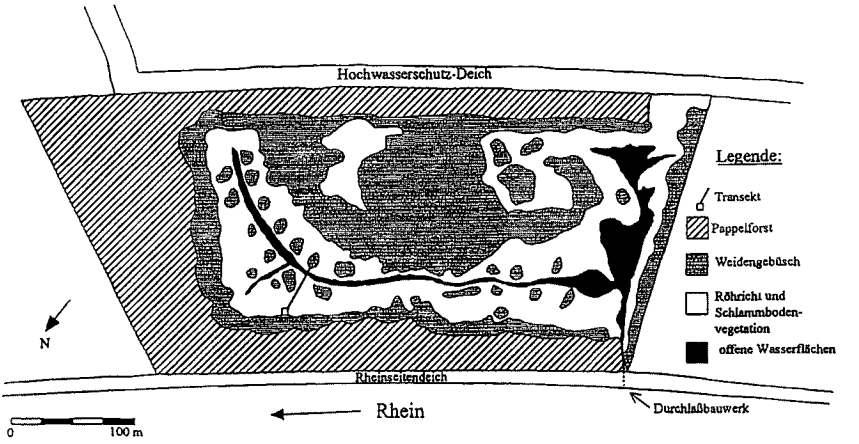
Die ökologische Nische der Zwergbinsengesellschaften – die Bedeutung des Wasserhaushalts

Die geringe Größe und Konkurrenzkraft der Arten der Zwergbinsengesellschaften bedingt, daß sie nur an konkurrenzschwachen, in der Regel offenen, nur schwach oder gar nicht durch andere Arten besiedelten Standorten vorkommen. Die raumzeitliche Einnischung in Abhängigkeit von der Hydrologie sollte saisonal und langfristig betrachtet werden.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Saisonale Vegetationsdynamik - Geländebeobachtungen

Ein Auflaufen von Keimlingen, sowohl der Röhrichtarten (z.B. *Phalaris arundinacea, Rorippa amphibia*) und Gehölze (z.B. *Salix* spp.) als auch der Arten der Zwergbinsenfluren (z.B. *Limosella aquatica*) erfolgte während der Beobachtungszeit von März 1991 bis August 1992 (bei zweiwöchentlicher Kontrolle) ausschließlich bei Wasserständen unter Flur (Abb. 3). *Ranunculus trichophyllus* keimte sowohl unter Wasser als auch bei Wasserständen unter Flur (hier mit höheren Individuenzahlen!). Auch auf allen anderen untersuchten Standorte keimten die Arten der Zwergbinsenfluren ausschließlich bei oberflächlichen oder Wasserständen unter Flur.



Lage der Dauerbeobachtungsflächen

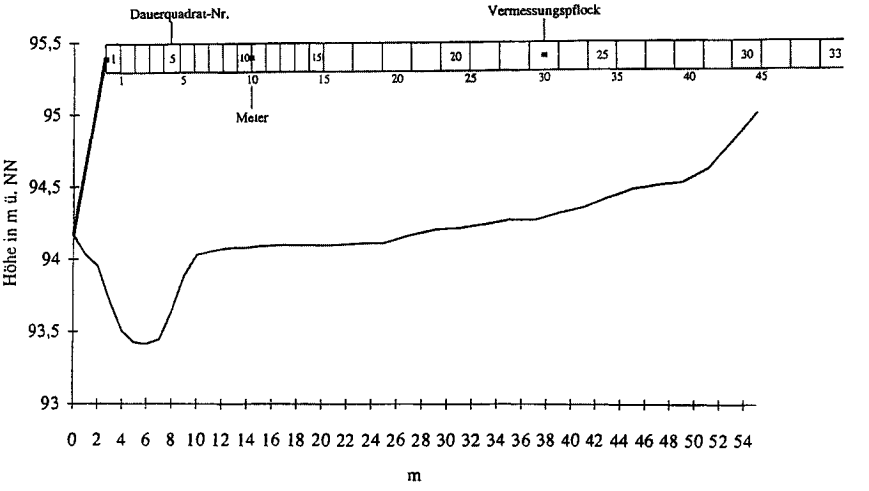


Abb. 2: Verlauf des Transekts und Lage der Dauerbeobachtungsflächen entlang des Transekts im „Kosperskern".

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

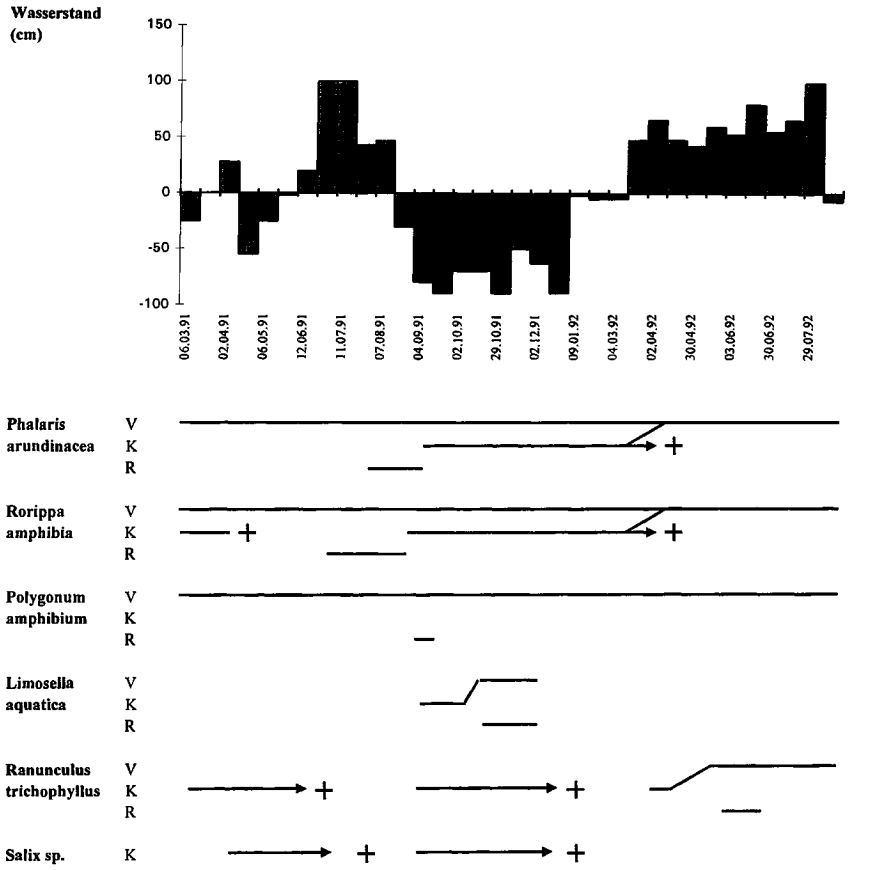


Abb. 3: Wasserstandsdynamik von März 1991 bis August 1992 (im Graben innerhalb des Transekts bezogen auf die Vermarkung am Grabenrand bei 10 Meter, vgl. Abb. 2) und Phänologie der Sprosse (V), Keimlinge (K) und der Diasporenausstreu (R) ausgewählter Arten im „Kosperskern". + = Keimlinge abgestorben.

Am Schmiechener See erfolgte, trotz in dieser Phase noch existierenden Offenbodenbedingungen, während der Zeit der Untersuchungen zur jahreszeitlichen Vegetationsdynamik (in den Jahren 1990 und 1991) keine Keimung und Etablierung von Arten der Zwergbinsenfluren. Dies ist darauf zurückzuführen, daß die Untersuchungsfläche während dieses Zeitraums niemals überflutet war.

Im Gloggere Weiher fand im Jahr des Ablassens eine Keimung von Arten der Zwergbinsenfluren über sehr lange Zeiträume statt. *Carex bohemica* lief von Mitte April bis Mitte Juni auf, *Cyperus fuscus* und *Eleocharis ovata* von Mitte April bis Anfang Oktober (Tab. 4)! Die ersten Individuen begannen sich bereits im Juli zu reproduzieren, Diasporen wurden während 10 bis 14 Wochen ausgestreut.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Tab. 4: Zeitpunkte und Zeiträume erfolgreicher Keimung und der Diasporenausstreu ausgewählter Arten der Zwergbinsenfluren im „Gloggere Weiher" im Jahr 1993 (Beobachtungszeitraum 28.04. bis 19.10.).

* Bei *Carex bohemica* verblieben die reifen Früchte an der Mutterpflanze; deshalb beziehen sich hier die Zeitpunkte bzw. -räume auf das Auftreten reifer Früchte an der Mutterpflanze.

Art	Keimung			Diasporenausstreu*		
	Beginn	Ende	Dauer (Wochen)	Beginn	Ende	Dauer (Wochen)
Carex bohemica	28.04.	15.06.	7	29.06.	> 19.10.	> 16
Cyperus fuscus	28.04.	07.09.	19	28.07.	> 19.10.	> 12
Eleocharis ovata	28.04.	28.07.	13	24.08.	> 19.10.	> 8

Saisonale Vegetationsdynamik - Wasserbeckenversuche

Diese Beobachtungen im Gelände werden durch die Versuche in den Wasserbecken im wesentlichen unterstützt (Tab. 5, 6). So liefen aus den Sedimentproben der Versuchsfläche im Kosperskern *Riccia cavernosa* nur bei feuchten Bedingungen auf, *Limosella aquatica* v.a. bei feuchten und nassen und nur in sehr geringer Anzahl auch bei überstauten. *Juncus sphaerocarpus* lief aus Bodenproben des Schmiechener Sees nur in der Variante „nass" auf, *Limosella aquatica* und *Schoenoplectus supinus* zwar bei allen Varianten (mit Ausnahme von *Schoenoplectus supinus* in der Variante „feucht"), aber mit einer signifikant niedrigeren Anzahl Individuen in den „überstauten" Varianten. *Carex bohemica*, *Cyperus fuscus* und *Eleocharis ovata* keimten nur unter „feuchten" und „nassen" Bedingungen mit signifikant höheren Individuenzahlen in der „feuchten" Variante.

Bezogen auf die Jahreszeit keimten die Arten der Versuchsflächen „Kosperskern" und „Schmiechener See" unter konstant optimalen Bedingungen (Varianten „feucht"

Tab. 5: Mittlere Anzahl von Individuen/Plastikeimer (615 cm²) von Arten der Zwergbinsenfluren und ausgewählten, am jeweiligen Standort („Kosperskern", „Schmiechener See" und „Gloggere Weiher") „konkurrierender" Arten nach Kultivierung von Sediment-/Bodenproben unter verschiedenen Wasserstandsvarianten (feucht = Wasserstand ca. 20 cm unter Flur, nass = Wasserstand an der Bodenoberfläche). Signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) zwischen den Varianten werden durch verschiedene Buchstaben gekennzeichnet.

Untersuchungsgebiet	**Ökologisches Verhalten**	**Art**	**Versuchsvariante**			
			feucht	**nass**	**10cm überstaut**	**40cm überstaut**
Kosperskern	**Nur emers auftretend**	***Riccia cavernosa***	>50,0a	0,0	0,0	0,0
		Phalaris arundinacea	2,9a	0,3b	0,0	0,0
		Carex gracilis	1,9a	0,6a	0,0	0,0
	Submers und emers auftretend	***Limosella aquatica***	8,8a	5,5b	0,9c	0,5c
	Nur submers auftretend	*Potamogeton berchtoldii*	0,0	0,0	13,0a	13,0a
Schmiechener See	**Nur emers auftretend**	***Juncus sphaerocarpus***	0,0	0,6a	0,0	0,0
	Submers und emers auftretend	*Phalaris arundinacea*	3,8a	0,2b	1,5b	0,4b
		Limosella aquatica	43,8a	128,0b	38,1a	18,5c
		Schoenoplectus supinus	0,0	5,6a	3,1a	0,7b
		Sparganium erectum	0,0	1,5a	3,2b	4,4b
	Nur submers auftretend	*Chara vulgaris*	0,0	0,0	44,1a	36,3a
Gloggere Weiher	**Nur emers auftretend**	***Carex bohemica***	52,2a	0,6b	0,0	0,0
		Cyperus fuscus	1,3a	0,2b	0,0	0,0
		Eleocharis ovata	9,1a	1,3b	0,0	0,0
	Nur submers auftretend	*Potamogeton obtusifolius*	0,0	0,0	8,2a	15,6b

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

bzw. „nass") vor allem am Beginn der Vegetationsperiode. Nur *Cyperus fuscus* und *Eleocharis ovata* (Versuchsfläche „Gloggere Weiher") liefen fast während der gesamten Vegetationsperiode auf. Dies entspricht auch den Geländebeobachtungen im „Gloggere Weiher".

Hinsichtlich des Zeitpunktes des Trockenfallens zeigte sich, daß die Anzahl keimender Individuen höher war, je früher der Zeitpunkt lag (Tab. 6). So keimten die Zwergbinsen-Arten des „Kosperskern" und „Schmiechener Sees" noch nach dem letzten Termin im August, allerdings mit signifikant niedrigeren Individuenzahlen als z.B. noch im Juni. Die Arten des „Gloggere Weiher" liefen (entgegen den Beobachtungen im Gelände, dort aber von Jahresbeginn an gesömmert) dagegen im August nicht mehr auf, eine späte Sömmerung des Weihers dürfte deshalb keine Auswirkung auf die Etablierung dieser Arten haben. Bemerkenswert ist, daß alle Individuen von *Limosella aquatica* und *Schoenoplectus supinus*, die bereits unter Wasser gekeimt waren, das Trockenfallen überlebten. Zwar starben die unter Wasser gebildeten, fädigen Blätter ab, die Individuen wuchsen aber weiter und bildeten nach dem Trockenfallen den Bedingungen entsprechend ihre „typischen", für Landformen übliche Blätter aus.

Tab. 6: Mittlere Anzahl von Individuen/Plastikeimer (615 cm²) von Arten der Zwergbinsenfluren und ausgewählten, am jeweiligen Standort („Kosperskern", „Schmiechener See" und „Gloggere Weiher") „konkurrierender" Arten nach Kultivierung von Sediment-/Bodenproben unter Wasser („40 cm überstaut") und anschließendem Trockenfallen zu verschiedenen Zeitpunkten.

Vergleich – „feucht" (= Wasserstand ca. 20 cm unter Flur) von Beginn der Kultivierung an (vgl. Tab. 4). In Klammern Zahl der Individuen, die bereits während der überstauten Phase aufgelaufen sind. (Keines dieser Individuen der hier angegebenen Arten ist nach dem Trockenfallen abgestorben!)

Signifikante Unterschiede ($p < 0{,}05$) zwischen den Varianten werden durch verschiedene Buchstaben gekennzeichnet.

Untersuchungsgebiet	Ökologisches Verhalten	Art	Versuchsvariante			
			konstant feucht	trocken ab 10.5.	trocken ab 15.6.	trocken ab 15.8.
Kosperskern	Nur emers auftretend	*Riccia cavernosa*	>50,0a	>50,0a	>50,0a	>50,0a
		Phalaris arundinacea	2,9a	3,3a	4,0a	4,6a
		Carex gracilis	1,9a	1,0a	0,8a	1,4a
	Submers und emers auftretend	*Limosella aquatica*	8,8a	2,8b	0,9c	0,9c
Schmiechener See	Nur emers auftretend	*Juncus sphaerocarpus*	0,0	-	0,0	0,0
	Submers und emers auftretend	*Phalaris arundinacea*	3,8a	-	0,9b (0,1)	0,1b (0,1)
		Limosella aquatica	43,8a	-	125,2b (20,5)	19,2c (16,2)
		Schoenoplectus supinus	0,0	-	3,7a (0,7)	1,6b (0,7)
		Sparganium erectum	0,0	-	0,5a (0,5)	0,9a (0,9)
Gloggere Weiher	Nur emers auftretend	*Carex bohemica*	52,2a	-	32,4b	0,0
		Cyperus fuscus	1,3a	-	4,4b	0,0
		Eleocharis ovata	9,1a	-	6,1a	0,0

Bei der Überflutung zuvor feucht kultivierter Proben (Varianten „Überstauung" zu unterschiedlichen Zeitpunkten und mit 2 oder 6 Wochen Dauer; nur bei Versuchsfläche „Kosperskern") starben bei einer 2 Wochen dauernden Überflutung von *Limosella aquatica* keine Individuen ab, bei einer von 6 Wochen Dauer im Mai 8 % und im Juni 2 % der vorher aufgelaufenen Individuen. Die Überflutung wirkte sich zwar fast nicht im Mai, dafür aber im Juni etwas stärker auf die generative Reproduktion der Individuen aus. Nur etwa 80 % der Individuen konnten sich aufgrund der Überflutung im Juni noch reproduzieren. Während der Überflutungsphase traten fast keine Individuen in die Reproduktionsphase ein.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Langfristige Vegetationsdynamik

Die Nischen, in der die Zwergbinsenarten auflaufen, sind in der Regel nicht durch konkurrenzkräftige Arten besiedelt (vgl. z.B. Abb. 4 u. 5). Die entsprechenden Standorte werden aber nur dann langfristig von entsprechenden Konkurrenten, z.B. Weidengebüschen und klonalen Röhrichtarten nicht eingenommen, solange der Wasserhaushalt der Standorte eine Ausbreitung dieser Arten verhindert. Dies wird durch die langfristige Beobachtung der Transekte im „Kosperskern" (Abb. 4, 5) und im „Gloggere Weiher" (Abb. 6) deutlich.

Am Kosperskern schränken v.a. gelegentlich extrem hohe Wasserstände die Ausbreitung dieser Arten ein. Dies zeigt das Beispiel *Phalaris arundinacea* (vgl. Abb. 4 oben). Trotz der Höhenunterschiede entlang des Transekts (vgl. Abb. 2) erfolgte von Oktober 1990 bis Oktober 1991 eine starke Ausbreitung von *Phalaris arundinacea* zu den niedersten Stellen, die hier die Nische von *Limosella aquatica* repräsentieren (vgl. Abb. 5). Langandauernde hohe Wasserstände in den Jahren 1992 (vgl. Abb. 3), 1993 (das Transekt war während der Vegetationsperiode von Mitte Mai bis Ende Oktober durchgehend überflutet), 1994 (das Transekt war während des ganzen Jahres mit Ausnahme der letzten Oktoberhälfte überflutet; Hochwasserspitzen mit Wasserständen von über 4m über Flur Anfang Juni!) und 1995 (durchgehend überflutet mit Ausnahme weniger Wochen im November und Dezember; Hochwasserspitzen mit Wasserstände bis etwa 3m über Flur im März bzw. bis 4m über Flur im Juni!) haben den adulten Bestand bis 1995 auf den hinteren, höchsten Teil des Transektes zurückgedrängt. Nach erneut hohen Wasserständen über Flur im Winter 1995/96 und im Jahre 1996 zur Austriebszeit von *Phalaris arundinacea* ist der adulte Bestand fast vollkommen abgestorben. Im Herbst waren nach dem Trockenfallen ausschließlich Keimlinge und juvenile Pflanzen (teilweise aus Rhizomen ausgetrieben) entlang des Transekts zu finden. Im Gegensatz dazu breitete sich *Carex gracilis* vom hinteren Teil des Transekts nach vorne aus (Abb. 4 unten). Allerdings war die hohe Dominanz am Ende des Transekts in den Jahren mit den extremen Hochwasserereignissen (1994, 1995) vergleichsweise geringer.

Die fast ganzjährigen Überflutungen in den Jahren 1992 bis 1995 führten dazu, daß *Limosella aquatica* während dieser Zeit an keiner Stelle entlang des Transekts beobachtet werden konnte. Nach 1991 tauchte es wegen der niedrigen Wasserstände ab Mitte September erstmals wieder im Jahre 1996 auf und erreichte hier auf den meisten Flächen eine höhere Dominanz als in den Jahren 1990 und 1991.

Auch die Wasserhaushaltbedingungen am Gloggere Weiher machen deutlich, daß nur aufgrund der langanhaltenden hohen Wasserstände und nur seltenen Ablaßintervallen die entsprechenden „Nischen" für die Arten der Zwergbinsenfluren geschaffen werden (Abb. 6). Dieser Standort ist vor allem durch seine Wasserpflanzenvegetation charakterisiert. Diese wird entweder bei früher Sömmerung im Jahr geschwächt (z.B. *Nymphaea alba*) oder läuft überhaupt nicht auf (z.B. *Potamogeton obtusifolius*). *Carex elata*, die am östlichen Rand des Weihers eine Röhrichtzone bildet, etablierte sich zwar mit wenigen Individuen während der Sömmerung im Jahr 1993. Diese Individuen sind aber nach der Bespannung wieder abgestorben, so daß sich diese Art nicht ausbreiten konnte. Alle Arten der Zwergbinsenfluren sind ausschließlich im Jahr 1993 nach der Sömmerung aufgelaufen, haben sich etabliert und erfolgreich reproduziert (vgl. Abb. 6).

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

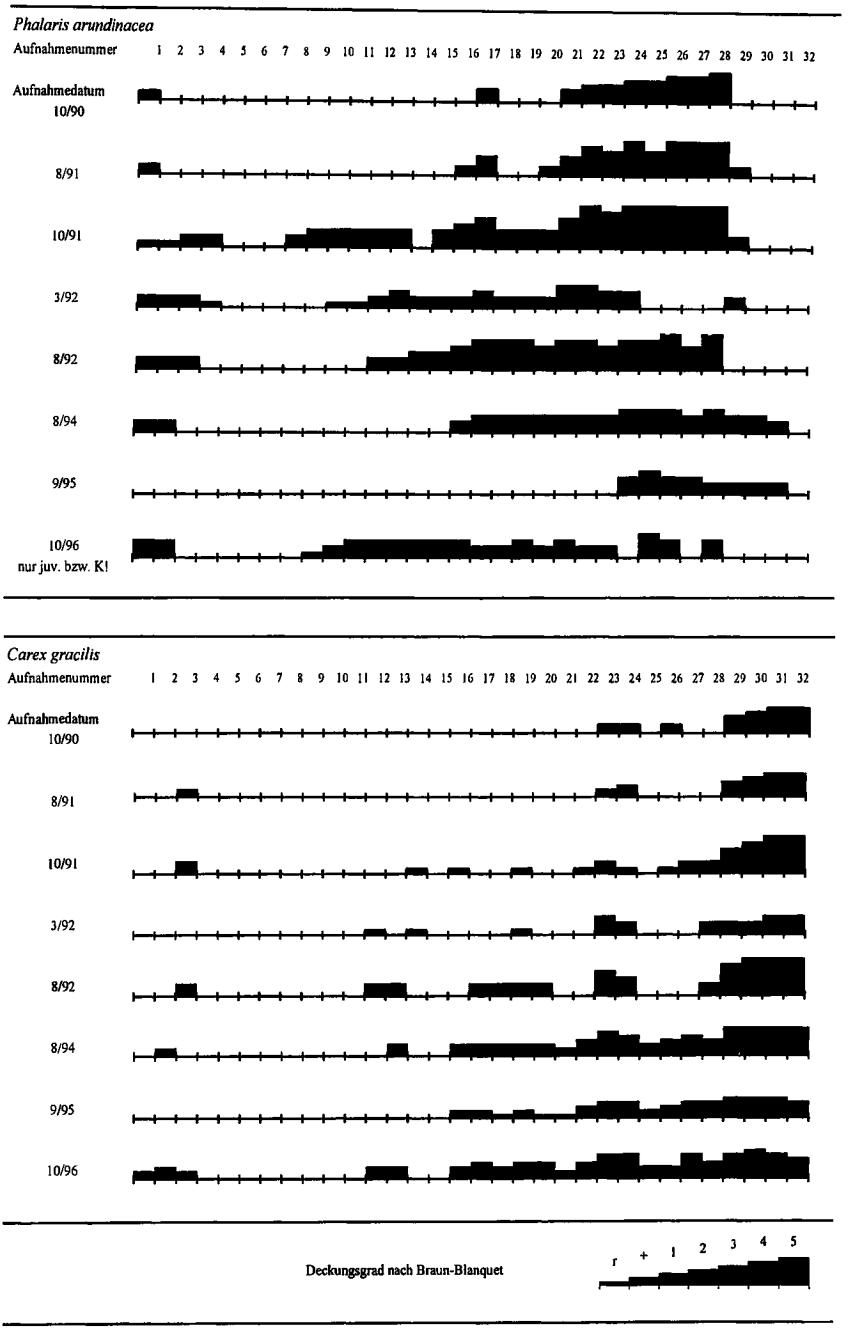


Abb. 4: Langfristige Dynamik (1990 bis 1996) der Populationen von *Phalaris arundinacea* (oben; beachte im Jahre 1996 ausschließlich Keimlinge und juvenile Pflanzen!) und *Carex gracilis* entlang des Transekts im „Kosperskern" (vgl. Abb. 2).

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

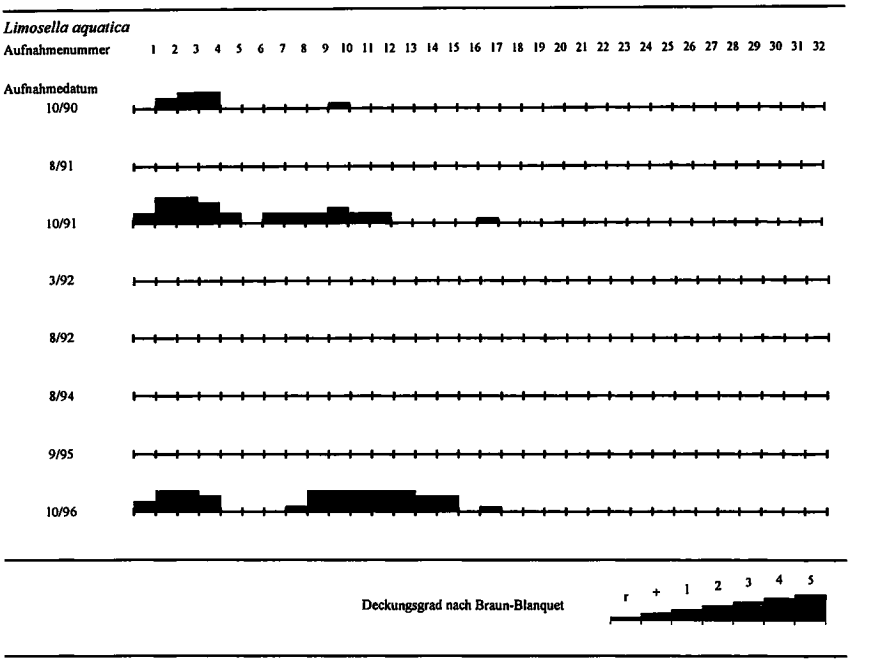
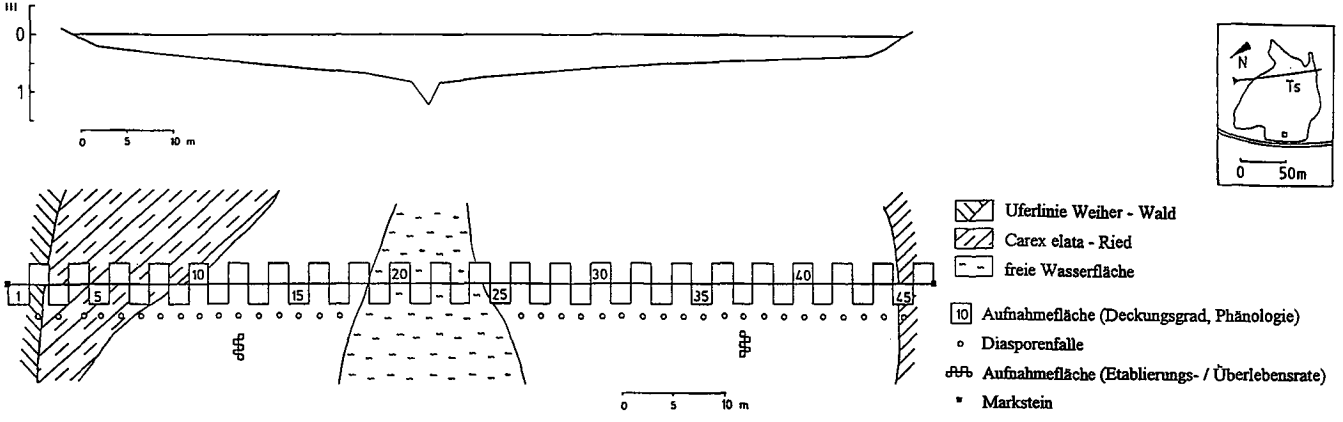


Abb. 5: Langfristige Dynamik der Population von *Limosella aquatica* entlang des Transekts im „Kosperskern" (vgl. Abb. 2).

Abb. 6: Versuchsanlage (oben) und langfristige Dynamik (unten; 1992 bis 1995) der Wasserpflanzen *Nymphaea alba* und *Potamogeton obtusifolius*, der Röhrichtpflanze *Carex elata* und der Zwergbinsenpflanze *Carex bohemica* entlang des Transekts im „Gloggere Weiher".

Bespannung 1992, 1994, 1995; Sömmerung im Jahr 1993 (grau hinterlegt). J = Jahr der Aufnahme. Angabe des Deckungsgrades nach WILMANNS (1993).



Transektfläche	J	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	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
Meter		0	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36	38	40	42	44	46	48	50	52	54	56	58	60	62	64	66	68	70	72	74	76	78	80	82	84	86	88	90
Gesamtdeckung (%)	92	2	10	70	70	70	70	70	70	80	80	80	40	35	35	35	35	35	35	40	40	40	45	45	45	35	35	35	35	35	35	50	50	50	50	50	50	50	60	60	60	60	60	30	50	30	0
	93	2	10	85	85	75	85	80	85	90	85	90	60	60	65	65	60	65	70	40	35	50	15	30	30	50	45	60	70	95	85	85	85	85	80	85	80	75	70	70	65	40	55	30	80	5	5
	94	1	40	90	90	90	90	90	90	80	80	60	60	60	90	90	50	50	50	50	90	90	20	20	20	90	90	90	10	10	10	60	60	60	75	75	75	75	60	60	60	60	60	60	60	<1	0
	95	10	40	95	95	95	95	85	85	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	95	95	90	90	90	90	90	90	90	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	25	25	<1
Nymphea alba	92													+	+	+	+	+	+	3	3	3	1	1	1	3	3	3	3	3	3	2b	2b	2b	2b	2b	2b	2b									
	93												1	1		1			1	1	2b	3	2a	2b	1	3	2a		1	1	1	1	1					1					1				
	94											1	1	1	5	5	1	1	1	1	5	5	2a	2a	2a	5	5	5				3	3	3	4	4	4	4	1	1	+	+	1	1	1		
	95											+	+	3	3	3	3	3	5	5	5	5	3	3	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	3	3	3	3	3	5	5	4	2a			
Potamogeton obtusifolius	92																						1	1	1																						
	93																																														
	94														1	1	3	3	3	3	+	+	2a	2a	2a																						
	95											1	1	1	1	1	2a	2a	2a	2a	2a	2a	5	5	2a			2a	2a	1	1	1	1	1	1							+	+		+	+	+
Carex elata	92		1	4	4	4	4	4	4		4		2a																																		
	93		1	4	4	4	4	3	4		4		2a							1	1												1									1					
	94		+	5	5	5	5	5	5	+	+																																				
	95		2a	5	5	5	5	5	5	+	+																																				
Carex bohemica	92																																														
	93									2a		2a	1	2a	2b	2b	2b	3	3	2b	1			1	2a	2a	2a	3	3	3	3	2b	2b	2b	3	3	2b	2b	2a	2b	2a	2a	1	1			
	94																																														
	95																																														

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.binn.de/ und www.zobodat.at

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Die Bedeutung der Landnutzung

Die Bedeutung der Landnutzung ist bereits am Beispiel der bewirtschafteten Weiher deutlich geworden. Anhand von den folgenden zwei Fallbeispielen soll aufgezeigt werden, daß mechanische Störungen, die in die Vegetationsdecke eingreifen bzw. offenerdige Nischen schaffen, die fehlenden hydrologischen Voraussetzungen zumindest kurzfristig bei entsprechenden Standortbedingungen ersetzen können.

Die Auswirkung der Störung durch Weideschweine – das Fallbeispiel Lonjsko Polje

Die Schweineweiden im Lonjsko Polje gehen auf die frühere Waldweide der Eichenwälder in den Save-Auen zurück. Die heute noch existierenden Rassen sind die „Turopoljska" (Turopolje-Schweine), „Mangulica" (Mangalitza-S.) und „Sarena" (Wollschweine). Angaben über den genauen Zeitpunkt der Entstehung der Schweine-Hutweiden liegen nicht vor (detaillierte Angaben zur Nutzungsgeschichte des Gebietes vgl. SCHNEIDER-JACOBY & ERN 1990, Gugic 1996). Zumindest seit dem 18. Jahrhundert wurden die Schweine nach dem Ablaufen des Hochwassers auf die Weide geschickt, wo sie in der Regel bis zur Eichelmast verbleiben. Heute werden die Schweine in kleinen Gruppen von 6 bis 8 Muttersauen gehalten. Sie werden mit Ausnahme im Spätherbst, wo sie neben den Eichenwäldern in die abgeernteten Äcker getrieben werden („herd-management"), nicht in der klassischen Form gehütet. Eine Betreuung durch den jeweiligen Hirten umfaßt nur die Zufütterung („jato-management"; GUGIC 1996).

Tab. 7: Dominante und ausgewählte Arten in der Vegetation und Diasporenbank auf zwei Standorten (A, B) einer Kriechstraußgras-Weide in den Save-Auen bei Lonjsko Polje (Kroatien).
Angabe der Stetigkeit aus jeweils 20 Aufnahmen à 1 x 1 m²/Standort.

	Stetigkeit (Deckungsgradspanne)		Diasporenbank (Anzahl Diasporen/m²)	
Standort	**A**	**B**	**A**	**B**
Art				
Arten der Kriechstraußgras-Rasen				
Agrostis stolonifera	V (4, 5)	V (5)	16	32
Mentha pulegium	V (+, 1)	V (+, 1)	31355	18112
Plantago intermedia	V (+, 2)	V (+, 2)	18558	16218
Pulicaria vulgaris	V (r, 2)	V (r, 2)	796	525
Ranunculus sardous	V (+, 1)	IV (r, +)	5762	95
Teucrium scordium	III (r, +)	I (+)	191	32
Trifolium fragiferum	II (+, 1)	-		
Arten der Zwergbinsenfluren				
Marsilea quadrifolia	I (r,+)	I (r)	*	*
Ludwigia palustris	I (r)	I (r)	143	573
Cyperus fuscus	-	-	1512	80
Gesamt (Artenzahl bzw. Diasporen/m²)	35	26	96546	67134

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Die Untersuchungen zur Auswirkung der Beweidung durch Schweine im Lonskje Polje zeigten deutlich den positiven Einfluß dieser Landnutzungsform für die Etablierung und damit das Überleben von Populationen der Zwergbinsenarten, aber auch der Arten der Kriechstraußgras-Rasen (vgl. z.B. Tab. 7), mit denen die Zwergbinsenfluren oft verzahnt sind. Während ohne Störung flächendeckend *Agrostis stolonifera* dominiert, schaffen die Störungen durch die nach Nahrung (Rhizome u.a.) grabenden Schweine die notwendigen Nischen für die Keimung und Etablierung (Abb. 7, 8) der o.g. Arten. Unter den Arten der Zwergbinsenfluren sind dies vor allem *Marsilea quadrifolia* und *Ludwigia palustris*. Weitere häufigere Arten aus dieser Gruppe sind *Cyperus fuscus*, *C. flavescens*, *Centaurium pulchellum* und *Gnaphalium uliginosum*. Die Voraussetzung, auf die Störung entsprechend „schnell" reagieren zu können, ist auch hier eine Diasporenbank (Tab. 7). Teilweise weisen manche Arten sehr hohe Werte keimfähiger Diasporen im Boden auf, so z.B. *Mentha pulegium* und *Plantago intermedia*.

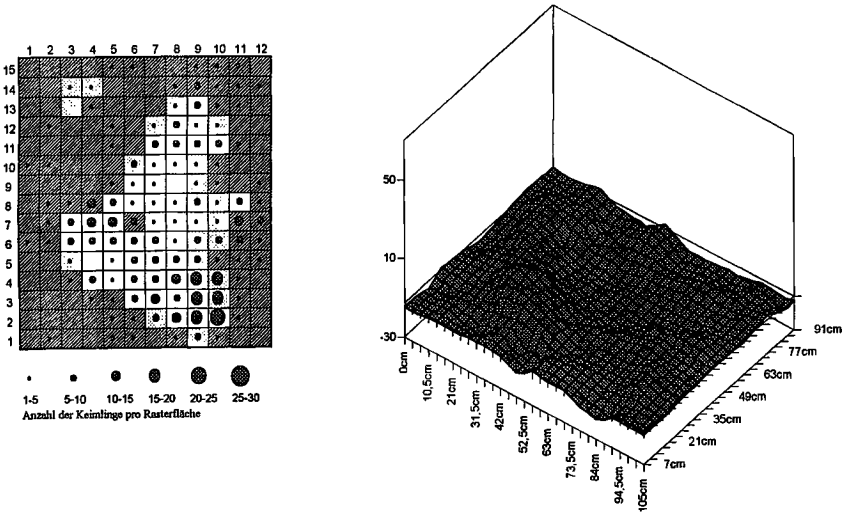


Abb. 7: Zahl der Keimlinge [links; weiß – Offenboden, gerastert/schraffiert – zunehmende Deckung von *Agrostis stolonifera* (dunkel = 75-100 %)] in einer typischen, durch Schweine geschaffenen Störstelle und deren Mikrorelief (rechts) auf der Hutweide im Lonjsko Polje in den Save-Auen (Kroatien). Größe einer Rasterfläche: 7 x 7 cm².

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

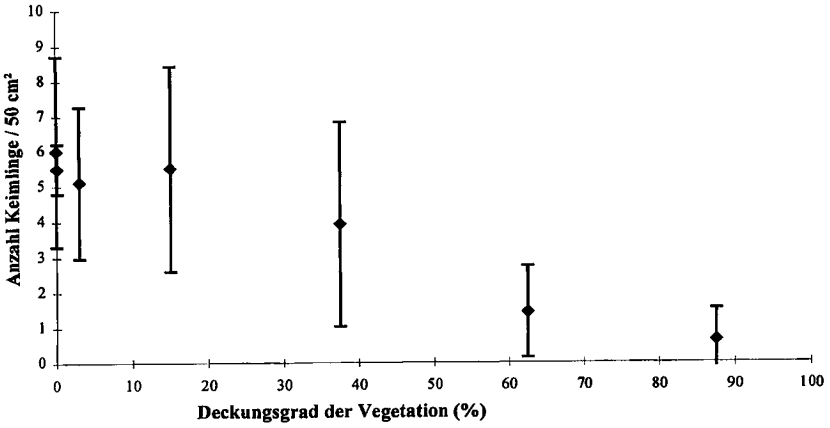


Abb. 8: Durchschnittliche Anzahl Keimlinge mit abnehmendem Deckungsgrad der Vegetation (durch Schweine hervorgerufene Störstellen) auf der Huteweide im Lonjsko Polje in den Save-Auen (Kroatien).

Die Auswirkung der Störung durch Ackerbau – das Fallbeispiel Schmiechener See

Im Randbereich des Schmiechener Sees wurde trotz der gelegentlichen Überflutung bis 1988 Ackerbau betrieben. Dies führte in nassen Jahren dazu, daß die Einsaat „ertrank" und die offenen Böden u.a. durch Arten der Zwergbinsenfluren besiedelt wurden (hier v.a. *Schoenoplectus supinus*, *Juncus sphaerocarpus*, *Limosella aquatica*; zur Vegetation vgl. KUHN & KRAMER 1995, KUHN et al. 1999). Im Zuge der Ausweisung als Naturschutzgebiet fand im Jahre 1988 eine Flurneuordnung statt, die zum Ziele hatte, diese Flächen als Puffer dem NSG zuzuschlagen. Seither liegen die Flächen brach. Dies führte zur Ansiedlung von Weiden und der Etablierung eines Rohrglanzgrasröhrichts (Abb. 9).

Um die für die Arten der Zwergbinsenfluren notwendigen konkurrenzschwachen, offenerdigen Standortbedingungen zu erhalten, wurde im Jahre 1990 empfohlen, wenigstens einen Teil der betroffenen Ackerflächen durch einmaliges Pflügen im Herbst offenzuhalten. Dies geschah schließlich auf einem Acker im Südwesten des Schmiechener Sees in der Weise, daß dieser in zwei Parzellen in Längsrichtung geteilt wurde. Davon wurde die östliche Parzelle belassen (Variante „Brache"), die westliche einmalig im Dezember 1990 vollständig gepflügt (Variante „Störung").

Die hydrologischen Voraussetzungen für die Etablierung der Zwergbinsenarten waren aber erstmals wieder im Jahre 1994 gegeben. Allerdings zeigen die Ergebnisse deutlich, daß die einmalige mechanische Störung und damit das Schaffen von Offenbodenbedingungen für die Etablierung und erfolgreiche Reproduktion dieser Arten notwendig war (Abb. 10).

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

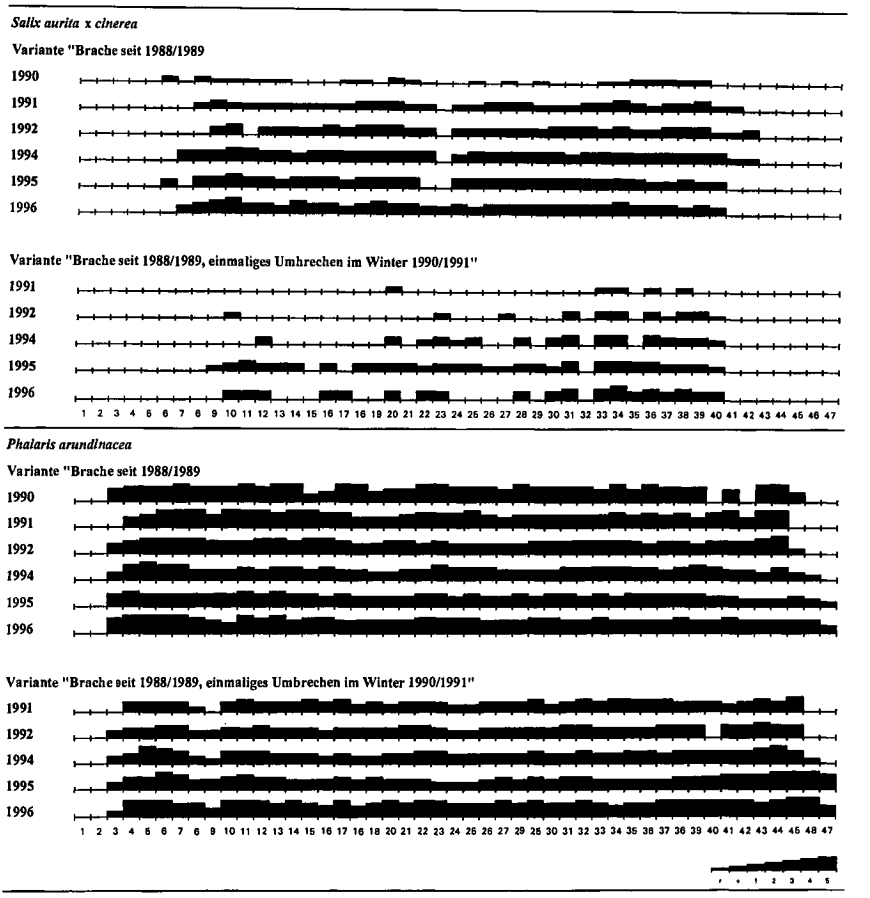


Abb. 9: Dominanz (Deckungsgrad nach Braun-Blanquet 1964) von *Salix aurita* x *cinerea* und *Phalaris arundinacea* entlang der Transekte auf den Versuchsvarianten „Brache" (B) und „Pflügen (Pf) des ehemaligen Ackers am Rande des Schmiechener Sees.

1990 – nur Aufnahme der Variante „Brache".

1994, 1995 – jeweils Überschwemmung der Versuchsflächen.

Während entlang des Transekts auf der Parzelle, die durchgängig „Brache" war, nur an einer Stelle wenige Individuen von *Schoenoplectus supinus* vorkamen, etablierte sich auf der „gepflügten Parzelle" ein flächendeckendes Vorkommen. Auch *Limosella aquatica* keimte und reproduzierte sich ausschließlich auf der gepflügten Parzelle, im Gegensatz zu *Schoenoplectus supinus* in wenigen Individuen auch im relativ trockenen Jahr 1991. Bereits im Jahre 1995 war der Effekt des einmaligen Pflügens durch die flächendeckende Ausbildung eines Moosrasens mit *Drepanocladus aduncus* dahin. Dies bedeutet, daß diese Maßnahme, wenn auch nicht jedes Jahr, so doch in kontinuierlichen Zeitabständen durchgeführt werden muß. Eine weitere dahingehende Empfehlung führte schließlich dazu, daß beide Parzellen im Winter 1998/1999 gerodet, gemäht und anschließend gepflügt wurden. Im Jahre 1999 kam es durch die großflächige Überschwemmung des gesamten Bereichs zu

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

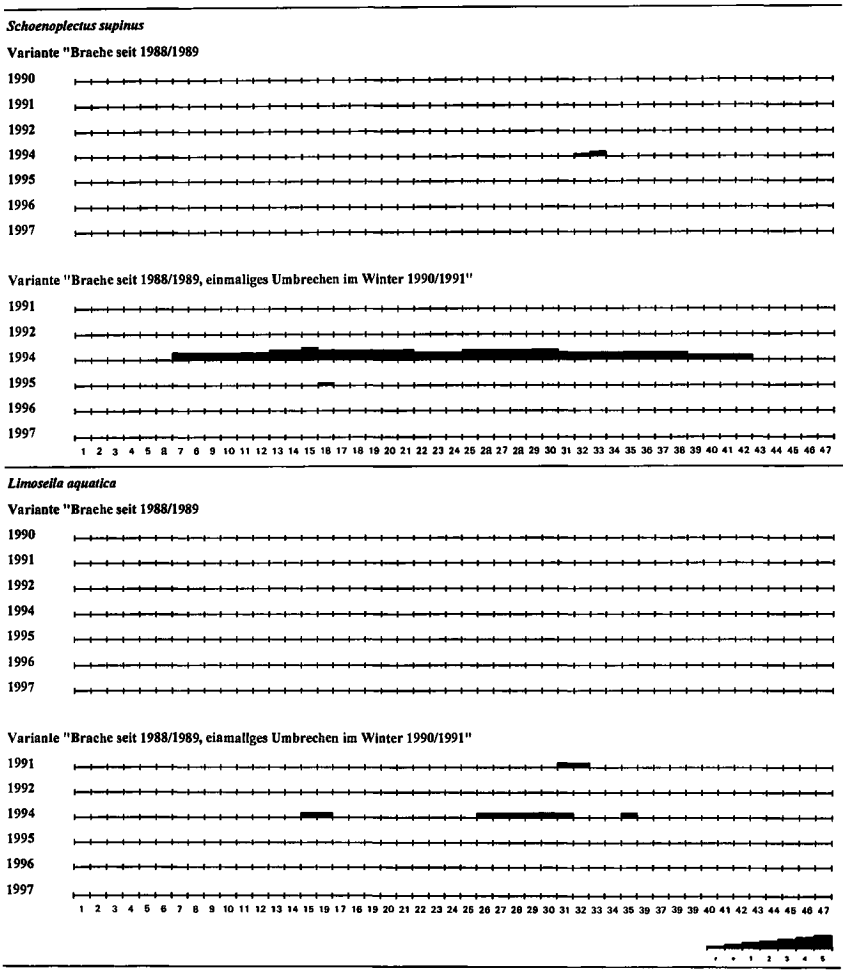


Abb. 10: Dominanz (Deckungsgrad nach BRAUN-BLANQUET 1964) von *Schoenoplectus supinus* und *Limosella aquatica* entlang der Transekte auf den Versuchsvarianten „Brache" (B) und „Pflügen (Pf) des ehemaligen Ackers am Rande des Schmiechener Sees.

1990 – nur Aufnahme der Variante „Brache".

1994, 1995 – jeweils Überschwemmung der Versuchsflächen.

einem „Massenauflaufen" wenigstens zwei der drei für diesen Standort typischen Zwergbinsenarten (*Schoenoplectus supinus*, *Limosella aquatica*; nur in extrem geringer Individuenzahl: *Juncus sphaerocarpus*).

Auch hier ist eine Diasporenbank im Boden für diese Arten charakteristisch: So konnten sie auch nach langer Zeit „ungünstiger Standortbedingungen" auf die entsprechenden Maßnahmen sofort reagieren. Ein weiterer Aspekt des Pflügens ist schließlich, daß, falls in trockenen Jahren die Diasporen dieser Arten in den oberen Bodenschichten ihre Keimfähigkeit verlieren, dadurch die Diasporen, die in tieferen Bodenschichten überlebt haben, an die Bodenoberfläche befördert werden (z.B. *Juncus sphaerocarpus*).

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Persistenz und Diasporenbank

Die hohe zeitliche und räumliche Dynamik entsprechender Nischen erfordert die Anpassung der Zwergbinsenarten, zum richtigen Zeitpunkt am richtigen Ort zu sein. Die o.g. Beispiele haben gezeigt, daß zum Zeitpunkt der Untersuchungen auf den jeweiligen Standorten eine Diasporenbank vorhanden war. Allerdings lassen diese Untersuchungen nur begrenzt eine Aussage über die Persistenz der Diasporenbank zu.

Die Untersuchungen zur jahreszeitlichen Dynamik der Diasporenbank am Kosperskern und Schmiechener See zeigten, daß alle Arten der Zwergbinsenfluren dem Typ 4 nach POSCHLOD & JACKEL (1993) zugeordnet werden können, d.h., ganzjährig sind sowohl in oberflächlichen als auch tieferen Bodenschichten Diasporen aufzufinden, unabhängig davon, ob ein Diasporeneintrag stattgefunden hat oder nicht (z.B. *Limosella aquatica*, Abb 11). Dies steht im Gegensatz zu den „konkurrierenden" Arten, wie *Salix* spp. und *Phalaris arundinacea*, deren Diasporenbank nur vorübergehend ist (Abb. 12).

Die vergleichenden Untersuchungen zur Persistenz haben schließlich ergeben, daß die Diasporenbank permanent ist, nach der Klassifizierung von POSCHLOD (1993b) „permanent, mehrere Jahrzehnte". Dies wird aus den folgenden, ausgewählten Ergebnissen deutlich.

Die Untersuchungen am „Kleinen Bodensee" haben gezeigt, daß keimfähige Diasporen noch in über 20cm Sedimenttiefe anzutreffen waren. Dies war nicht nur bei Arten der Zwergbinsenfluren wie bei *Cyperus fuscus*, *Gnaphalium uliginosum* und *Limosella aquatica* (Tab. 8) der Fall, sondern auch bei *Alopecurus aequalis*, *Carex gracilis*, *Oenanthe aquatica*, *Rorippa amphibia* und zahlreichen Arten der Zweizahnfluren wie *Polygonum* spp. und *Ranunculus sceleratus*. Geht man bei der maximal etwa 40cm dicken Sedimentauflage von einer kontinuierlichen Ablagerung seit dem Zeitpunkt, zu dem der „Kleine Bodensee" zum Altarm wurde (s.o.), aus, darf das Alter der Diasporen auf mehr als 100 Jahre geschätzt werden.

Tab. 8: Vertikale Verteilung der Diasporenbank (Anzahl Diasporen pro 0,1l bzw. 50 cm² Fläche) von *Limosella aquatica* entlang eines Transekts durch die Zonierung am Nordostende des „Kleinen Bodensees".

Umrahmte Diasporenzahlen – signifikante Häufung ($p \leq 0{,}05$) nach der gewichteten Chi-Quadrat-Analyse.

	Bohrkern (1-7 Zone mit *Salix alba*; 8-12 Zone mit *Carex gracilis*, 13, 14 - Schlammbodenzone)													
Tiefe (cm)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
0-2													1	6
2-4						1		2		1	1		1	1
4-6												3	1	1
6-8												1		1
8-10					1									
10-12					4								1	
12-14					48	1	4							
14-16					28	9	8		1					
16-18					7	4	22							
18-20						1	33							
20-22							6							
22-24							11							
24-26							2							
26-28														
28-30														

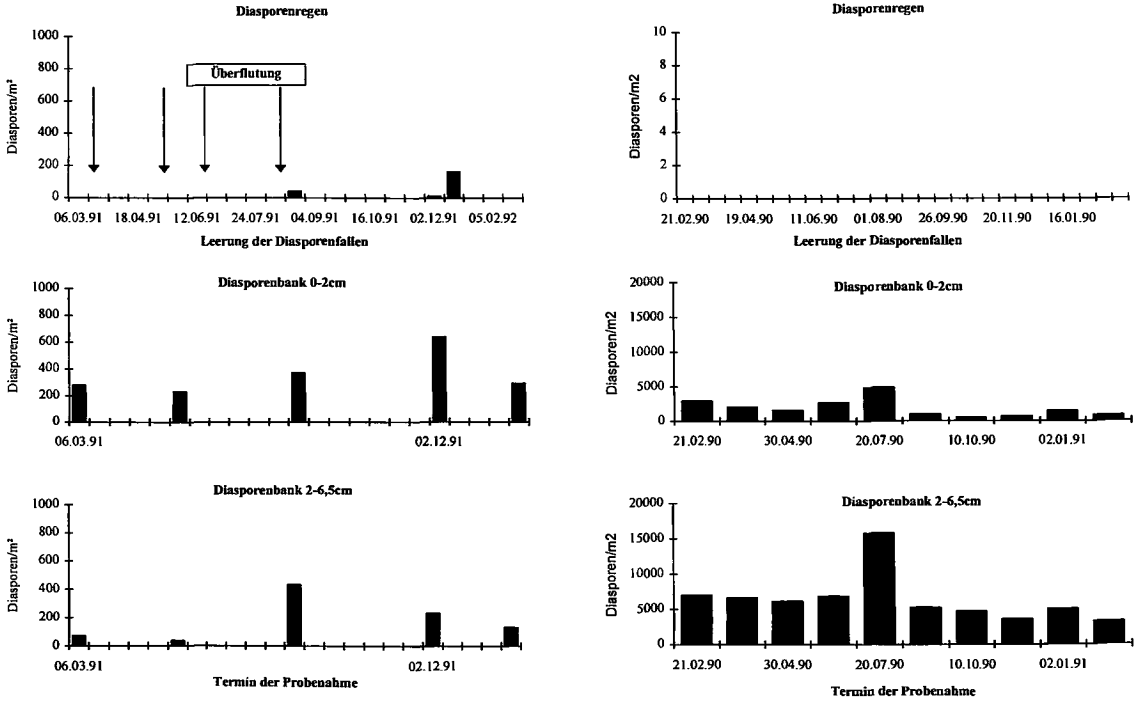


Abb. 11: Saisonale Dynamik des Diasporenregens (oben) und der Diasporenbank in oberflächlichen (Mitte) und tieferen Bodenschichten (unten) von *Limosella aquatica* im „Kosperskern" (links) und auf einem ehemaligen Acker am Rande des „Schmiechener Sees" (rechts).

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

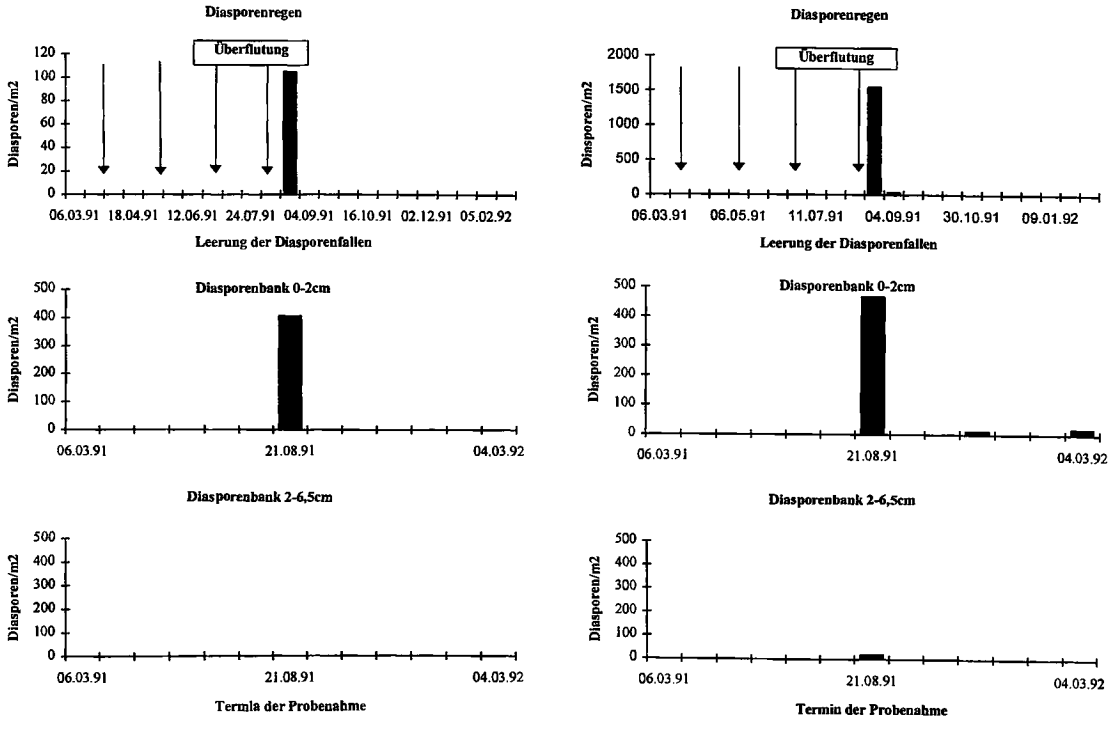


Abb. 12: Saisonale Dynamik des Diasporenregens (oben) und der Diasporenbank in oberflächlichen (Mitte) und tieferen Bodenschichten (unten) von *Salix* spp. (links) und *Phalaris arundinacea* im „Kosperskern"

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Die Ergebnisse des Vergleichs des Nachweis keimfähiger Diasporen im Sediment mit dem Zeitpunkt, an dem zum letzten Male ein floristischer Nachweis erbracht wurde, bestätigen diese Tatsache. Zwar sind, bedingt durch eine intensiv floristische Kartierung erst seit Beginn der 60er Jahre, die Werte nicht so hoch, doch betragen die mit Hilfe dieser Methode erbrachten Datierungen teilweise mehr als 20 Jahre (Tab. 9). Am Beispiel dieser Untersuchungen soll dies auch für die typischen Moose der Zwergbinsenfluren aufgezeigt werden. Neben *Riccia cavernosa* konnten *Physcomitrella patens*, *Physcomitrium eurystomum* und *P. sphaericum* für diese Weiher überhaupt erstmals nachgewiesen werden.

Tab. 9: Historische floristische Angaben (vgl. POSCHLOD et al. 1996) zu Arten der Zwergbinsenfluren in ausgewählten Weihern Oberschwabens (Baden-Württemberg) und deren aktuelles Vorkommen in der Diasporenbank.

Ort	Art	letzter florist. Nachweis	Nachweis in der Diasporenbank
Neuweiher	*Carex bohemica*	1983	1992
	Cyperus fuscus	bisher nicht bekannt	1992
	Eleocharis ovata	1981	1992
	Limosella aquatica	bisher nicht bekannt	1992
	Peplis portula	1977	n. n.
	Riccia cavernosa	bisher nicht bekannt	1992
	Physcomitrium eurystomum	bisher nicht bekannt	1992
Rennertser Weiher	*Elatine triandra*	1983	1991
	Eleocharis ovata	1985**	1991
	Physcomitrella patens	bisher nicht bekannt	1991
	Physcomitrium eurystomum	bisher nicht bekannt	1991
	Physcomitrium sphaericum	bisher nicht bekannt	1991
Waldweiher	*Elatine triandra*	1967	1992
	Eleocharis ovata	1973	1992
	Limosella aquatica	1967	n. n.
	Peplis portula	1959	n. n.
	Physcomitrium sphaericum	bisher nicht bekannt	1992
Gloggereweiher	*Carex bohemica*	bisher nicht bekannt	1992
	Cyperus fuscus	bisher nicht bekannt	1992
	Eleocharis ovata	bisher nicht bekannt	1992
	Ricca cavernosa	bisher nicht bekannt	1992
	Physcomitrium eurystomum	bisher nicht bekannt	1992

Auch die Untersuchung der Diasporenbank der 30 Weiher im Altdorfer Wald brachte erstaunliche Ergebnisse (Tab. 10). Obwohl von dort, trotz intensiver floristischer Untersuchungen und mehrjährigen Untersuchungen im Rahmen eines Projektes zur Ökologie und Vegetation der Weiher (KONOLD 1987) nur ein einziges Vorkommen von *Carex bohemica* bekannt war, konnte diese Art mit Hilfe der

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

„underground floristics-Methode" in acht weiteren Weihern nachgewiesen werden. *Cyperus fuscus*, *Eleocharis ovata* und *Limosella aquatica* waren aus diesem Gebiet bisher überhaupt nicht bekannt. Dies gilt auch für die Moose *Riccia cavernosa* und *Physcomitrium eurystomum*. Daß von vielen Weihern die letztmalige Sömmerung (Ablassen im Sommer) über 20 und sogar 30 Jahre zurücklag bzw. in den Teichbüchern überhaupt nicht mehr verzeichnet war, deutet darauf hin, daß diese Arten als keimfähige Diasporen im Boden/Sediment über mehrere Jahrzehnte, wenn nicht sogar mehr als ein Jahrhundert überleben können.

Tab. 10: Aktuelles Vorkommen (Anzahl Keimlinge/l Sediment; * - nur Angabe des Vorkommens möglich) von Arten der Zwergbinsenfluren in der Diasporenbank des Sedimentes von Weihern im Altdorfer Wald (Oberschwaben, Baden-Württemberg).

Weiher	Neuw. Nord	Höllw.	Hengstmoosw.	kl. Gräfinnenw.	Tafelw.	Gräfinnenw.	U. abgebroch. W.	Mittl. Kähliblühlw.	Neuw. Süd	kl. Kiebelesw.	Kiebelesw.	Bunkhofer W.	Schanzwiesw.	Stockw.	Schwarzgrabenw.	Birkw.	Klnaingerw.	Unt. Kähliblühlw.	Ob. Kähliblühlw.	Bambühlw.	Egelsee	Langmoosw.	Hagenbachw.	Klosterw.	Killansw.	Ob. abgebroch. W.	Truchsessenw.	Langteichbühlw.	Tiefw.	Gloggerew.	Steigkeit
Gesamtartenzahl	12	19	25	13	27	20	18	23	22	24	21	23	23	14	26	37	18	24	24	23	16	29	22	24	22	22	18	40	14	40	
Cyperus fuscus		1			1					5	2	2					1	7	6	73	2	6	94	2	60	2	2		*	*	18
Carex bohemica			1																		2	5	5		2	1	4	4		*	9
Limosella aquatica			1	1																						1	1	1	*		7
Eleocharis ovata								1				1								2										*	4
Gnaphalium uliginosum																				2											1
Juncus bufonius						1																								*	1
Riccia cavernosa											*	*	*					*	*	*		*	*	*	*						
Physcomitrium eurystom.					*			*										*	*	*		*	*	*	*			*			

Keimungsbiologie

Die Ergebnisse haben gezeigt, daß die hier untersuchten Arten der Zwergbinsenfluren hinsichtlich der untersuchten Faktoren kein einheitliches Bild aufweisen (Tab. 11-14).

Etwa die Hälfte der untersuchten Arten, nämlich *Cyperus fuscus, Eleocharis ovata, Schoenoplectus supinus, Juncus sphaerocarpus* und *Elatine hydropiper* wiesen eine primäre Dormanz auf (Tab. 11). Während die primäre Dormanz bei *Cyperus fuscus, Elatine hydropiper* und wenigstens zum Teil bei *Eleocharis ovata* durch eine dreimonatige Lagerung gebrochen war, war bei *Schoenoplectus supinus* und *Juncus sphaerocarpus* erst nach Kältestratifikation eine signifikant erhöhte Keimrate festzustellen. Bei *Eleocharis ovata* führte die Stratifikation zu einer nochmaligen Erhöhung der Keimrate.

Unter den Faktoren, die eine Keimung unter Wasser verhindern, wurde bisher nur die Auswirkung konstanter Temperaturen, die durch einen aufliegenden Wasserkörper bedingt sind, untersucht (Tab. 12). Dabei zeigte sich, daß die Keimraten bei *Cyperus fuscus, Eleocharis ovata* und *Schoenoplectus supinus* bei konstanten Temperaturen nur zwischen 0 und 5 % lagen. Sie waren damit signifikant niedriger als bei fluktuierenden Temperaturen. Bei den anderen Arten zeigten sich keine Unterschiede. Während *Cyperus fuscus* unter anschließend fluktuierenden Temperaturen sofort annähernd gleich hohe Keimraten wie unter von Beginn an

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Tab. 11 = Keimtab 1: Keimungsraten (%) ausgewählter Arten der Teichbodenflora der Varianten „1", „2", „3" und „4" (vgl. Tab. 2).
Art: Von manchen Arten wurden die Keimtests an verschiedenen Populationen durchgeführt. In diesem Fall wurde jeweils angeführt, woher die getesteten Populationen stammen (Hardt - Weiher bei Hardt, Reinh - Weiher bei Reinhartshofen, SchmS - Acker beim Schmiechener See; vgl. Tab. 2).

Varianten: 1 - Lagerung max. 10 Tage, keine Vorbehandlung, Licht warm-weiß, Temperaturen fluktuierend; 2 - Lagerung 3 Monate, keine Vorbehandlung, Licht warm-weiß, Temperaturen fluktuierend; 3 - Lagerung 3 Monate, Kältevorbehandlung, Licht warm-weiß, Temperaturen fluktuierend; 4 - Lagerung 3 Monate, Frostvorbehandlung, Licht warm-weiß, Temperaturen fluktuierend.

A, B, C, D - signifikante Unterschiede (* - p = 0,05, ** - p = 0,01) zwischen den Varianten 1 und 2 (A), 2 und 3 (B), 2 und 4 (C) und 3 und 4 (D). - = Variante nicht durchgeführt.

Variante	1	2	3	4	A	B	C	D
Art								
Carex bohemica	93,6	60,8	80,0	81,2	**	**	**	
Cyperus fuscus (Hardt)	4,6	94,0	-	-	**			
Cyperus fuscus (Pfaumoos)	-	33,2	36,8	54,8			**	**
Eleocharis ovata	0,0	32,0	90,0	66,6	**	**	**	**
Isolepis setacea(1989)	-	55,2	48,8	58,8				
Isolepis setacea (1990)	98,6	99,4	-	-				
Schoenoplectus supinus	16,0	25,4	68,6	28,0		**		*
Juncus sphaerocarpus	0,8	0,8	12,8	4,0		**		
Elatine hydropiper	5,0	56,6	22,6	78,6	**	**	*	**
Limosella aquatica (Kosp)	96,4	96,8	-	-				
Limosella aquatica (SchmS)	95,4	98,8	94,8	97,6				
Limosella aquatica (Reinh)	98,4	96,8	-	-				

Tab. 12 = Keimtab. 2: Keimungsraten (%) ausgewählter Arten der Teichbodenflora der Varianten „2", „5", „6" und „7" (vgl. Tab. 2).

Art: Von manchen Arten wurden die Keimtests an verschiedenen Populationen durchgeführt. In diesem Fall wurde jeweils angeführt, woher die getesteten Populationen stammen (Hardt - Weiher bei Hardt, Reinh - Weiher bei Reinhartshofen, SchmS - Acker beim Schmiechener See; vgl. Tab. 2).

Varianten: 2 - Lagerung 3 Monate, keine Vorbehandlung, Licht warm-weiß, Temperaturen fluktuierend; 5 - Lagerung 3 Monate, keine Vorbehandlung, Licht warm-weiß, Temperaturen konstant; 6 - Lagerung 3 Monate, keine Vorbehandlung, Licht warm-weiß, Temperaturen 12 Wochen konstant, anschließend fluktuierend; 7 - Lagerung 3 Monate, keine Vorbehandlung, Licht warm-weiß, Temperaturen 12 Wochen konstant, anschließend 6 Wochen Kältezwischenbehandlung, anschließend wieder fluktuierend.

A, B, C, D - signifikante Unterschiede (* - p = 0,05, ** - p = 0,01) zwischen den Varianten 2 und 5 (A), 5 und 6 (B), 5 und 7 (C) und 6 und 7 (D). - = Variante nicht durchgeführt.

Variante	2	5	6	7	A	B	C	D
Art								
Carex bohemica	60,8	73,6	88,8	88,8		*	*	
Cyperus fuscus (Hardt)	94,0	4,6	78,8	78,8	**	**	**	
Cyperus fuscus (Pfaumoos)	-	-	-	-				
Eleocharis ovata	32,0	0,0	0,0	85,4	**		**	**
Isolepis setacea	99,4	94,6	94,6	94,6				
Schoenoplectus supinus	25,4	2,6	4,0	14,0	**		**	**
Juncus sphaerocarpus	0,8	0,0	0,2	8,8			**	**
Elatine hydropiper	56,6	70,6	70,6	70,6				
Limosella aquatica (Kosp)	96,8	98,4	98,4	98,4				
Limosella aquatica (SchmS)	98,8	94,6	94,6	94,6				
Limosella aquatica (Reinh)	96,8	94,8	95,2	95,2				

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Tab. 13 = Keimtab. 3: Keimungsraten (%) ausgewählter Arten der Teichbodenflora der Varianten „3", „8", „9" und „10" (vgl. Tab. 2).

Art: Von manchen Arten wurden die Keimtests an verschiedenen Populationen durchgeführt. In diesem Fall wurde jeweils angeführt, woher die getesteten Populationen stammen (Pfau - Pfaumoos, SchmS - Acker beim Schmiechener See; vgl. Tab. 2)

Varianten: 3 - Lagerung 3 Monate, Kältevorbehandlung, Licht warm-weiß, Temperaturen fluktuierend; 8 - Lagerung 3 Monate, Kältevorbehandlung, Dunkelrotlicht, Temperaturen fluktuierend; 9 - Lagerung 3 Monate, Kältevorbehandlung, 12 Wochen Dunkelrotlicht, anschließend Licht warm-weiß, Temperaturen fluktuierend; 10 - Lagerung 3 Monate, Kältevorbehandlung, 12 Wochen Dunkelrotlicht, anschließend nach 6 Wochen Kältezwischenbehandlung Licht warm-weiß, Temperaturen 12 Wochen fluktuierend, anschließend nach 6 Wochen Kältezwischenbehandlung wieder fluktuierend.

A, B, C, D - signifikante Unterschiede (* - p = 0,05, ** - p = 0,01) zwischen den Varianten 3 und 8 (A), 8 und 9 (B), 8 und 10 (C) und 9 und 10 (D). - = Variante nicht durchgeführt.

Variante	3	8	9	10	A	B	C	D
Art								
Carex bohemica	80,0	0,0	90,4	90,4	**	**	**	
Cyperus fuscus (Hardt)	-	-	-	-				
Cyperus fuscus (Pfaumoos)	36,8	0,0	26,8	27,6	**	**	**	
Eleocharis ovata	90,0	0,0	97,4	97,4	**	**	**	
Isolepis setacea	48,8	0,4	48,0	48,0	**	**	**	
Schoenoplectus supinus	68,6	0,0	7,4	7,4	**	*	*	
Juncus sphaerocarpus	12,8	0,0	38,0	38,0	**	**	**	
Elatine hydropiper	22,6	0,0	80,0	80,0	**	**	**	
Limosella aquatica (Kosp)	-	-	-	-				
Limosella aquatica (SchmS)	94,8	0,0	86,8	86,8	**	**	**	
Limosella aquatica (Reinh)	-	-	-	-				

Tab. 14 = Keimtab. 4: Keimungsraten (%) ausgewählter Arten der Teichbodenflora der Varianten „3", „11", „12" und „13" (vgl. Tab. 2).

Art: Von manchen Arten wurden die Keimtests an verschiedenen Populationen durchgeführt. In diesem Fall wurde jeweils angeführt, woher die getesteten Populationen stammen (Pfau - Pfaumoos, SchmS - Acker beim Schmiechener See; vgl. Tab. 2)

Varianten: 3 - Lagerung 3 Monate, Kältevorbehandlung, Licht warm-weiß, Temperaturen fluktuierend; 11 - Lagerung 3 Monate, Kältevorbehandlung, Dunkelheit, Temperaturen fluktuierend; 12 - Lagerung 3 Monate, Kältevorbehandlung, 12 Wochen Dunkelheit, anschließend Licht warm-weiß, Temperaturen fluktuierend; 13 - Lagerung 3 Monate, Kältevorbehandlung, 12 Wochen Dunkelheit, anschließend nach 6 Wochen Kältezwischenbehandlung Licht warm-weiß, Temperaturen 12 Wochen fluktuierend, anschließend nach 6 Wochen Kältezwischenbehandlung wieder fluktuierend.

A, B, C, D - signifikante Unterschiede (* - p = 0,05, ** - p = 0,01) zwischen den Varianten 3 und 11 (A), 11 und 12 (B), 11 und 13 (C) und 12 und 13 (D). - = Variante nicht durchgeführt.

Variante	3	11	12	13	A	B	C	D
Art								
Carex bohemica	80,0	0,0	91,2	88,4	**	**	**	
Cyperus fuscus (Hardt)	-	-	-	-				
Cyperus fuscus (Pfaumoos)	36,8	0,0	17,6	35,6	**	**	**	**
Eleocharis ovata	90,0	0,0	98,0	100,0	**	**	**	
Isolepis setacea	48,8	0,0	82,4	73,6	**	**	**	*
Schoenoplectus supinus	68,6	0,0	26,6	41,4	**	**	**	
Juncus sphaerocarpus	12,8	0,0	60,8	43,2	**	**	**	*
Elatine hydropiper	22,6	0	80,6	69,4	**	**	**	
Limosella aquatica (Kosp)	-	-	-	-				
Limosella aquatica (SchmS)	94,8	0	89,6	84	**	**	**	
Limosella aquatica (Reinh)	-	-	-	-				

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

fluktuierenden Temperaturen erreichte, war dies bei *Eleocharis ovata* und *Schoenoplectus supinus* erst nach erneuter Kältestratifikation der Fall. Dies bedeutet, daß durch konstante Temperaturen bei der ersten Art eine Dormanz erzwungen, bei den letzten beiden Arten induziert wurde.

Allerdings keimten alle Arten nicht bei Dunkelrotlicht (entspricht z.B. der Beschattung durch Wasserpflanzen; Tab. 13) und Dunkelheit (z.B. bei Sedimentüberlagerung; Tab. 14). Mit Ausnahme von *Schoenoplectus supinus* und einem Teil der Diasporen von *Cyperus fuscus* wurde die Dormanz durch beide Faktoren nur erzwungen, d.h. nach Anwendung von Licht nach 3 Monate langer Behandlung bei Dunkelrotlicht bzw. Dunkelheit keimten die Diasporen sofort. Eine auffällige Tatsache war, daß bei mehreren Arten, so bei *Juncus sphaerocarpus* und *Elatine hydropiper*, die Keimrate nach der Behandlung mit Dunkelrotlicht oder Dunkelheit signifikant höher als vor der Behandlung war.

Diskussion

Die ökologische Nische und Anpassungen der Zwergbinsenpflanzen, darin zu überleben

Zur ökologischen Nische von Arten der Zwergbinsenfluren liegen viele, „eher" sporadische, denn gezielte Beobachtungen vor. In der Regel umfassen die Beobachtungen floristische Angaben oder vegetationskundliche Beschreibungen nach dem Trockenfallen von „Ufer- und Schlammböden", zu einem Zeitpunkt, wenn die Phänologie der Arten bzw. Ausprägung der Vegetation eine Ansprache überhaupt zuläßt (allgemein Moor 1936; Flußufer z.B. KORNECK 1960, PHILIPPI 1978 u.v.a.; Flachwasserseen z.B. PEINTINGER 1988, KUHN & KRAMER 1995; Teichböden z.B. KREH 1929, FRANKE 1987, HIEMEYER 1987, SCHAEFER-GUIGNIER 1994 u.v.a.). Die Autoren weisen auch darauf hin, daß das Vorkommen von Arten der Zwergbinsenfluren nicht nur an bestimmte hydrologische Voraussetzungen, sondern auch an Unterschiede im Substrat (Anteil organischer Substanz, Nährstoffe etc.) gebunden ist, die hier nicht untersucht wurden. Die meisten Autoren (z.B. BURRICHTER 1960, PIETSCH & MÜLLER-STOLL 1968, PHILIPPI 1976, ELLENBERG 1996 u.a.) beschreiben räumliche Zonierungen und/oder eine Abfolge von Stadien im Laufe einer Vegetationsperiode, die durch bestimmte Artengruppen repräsentiert sind. Eine zeitliche Abfolge tritt aber nur dann auf, wenn die hydrologischen Bedingungen sich während des Beobachtungszeitraums geändert haben, wie dies auch unsere Experimente in den Wasserbecken gezeigt haben. Die räumliche Zonierung ist oft typisch an solchen Standorten mit einem Gefälle, an denen sich ein entsprechender „hydrologischer Gradient" ausbilden kann, wie er an unseren Standorten am Oberrhein repräsentiert ist. Die Arten der Zwergbinsenfluren sind hier v.a. auf die extrem selten und in der Regel nur spät im Jahr trockenfallenden Stellen beschränkt.

Allerdings bewirken hydrologische Extremereignisse immer wieder eine Neuschaffung von konkurrenzarmen Nischen bzw. halten die bestehenden Nischen langfristig aufrecht, wie dies auch Beobachtungen von PHILIPPI (1980) bestätigen. So schreibt er für die an den Ufern des Altrheinarms „Kleiner Bodensee" vorkommenden Röhrichtarten, daß „das Caricetum gracilis bei Hochwassern geschädigt wird, bei extremen Hochwassern auch das Phragmitetum". Weiterhin führt er aus, daß *Phalaris arundinacea*-Bestände bei länger anhaltenden Überflutungen geschä-

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

digt werden, wie dies auch hier aufgezeigt werden konnte. Für die in dieser Arbeit ausgewählten Untersuchungsflächen zur Diasporenbank am „Kleinen Bodensee" weist er u.a. nach, daß die dort vorkommenden Schilfbestände nach dem Hochwasser im Sommer 1965 abgestorben sind.

Zusammenfassend kann deshalb die ökologische Nische der Arten der Zwergbinsenfluren als „räumlich variierend", „unvorhersagbar" und meist „kurzlebig" („ephemere Habitate") charakterisiert werden.

Leider liegen aber nur wenige detaillierte Beobachtungen über die saisonale und langfristige Vegetations- bzw. Populationsdynamik vor, die erst einen Rückschluß darüber erlauben, mit Hilfe welcher Strategien bzw. Anpassungen die Arten der Zwergbinsenfluren in diesen Nischen überleben.

Unsere Untersuchungen zeigen zuerst einmal, daß die Zwergbinsenarten sehr differenziert, zumindest hinsichtlich der Individuenzahl, auf unterschiedliche hydrologische Bedingungen bzw. „Feuchteverhältnisse" reagieren. In der Regel liefen sie nur unter terrestrischen Bedingungen auf. Nur ein Teil der Populationen zweier Arten mußte als „amphibisch" bezeichnet werden. So liefen *Schoenoplectus supinus* und *Limosella aquatica*, allerdings mit niedrigerer Individuenzahl als unter terrestrischen Bedingungen, unter Wasser auf, was GLÜCK (1911) und HEJNY (1960) bei der letztgenannten Art ebenso feststellen konnten. Die generative Reproduktion „unter Wasser" war aber teilweise eingeschränkt (*Limosella aquatica*, Schmiechener See) oder fiel vollständig aus (*Schoenoplectus supinus*; unveröff. Daten). Die unter Wasser aufgelaufenen Individuen starben bei anschließendem Trockenfallen, nach dem zahlreiche weitere Individuen aufliefen, nicht ab, sondern wuchsen als „Landformen" weiter und reproduzierten sich erfolgreich. Die Strategie, daß eine weit geringere Anzahl von Individuen unter Wasser aufläuft, verhindert, daß bei einer über längere Zeiträume (Jahre, Jahrzehnte) andauernden Überflutung ohne anschließendes Trockenfallen die Diasporenbank „aufgebraucht" wird und damit die Population langfristig erlöscht.

Das Auftauchen von Keimlingen über die gesamte Vegetationsperiode unter terrestrischen Bedingungen, unter der Voraussetzung, daß geeignete Nischen zur Verfügung stehen, entspricht auch der bezüglich der Keimungsbiologie aufgestellten Hypothese, daß die Keimbereitschaft permanent sein muß, da die für diese Arten günstigen Keimnischen in amphibischen Habitaten zeitlich nicht vorhersagbar sind. Auch BASKIN et al. (1989, 1993a, b, 1996) konnten für einige Arten ephemerer Habitate eine ausschließlich durch ungünstige Umweltbedingungen erzwungene Dormanz für Arten aufzeigen, sobald eine primäre Dormanz, die kein generelles Merkmal der Arten von Zwergbinsenfluren ist (SALISBURY 1970, BASKIN et al. 1993a), gebrochen ist.

BASKIN et al. (1993a) wiesen aber darauf hin, daß bei den Arten ohne primäre Dormanz die optimalen Keimungstemperaturen über 20° C lagen. Damit wird das Risiko vermindert, daß eine Population durch ein Auflaufen aller Diasporen am Ende der Vegetationsperiode ohne erfolgreiche Reproduktion ausstirbt.

Die ungünstigen Umweltbedingungen sind in der Regel konstante Temperaturen, wie sie unter einem Wasserkörper auftreten, fehlender Sauerstoff in den oberen Bodenschichten, Beschattung und Dunkelheit (FRANKLAND et al. 1987, BASKIN & BASKIN 1998). So wiesen THOMPSON et al. (1977) bereits nach, daß fluktuierende Temperaturen die Keimung von Arten amphibischer Standorte auslösen. BONNEWELL et al. (1988) und KEELEY (1988) zeigten aber, daß bestimmte Arten amphibischer Standorte auch bei geringen Sauerstoffkonzentration im Substrat keimen. Vergleichbare Untersuchungen zum Einfluß von Dunkelrotlicht auf die

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

Keimung dieser Arten fehlen zwar, doch lassen die Geländebeobachtungen vieler Autoren, die bei Beschattung ein starkes Abnehmen der Zwergbinsenpflanzen beobachten (z.B. schreibt MOOR 1936, daß das Eleocharetetum lichtbedürftig ist), den Schluß zu, daß Dunkelrotlicht, das im Gegensatz zum keimungsauslösenden Hellrotlicht nicht durch ein Blätterdach gefiltert wird (GORSKI et al. 1977), ein Auflaufen verhindert. In einer Zusammenstellung zahlreicher Arten von Schlammbodenstandorten mit einer persistenten Diasporenbank, unter ihnen auch Arten der Zwergbinsenfluren, zeigen BASKIN & BASKIN (1998), daß diese in Dunkelheit entweder überhaupt nicht oder mit verringerter Rate keimen.

Laufen Individuen noch am Ende der Vegetationsperiode auf, findet häufig noch eine erfolgreiche Reproduktion statt. Diese Plastizität der adulten Population wurde bereits von SALISBURY (1942) und von VON LAMPE (1996) beschrieben.

Ein weiteres Merkmal, in diesen unvorhersagbaren Habitaten zu überleben, ist die Persistenz der Diasporenbank. Unsere Untersuchungen bestätigen die Vermutungen mancher Floristen und unsere Hypothese, die das plötzliche Auftreten dieser Arten bei geeigneten Bedingungen weniger auf einen Diasporeneintrag, als vielmehr auf das Vorhandensein keimfähiger Diasporen im Boden zurückführen (z.B. PHILIPPI 1969, SALISBURY 1970, OESAU 1972 u.a.). Die lange Lebensfähigkeit der Dias-porenbank von Arten der Zwergbinsenfluren wird auch durch neuere Untersuchungen von anderen Standorten untermauert (MÜLLER & CORDES 1985, BERNHARDT 1989, 1993, in diesem Band, KAPLAN & MUER 1990, KOHN 1993 u.a.; vgl. auch POSCHLOD 1993, POSCHLOD et al. 1993, 1996).

Allerdings soll in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen werden, daß die Ausbreitungsbiologie dieser Arten nicht unterschätzt werden darf. So können sie über die Verdriftung über den Wasserkörper und die Verlagerung von Sediment (BERNHARDT 1993, POSCHLOD et al. 1996; vgl. auch den Eintrag von *Limosella*-Samen außerhalb der Reproduktionsphase auf der Versuchsfläche Kosperskern nach Überflutung, Abb. 11) entlang von Fließgewässern ausgebreitet werden. Auch soll die oft zitierte Ausbreitungsmöglichkeit über Vögel (siehe Einleitung) noch einmal erwähnt werden. Aber nur die hohe Ausbreitungsfähigkeit über die Zeit sichert aufgrund der Unvorhersagbarkeit der Standorte ihr langfristiges Überleben.

Zusammenfassend läßt sich deshalb feststellen, daß die hohe phänotypische Plastizität der Arten der Zwergbinsenfluren einerseits (vgl. auch VON LAMPE 1996), die hier sowohl für die Diasporen- als auch die adulte Population aufgezeigt wurde, und die hohe Ausbreitungsfähigkeit über die Zeit andererseits diejenigen Merkmale sind, die ihnen das Überleben in den beschriebenen Habitaten in unserer mitteleuropäischen Landschaft ermöglicht haben. PLACHTER (1996) beschreibt eine „Risikostreuung durch Reaktionsalternativen" und eine „hohe phänologische Plastizität" auch bei vielen Tierarten in Wildflußlandschaften. So darf die hohe Plastizität möglicherweise für alle Arten unvorhersagbarer und häufig gestörter Standorte angenommen werden.

Arten- und Naturschutzaspekte in der mitteleuropäischen Kulturlandschaft

Bedeutung der historischen Landnutzung

Das Vorkommen einer sog. Teichbodenflora bzw. -vegetation und die Beispiele „Schmiechener See" und „Lonjsko Polje" zeigen, daß die Tätigkeiten des Menschen

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

in der mitteleuropäischen Kulturlandschaft wahrscheinlich überhaupt erst zu einer großflächigen Ausbreitung dieser Arten, auch außerhalb ihrer natürlichen Standorte, beigetragen haben (vgl. auch ELLENBERG 1996).

Die Bedeutung traditioneller Landnutzungsformen für das Vorkommen von Arten der Zwergbinsengesellschaften läßt sich bereits aus den zahlreichen floristischen Angaben aus dem letzten und Anfang diesen Jahrhunderts ablesen. So schreibt PHILIPPI bereits 1969 sehr treffend: „Mit der Aufgabe der Wiesenbewässerung und dem Zuwachsen bzw. Zuschütten der Hanflöcher (Anm. d. Autoren: künstliche wassergefüllte Mulden, die zum Ausfaulen des Hanfs dienten) und der Schweineweiden sind in den letzten Jahrzehnten Standorte verschwunden, die jahrhundertelang kontinuierlich Arten der Zwergbinsengesellschaften geeignete Wuchsstellen geboten haben". Als weitere anthropogene Standorte für Zwergbinsengesellschaften nennt er Ziegeleigruben, periodisch abgelassene Teiche und schließlich feuchte Wegränder.

Während die Bedeutung der Teichwirtschaft für das Vorkommen vieler Arten bekannt ist (z.B. FRANKE 1987, SCHÄFER-GUIGNIER 1994 u.a.), soll hier am Beispiel der „fast vergessenen" Schweineweiden deren Bedeutung für einzelne Arten kurz aufgezeigt werden: So fanden sich z.B. die letzten Vorkommen des Kleefarns (*Marsilea quadrifolia*) in Deutschland auf Schweineweiden am Oberrhein. Mit deren Verschwinden starb auch der Kleefarn aus (NEBEL et al. 1990, SCHNEIDER-JACOBY & ERN 1990). Auch der hochgradig gefährdete Pillenfarn (*Pilularia globulifera*) war eine häufige Art auf Schweineweiden in den Auen (NEBEL et al. 1990). Von zahlreichen weiteren, schon vom Aussterben bedrohten Arten wie dem Sumpf-Heusenkraut (*Ludwigia palustris*), Quirlblättrigem Tännel (*Elatine alsinastrum*), Wasserpfeffer-Tännel (*E. hydropiper*), Liegendes Büchsenkraut (*Lindernia procumbens*) oder gefährdeten Arten wie dem Braunen Cyperngras (*Cyperus fuscus*) oder dem Schlämmling (*Limosella aquatica*) ist ebenfalls bekannt, daß sie häufig auf Schweineweiden anzutreffen waren (PHILIPPI 1969, 1992, QUINGER 1993).

Praktische Konsequenzen

Die obigen Ausführungen zeigen deutlich, daß der natürlichen Flußdynamik bzw. der ungestörten hydrologischen Dynamik natürlicher Systeme, durch die entsprechende Nischen für das Vorkommen von Arten der Zwergbinsenfluren geschaffen werden, zwar besondere Bedeutung zukommt. Mit den Ausbaumaßnahmen der großen Flüsse, aber auch der Trockenlegung von Standorten mit starken Wasserspiegelschwankungen wie Flachwasserseen, wurden aber die o.g. anthropogene Standorte zunehmend zu Ersatzstandorten der „natürlichen Standorte". Mit der Aufgabe der traditionellen Landnutzungsformen, die auch zum Rückgang der anthropogenen Ersatzstandorte geführt haben, haben die bisherigen Maßnahmen innerhalb der Landschaftspflege Aspekte der Störung, die langfristig konkurrenzarme Standorte für das Überleben dieser Arten schaffen, nicht berücksichtigt (Riecken et al. 1998).

Nachdem Rückbaumaßnahmen entlang der großen Ströme, die großflächige Überflutungen, entweder langanhaltend oder mit erosiver Wirkung, zulassen, kaum in naher Zukunft verwirklicht werden dürften, kommt deshalb entweder der Aufrechterhaltung bzw. der Wiedereinführung entsprechender traditioneller Landnutzungsformen besondere Bedeutung zu. Die Empfehlungen im Rahmen der Teichwirtschaft, nämlich der Erhalt bzw. die Wiederaufnahme der traditionellen Bewirtschaftung mit Sömmerung bzw. wenigstens gelegentliche Sömmerungster-

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

mine (alle 20 Jahre), wurden bereits in manchen „Betrieben" umgesetzt. So sind unter diesen Umständen auch keine großen finanzielle Einbußen zu befürchten (vgl. ZINTZ & POSCHLOD 1996). BEINLICH (1998) hat die Schweineweide als dynamisches Element in der Kulturlandschaft wieder aufgegriffen und empfiehlt deshalb deren Wiedereinführung (vgl. BEINLICH et al. 1999).

Oder es werden im Rahmen von Pflegemaßnahmen gezielt Bodenstörungen geschaffen, die den Arten wenigstens kurzfristig eine Etablierung und Reproduktion ermöglichen. Der Schmiechener See ist dafür eines der wenigen Beispiele, in dem solche Maßnahmen, hier Pflügen, lokal zum Erhalt eines Lebensraumes und seiner Arten durchgeführt werden. Die Erfahrungen auf diesem Standort haben gezeigt, daß auch im Abstand von immerhin 8 Jahren durchgeführte Maßnahmen diese immer noch die gewünschte Wirkung aufweisen können.

Aspekte der aktuellen Gefährdung

Die in jüngerer Zeit aufgetauchten Forderungen „Risikofaktoren, die aus der Biologie der Arten resultieren", in den „Skalen zur Erfüllung der Kriterien der Einschätzung der Gefährdung" aufzunehmen (POSCHLOD et al. 1995, 1999, KORNECK et al. 1996, 1998, SCHNITTLER & LUDWIG 1996), dürften gerade bei den Arten der Zwergbinsenfluren besondere Bedeutung besitzen. Die möglicherweise nicht nur wenige, sondern mehrere Jahrzehnte dauerhafte Diasporenbank läßt die Gefährdung aller hier erwähnten Arten der Zwergbinsenfluren weniger gering erscheinen, d.h. daß sie an ihren ehemaligen Standorten mit großer Wahrscheinlichkeit noch als Diasporenpopulation vertreten sind (vgl. dazu auch POSCHLOD 1993a). Dieser Aspekt läßt deshalb eine Wiedereinführung entsprechender Nutzungsformen bzw. von Managementmaßnahmen, die wenigstens ab und zu geeignete Standortbedingungen schaffen, für eine Etablierung und Reproduktion („Auffrischen" der Diasporenbank) erfolgreich erscheinen.

Danksagung: Teilaspekte dieser Arbeit wurden im Rahmen eines vom „Projekt Angewandte Ökologie" des von der LfU Baden-Württemberg geförderten Forschungsvorhabens zur „Ökologie kleinerer, ablaßbarer Stehgewässer" (Fördernummer 209124.01) erhoben. Den Bezirksstellen für Naturschutz und Landschaftspflege in Tübingen und Karlsruhe sei für die wohlwollende Unterstützung dieser Untersuchungen gedankt, der BNL Tübingen insbesondere für die Durchführung der Managementmaßnahmen am Schmiechener See.

Dankbar sind wir auch dem Botanischen Garten Marburg und seinem Leiter, Prof. Dr. Volker Melzheimer, für die Bereitstellung von Wasserbecken für unseren „Grundwasser– und Überflutungsversuch", Herrn Prof. Philippi für Diskussionen über Schlammbodenfluren, den Kleinen Bodensee und den Kosperskern, und schließlich Herrn Schneider-Jacoby für die begeisternde Einführung in die Save-Auen und die vielfältige Unterstützung bei den dortigen Untersuchungen. Einen besonderen Dank auch an Christina Mengel für ihre ständige Unterstützung und Geduld.

Schrifttum

BASKIN, C.C. & BASKIN, J.M. (1998): Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. – 666 pp., San Diego.

BASKIN, C.C., BASKIN, J.M. & SPOONER, D.M. (1989): Role of temperature, light and date: seeds were exhumed from soil on germination of four wetland perennials. – Aquat. Bot. 35, 387-394.

BASKIN, C.C., BASKIN, J.M. & CHESTER, E.W. (1993a): Seed germination ecophsiology of four summer annual mudflat species of Cyperaceae. – Aquatic Botany 45, 41-52.

BASKIN, C.C., BASKIN, J.M. & CHESTER, E.W. (1993b): Germination ecology of *Leptochloa panicoides*, a summer annual grass of seasonally dewatered mudflats. – Acta Oecol. 14/5, 693-704.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

BASKIN, C.C., BASKIN, J.M. & CHESTER, E.W. (1996): Seed germination ecology of the aquatic winter annual *Hottonia inflata*. – Aquat. Bot. 54, 51-57.

BEEGER, H. (1990): Staustufen, Polder und kein Ende. Die Ausbaumaßnahmen am Oberrhein von Tulla bis heute. – Mitt. Pollichia 77, 52-72.

BEIJERINCK, W. (1974): Zadenatlas der nederlandsche Flora. – 316 S., Wageningen.

BEINLICH, B. (1998): Die Schweineweide als dynamisches Element in der Kulturlandschaft. – Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch. 56, 317-336.

BEINLICH, B., VAN RHEMEN, K. & HILL, B. (1999): Schweinefreilandhaltung in der Landschaftspflege – Ein Überblick zum aktuellen Kenntnisstand. – 4. Lenzener Gespräche, im Druck.

BERNHARDT, K.-G. (1989): Pflanzliche Strategien der Pionierbesiedlung terrestrischer und limnischer Sandstandorte in Nordwestdeutschland. – Drosera 89/1,2, 113-124.

BERNHARDT, K.-G. (1993): Untersuchungen zur Besiedlung und Dynamik der Vegetation von Sand- und Schlickpionierstandorten. – Diss. Bot. 202, 1-223.

BERTSCH, K. (1941): Früchte und Samen. Handbücher der praktischen Vorgeschichtsforschung 1. – 247 S., Stuttgart.

BONNEWELL, V., KOUKKARI, W.L. & PRATT, D.C. (1983): Light, oxygen, and temperature requirements for *Typha latifolia* seed germination. – Can. J. Bot. 61, 1330-1336.

BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. – 3. Aufl., 865 S.; Wien.

BURRICHTER, E. (1960): Die Therophyten-Vegetation an nordrhein-westfälischen Talsperren im Trocken-jahr 1959. – Ber. Deutsche Bot. Ges. 73, 24-37.

CRAWFORD, R.M.M. (1987): Plant Life in Aquatic and Amphibious Habitats. – Spec. Publ. Brit. Ecol. Soc. 5, Oxford.

CUMMING, B.G. (1959): Extreme sensitivity of germination and photoperiodic reaction in the genus *Chenopodium* (Tourn.)L. – Nature 184, 1044-1045.

DARWIN, C. (1859): The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. – Reprint 1985, Penguin, 477 pp., London.

EHRENDORFER, F. (1973): Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. – 318 S., Stuttgart.

ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. – 5. Aufl., 1096 S., Stuttgart.

FISCHER, A. (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sukzessionen. – Diss. Bot. 110, 1-234.

FRAHM, J.P. & FREY, W. (1983): Moosflora. – 1. Aufl., 522 S., Stuttgart.

FRANKE, T. (1987): Pflanzengesellschaften der Fränkischen Teichlandschaft. – Berichte der Naturforschenden Gesellschaft Bamberg 61/2, 1-208.

FRANKE, T. (1988): Die Bedeutung von extensiv genutzten Teichen für die Pflanzenwelt – am Beispiel des fränkischen Teichgebietes. – Schriftenreihe Bayer. Landesamt für Umweltschutz 84, 143-153.

FRANKLAND, B., BARTLEY, M.R. & SPENCE, D.H.N. (1987): Germination under Water. – In: Plant Life in Aquatic and Amphibious Habitats (Ed.: CRAWFORD, R.M.M.), Spec. Publ. Brit. Ecol. Soc. 5, 167-177.

GLÜCK, H. (1905): Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Erster Teil: Die Lebensgeschichte der europäischen Alsimaceen. – 312 S., Jena.

GLÜCK, H. (1906): Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Zweiter Teil: Untersuchungen über die mitteleuropäischen *Utricularia*-Arten, über die Turionenbil-dung bei Wasserpflanzen, sowie über *Ceratophyllum*. – 256 S., Jena.

GLÜCK, H. (1911): Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Dritter Teil: Die Uferflora. – 644 S., Jena.

GLÜCK, H. (1924): Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Vierter Teil: Untergetauchte und Schwimmblattflora. – 746 S., Jena.

GLÜCK, H. (1930): *Limosella*-Studien. – Bot. Jb. 66, 488-566.

GORSKI, T., GORSKI, K. & NOWICKI, J. (1977): Germination of seeds of various herbaceous species under leaf canopy. – Flora 166, 249-259.

GUGIC, G. (1996): Die Hudewirtschaft der Sava-Auen. – 2. Lenzener Gespräche, 88-98.

GUTTERMANN, Y. (1992): Maternal effects on seeds during development. – In: Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities (Ed.: FENNER, M.), pp. 27-59, Wallingford.

HEJNY, S. (1960): Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in den slowakischen Tiefebenen (Donau- und Theißgebiet). 480 S., Bratislava.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

HIEMEYER, F. (1987): Die Vegetation abgelassener Weiher – Beobachtungen und Erkenntnisse. – Ber. Bayer. Bot. Ges. 58, 45-51.

ISTA (International Seed Testing Association), 1993: International Rules for Seed Testing. Rules 1993. – Seed Sci. & Technol. 21, 1-288.

JACKEL, A.-K. & POSCHLOD, P. (1994): Diaspore production and the influence of the size of diaspore traps on the quantitive result of seasonal diaspore rain in two calcareous grassland sites. – Ber. Inst. Landschafts- u. Pflanzenökologie Univ. Hohenheim 3, 123-132.

KAPLAN, K. & MUER, T. (1990): Beobachtungen zum Diasporenreservoir im Bereich ehemaliger Heideweiher. – Florist. Rundbr. 24, 38-45.

KEELEY, J.E. (1988): Anaerobiosis as a stimulus to germination in two vernal pool grasses. – Amer. J. Bot. 75, 1086-1089.

KERNER V. MARILAUN, A. & HANSEN, A. (1921): Pflanzenleben, Band 3: Die Pflanzenarten als Floren und Gesellschaften. – 3. Aufl., 555 S., Leipzig/Wien.

KOHN, J. (1993): Zum Diasporenreservoir unterschiedlich beeinträchtigter nordwestdeutscher Flachgewässer. – In: Mitteleuropäische Kleingewässer. Ökologie, Schutz, Management (Hrsg.: GLANDT, D.), Metelener Schriftenr. Naturschutz 4, 75-91.

KONOLD, W. (1987): Oberschwäbische Weiher und Seen. Teil I: Geschichte, Kultur. Teil II: Vegetation, Limnologie, Naturschutz. – Beih. Veröff. Naturschutz u. Landschaftspflege Bad.-Württ. 52/1,2, 1-634.

KORNECK, D. (1960): Beobachtungen an Zwergbinsengesellschaften im Jahr 1959. – Beitr. Naturk. Forsch. SW-Deutschl. 19, 101-111.

KORNECK, D., SCHNITTLER, M. & VOLLMER, I. (1996): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta et Spermatophyta) Deutschlands. – Schr.-R. f. Vegetationskunde 28, 21-187.

KORNECK, D., SCHNITTLER, M., KLINGENSTEIN, F., LUDWIG, G., TAKLA, M., BOHN, U. & MAY, R. (1998): Warum verarmt unsere Flora? Auswertung der Roten Liste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Schr.-R. f. Vegetationskunde 29, 299-444.

KREH, W. (1929): Pflanzensoziologische Beobachtungen an den Stuttgarter Wildparkseen. – Jahresh. Ver. Vaterl. Naturk. Württ. 85, 175-203.

KUHN, J., ANKA, K., MÜLLER, J.M. & WEIDMANN, E. (1999): Naturschutzgebiet Schmiechener See: Zustand und Entwicklung in den Jahren 1995-1998. – Mitt. orn. ArbGem. Ulmer Raum 4, im Druck.

KUHN, J. & KRAMER, W. (1995): Vegetation und Flora des Schmiechener Sees (Gefäßpflanzen). – Beih. Veröff. Naturschutz u. Landschaftspfl. Bad.-Württ. 78, 159-306.

LAMPE, M. VON (1996): Wuchsform, Wuchsrhythmus und Verbreitung der Arten der Zwergbinsengesellschaften. – Diss. Bot. 266, 1-353.

MOOR, M. (1936): Zur Soziologie der Isoëtalia. – Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz 20, 1-148.

MÜLLER, J. & CORDES, H. (1985): Wiederbesiedlung, Gefährdung und Erhaltung seltener Feuchtsand-Pioniergesellschaften. – Verh. Ges. f. Ökol. 13, 243-250.

MUSALL, H. (1969): Die Entwicklung der Kulturlandschaft der Rheinniederung zwischen Karlsruhe und Speyer vom Ende des 16. bis zum Ende des 19. Jahrhunderts. – Heidelberger Geogr. Arb. 22, 1-279.

NEBEL, M., PHILIPPI, G., QUINGER, B., RÖSCH, M., SCHIEFER, J., SEBALD, O. & SEYBOLD, S. (1990): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Bd. 1. Allgemeiner Teil; Spezieller Teil (Pteridophyta, Spermatophyta). – 613 S., Stuttgart.

OESAU, A. (1972): Zur Soziologie von *Limosella aquatica* L. – Beitr. Biol. Pflanzen 48, 377-387.

PEINTINGER, M. (1988): Die Vegetation des Litzelsees bei Markelfingen (Westliches Bodenseegebiet). – Carolinea 46, 17-22.

PFADENHAUER, J., POSCHLOD, P. & BUCHWALD, R. (1986): Überlegungen zu einem Konzept geobotanischer Dauerbeobachtungsflächen für Bayern. Teil 1: Methodik der Anlage und Aufnahme. – Ber. ANL 10, 41-60.

PHILIPPI, G. (1969): Zur Verbreitung und Soziologie einiger Arten von Zwergbinsen- und Strandlingsgesellschaften im badischen Oberrheingebiet. – Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz, N.F. 10, 139-172.

PHILIPPI, G. (1976): Vegetationskundliche Beobachtungen an Weihern des Stromberggebietes um Maulbronn. – Veröff. Naturschutz u. Landschaftspflege Bad.-Württ. 44/45, 9-50.

PHILIPPI, G. (1978): Die Vegetation des Altrheingebietes bei Rußheim. – In: Der Rußheimer Altrhein (Hrsg.: Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg). Natur- und Landschaftsschutzgebiete Bad.-Württ. 10, 103-267.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

PHILIPPI, G. (1980): Die Vegetation des Altrheins Kleiner Bodensee bei Karlsruhe. – Beitr. Naturk. Forsch. SüdwDtl. 39, 71-114.

PHILIPPI, G. (1992): Onagraceae, Nachtkerzengewächse. – In: Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs Band 4 (Hrsg.: SEBALD, O., SEYBOLD, S. & PHILIPPI, G.), S. 33-64, Stuttgart.

PIETSCH, W. (1963): Vegetationskundliche Studien über die Zwergbinsen- und Strandlingsgesellschaften in der Nieder- und Oberlausitz. – Abh. u. Ber. Naturkundemus. Görlitz 38/2, 1-80.

PIETSCH, W. (1973): Beitrag zur Gliederung der europäischen Zwergbinsengesellschaften (Isoëto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx. 1943). – Vegetatio 28, 401-438.

PIETSCH, W. & MÜLLER-STOLL, W.R. (1968): Die Zwergbinsen-Gesellschaften der nackten Teichböden im östlichen Mitteleuropa, Eleocharito-Caricetum bohemicae. – Mitt. Flor.-Soz. AG, N.F. 13, 14-47.

PLACHTER, H. (1998): Die Auen alpiner Wildflüsse als Modelle störungsgeprägter ökologischer Systeme. – Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch. 56, 21-66.

POSCHLOD, P. (1993a): „Underground floristics" – keimfähige Diasporen im Boden als Beitrag zum floristischen Inventar einer Landschaft am Beispiel der Teichbodenflora. – Natur und Landschaft 68, 155-159.

POSCHLOD, P. (1993b): Die Dauerhaftigkeit von generativen Diasporenbanken in Böden am Beispiel von Kalkmagerrasenpflanzen und deren Bedeutung für den botanischen Arten- und Biotopschutz. – Verh. Ges. f. Ökol. 22, 229-240.

POSCHLOD, P. (1996): Population biology and dynamics of a rare short-living pond mud plant, *Carex bohemica* Schreber. – Verh. Ges. Ökol. 25, 321-337.

POSCHLOD, P., BAUER, U., GRUNICKE, U., HEIMANN, B. & KOHLER, A. (1993): Ökologie und Management periodisch abgelassener und trockenfallender kleinerer Stehgewässer im oberschwäbischen und schwäbischen Voralpengebiet. Die Bedeutung der Diasporenbank für das Überleben der Schlammbodenvegetation. – Veröff. PAÖ 7, 81-107.

POSCHLOD, P., BONN, S. & BAUER, U. (1996): Ökologie und Management periodisch abgelassener und trocken fallender kleinerer Stehgewässer im oberschwäbischen und schwäbischen Voralpengebiet. Vegetationskundlicher Teil. – Veröff. PAÖ 17, 287-501.

POSCHLOD, P. & JACKEL, A.-K. (1993): Untersuchungen zur Dynamik von generativen Diasporenbanken von Samenpflanzen in Kalkmagerrasen. I. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens und der Diasporenbank auf zwei Kalkmagerrasenstandorten der Schwäbischen Alb. – Flora 188, 49-71.

POSCHLOD, P., KIEFER, S. & FISCHER, S. (1995): Die potentielle Gefährdung von Pflanzenpopulationen in Kalkmagerrasen auf der Mittleren Schwäbischen Alb durch Sukzession (Brache) und Aufforstung - ein Beispiel für einen zönotischen Ansatz der Gefährdungsanalyse von Pflanzenpopulationen. – Beih. Veröff. Naturschutz u. Landschaftspflege Bad.-Württ. 83, 199-227.

POSCHLOD, P., KIEFER, S., JACKEL, A.-K. & FISCHER, S. (1999): Populationsbiologische Untersuchungen an Pflanzen der Trockenrasen - ein zönosenbezogener Ansatz der Analyse der Gefährdung durch Fragmentierung und Isolation. – In: Verinselung von Lebensräumen. Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis (Hrsg.: AMLER, K., BAHL, A., HENLE, K., KAULE, G., POSCHLOD, P. & SETTELE, J.), im Druck, Stuttgart.

QUINGER, B. (1993): Elatinaceae, Tännelgewächse. – In: Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs Band 2 (Hrsg.: SEBALD, O., SEYBOLD, S. & . PHILIPPI, G.), S. 23-30, Stuttgart.

RIECKEN, U., FINCK, P., KLEIN, M. & SCHRÖDER, E. (1998): Schutz und Wiedereinführung dynamischer Prozesse als Konzept des Naturschutzes - Einführung und Problemaufriß. – Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch. 56, 7-19.

SALISBURY, E.J. (1942): The reproductive capacity of plants. – 244 pp., London.

SALISBURY, E.J. (1967a): On the reproduction and biology of *Elatine hexandra* (Lapierre) DC. (Elatinaceae), a typical species of exposed mud. – Kew Bull. 21, 139-149.

SALISBURY, E.J. (1967b): The reproduction and germination of *Limosella aquatica*. – Ann. Bot. 31, 147-162.

SALISBURY, E.J. (1967c): The reproductive biology of *Pulicaria vulgaris* Gaertn. and its diminishing frequency. – Ann. Bot. 31, 699-712.

SALISBURY, E.J. (1969): The reproductive biology and occasional seasonal dimorphism of *Anagallis minima* and *Lythrum hyssopifolia*. – Watsonia 7, 25-39.

SALISBURY, E.J. (1970): The pioneer vegetation of exposed muds and its biological features. – Phil. Transact. Roy. Soc. London, B 259, 207-255.

SCHAEFER-GUIGNIER, O. (1994): Weiher in der Franche-Comté: eine floristisch-ökologische und vegetationskundliche Untersuchung. – Diss. Bot. 213, 1-225.

©Badischer Landesverein für Naturkunde und Naturschutz e.V.; download unter www.blnn.de/ und www.zobodat.at

SCHNEIDER-JACOBY, M. (1993): Vögel als Indikatoren für das ökologische Potential der Saveauen und Möglichkeiten für deren Erhaltung. – 219 S., Konstanz.

SCHNEIDER-JACOBY, M. & ERN, H. (1990): Save-Auen – Vielfalt durch Überschwemmung. – 135 S., Radolfzell.

SCHNITTLER, M. & LUDWIG, G. (1996): Zur Methodik der Erstellung Roter Listen. – Schr.-R. f. Vegetationskunde 28, 709-739.

SCULTHORPE, C.D. (1967): The Biology of Aquatic Vascular Plants. – 610 pp., London.

TER HEERDT, G.N.J., VERWEIJ, G.L., BEKKER, R.M. & BAKKER, J.P. (1996): An improved method for seed bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving. – Funct. Ecol. 10, 144-151.

THÖNI, H. (1967): Transformations of variables used in the analysis of experimental and observational data. – Technical Report 7, Ames/Iowa: Statistical Laboratory, Iowa State University.

THOMPSON, K., GRIME, J.P. & MASON, G. (1977): Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature. – Nature 267, 147-149.

THOMPSON, K. & GRIME, J.P. (1979): Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. – J. Ecol. 67, 893-921.

WEBER, E. (1980): Grundriß der biologischen Statistik. – 8. Aufl., 652 S., Stuttgart/New York.

WERNER, J. (1992): Biomathematik und Medizinische Statistik. – 2. Aufl., 326 S., München.

WILMANNS, O. (1993): Ökologische Pflanzensoziologie. – 5. Aufl., 479 S., Wiesbaden.

ZINTZ, K. & POSCHLOD, P. (1996): Ökologie und Management periodisch abgelassener und trocken fallender kleinerer Stehgewässer im oberschwäbischen und schwäbischen Voralpengebiet. Zusammenfassung und Schlußfolgerungen für die Naturschutzpraxis. – Veröff. PAÖ 17, 503-515.

ZWERGER, P., MAYER, H. & HURLE, K. (1990): Untersuchungen zum Einfluß der Bohrstockgröße bei der Bestimmung des Unkrautsamengehaltes im Boden. – Agrarinformatik 18, 41-50.

(Am 13. September 1999 bei der Schriftleitung eingegangen.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz e.V. Freiburg i. Br.

Jahr/Year: 1998-2001

Band/Volume: NF_17

Autor(en)/Author(s): Poschlod Peter, Böhringer Jörg, Fennel Sabine

Artikel/Article: Aspekte der Biologie und Ökologie von Arten der Zwergbinsenfluren (1999) 219-260