

Aus der Sektion Biowissenschaften der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
Wissenschaftsbereich Geobotanik und Botanischer Garten
(Leiter des Wissenschaftsbereiches: Prof. Dr. sc. R. Schubert)

Ökomorphologische Studien an Schwingmoor- Pflanzen *) , **)

Von Friedrich Ebel und Helmut Mühlberg
unter Mitarbeit von Albert Hagen ***)
Mit 5 Abbildungen und 1 Tabelle
(Eingegangen am 31. Januar 1989)

1. Einleitung

Durch die Erarbeitung von Wuchstypenspektren für einzelne Phytocoenosen werden standortspezifische, von der verwandtschaftlichen Zugehörigkeit weitgehend unabhängige ökomorphologische Entwicklungstrends erkundet, deren Kenntnis unsere Vorstellungen über die zwischen der Pflanze und ihrer Umwelt bestehenden kausalen Beziehungen vertiefen und erweitern hilft. Andererseits schaffen Wuchstypenspektren Grundlagen für aut- und synökologische Studien, z. B. Konkurrenzuntersuchungen (Schubert 1983), sowie geeignete Kriterien für die Charakterisierung von Lebens- und Landschaftsräumen. Erschwert wird jedoch das Ermitteln derartiger Übersichten durch eine gewisse artgebundene Variabilität der Wuchsform in Abhängigkeit vom Standort, durch unser noch unzureichendes Wissen über die Morphologie und das ökologische Verhalten vieler mitteleuropäischer Pflanzensippen sowie durch das Fehlen eines umfassenden Wuchstypensystems für das mitteleuropäische Florengebiet. Noch ungünstigere Voraussetzungen ergeben sich in diesem Zusammenhang bei subtropisch und tropisch verbreiteten Pflanzensippen. Es gilt deshalb, einerseits die Wuchsform jedes Taxons der einzelnen Phytocoenosen zu analysieren und bekannten Wuchstypen zuzuordnen, andererseits in Inhalt und Abgrenzung problematische Wuchstypen kritisch zu überarbeiten und bislang unbekannte zu definieren.

Da der wuchsformprägende Charakter des Milieus an Extremstandorten besonders augenfällig wird, soll in vorliegender Studie die Wuchstypenzugehörigkeit der Pflanzensippen des Schwingmoor-Biotops unter besonderer Berücksichtigung der Bewurzelungsverhältnisse ermittelt und ökologisch gedeutet werden.

2. Kurzcharakteristik des Untersuchungsgebietes

Die Untersuchungen wurden im Verlandungsbereich des im Naturschutzgebiet „Ostufer der Müritz“ bzw. in dessen Umfeld gelegenen Faul- und Möwensees durchgeführt.

*) Herrn Prof. Dr. habil. Johannes Hüsing, dem Begründer und langjährigen Leiter der Biologischen Station „Faule Ort“ der Martin-Luther-Universität Halle, in Dankbarkeit gewidmet

**) Mitteilungen aus dem Botanischen Garten der Martin-Luther-Universität Halle, Nr. 116

***) vgl. sproßanatomische Untersuchungen bei *Comarum palustre* und *Oxycoccus palustris*

Wie Jeschke (1963) aufgrund der Ergebnisse von Schmidt (1962) über die Genese der benachbarten Specker Seen vermutet, verdankt die Hohlform des Faulsees im Sander ihre Entstehung verschüttetem Toteis. Das nach Kliewe (1951) zum „Zentralmecklenburgischen Binnenklima“ gehörende Gebiet ist gekennzeichnet durch eine mittlere jährliche Niederschlagsmenge von 594 mm, eine mittlere Jahrestemperatur der Luft von 7,9 °C und eine mittlere Schwankung der Lufttemperatur von 18,4 °C.

Zur Charakterisierung des Makroklimas werden für das NSG „Ostufer der Müritz“ Daten der Klimastation Waren herangezogen. Die Angaben über den Niederschlag basieren auf der Periode 1891–1930 (Reichsamt für Wetterdienst 1939), die Temperaturwerte auf dem Zeitraum 1881–1930 (Reichsamt für Wetterdienst 1939).



Abb. 1. Der relativ kleinflächige Möwensee wird allseitig von Schwingmoor gesäumt. Bau und Leistung des Schwingmoores werden im wesentlichen durch 6 Wuchstypen bestimmt. Besonders die mit etwa 37,7 % am Wuchstypenspektrum des Schwingmoores beteiligten Ausläuferstauden bieten ein anschauliches Beispiel für Wuchsform-Konvergenz. (Foto: F. Ebel, September 1988)

Über die Ergebnisse der chemischen Wasseranalysen vom Faul- und Möwensee informiert Tab. 1.

Eine ausführliche phytosoziologische Darstellung der Moor-, Sumpf- und Wasservegetation im Naturschutzgebiet „Ostufer der Müritz“ findet sich bei Jeschke (1963). Floristische Daten über das Untersuchungsgebiet sind der Veröffentlichung von Hilbig u. Werner (1977) zu entnehmen.

3. Zuordnung der im Schwingmoor-Biotop vorkommenden Arten zu entsprechenden Wuchstypen¹⁾

1. Strauch

Ledum palustre (w)

Salix aurita (s)

¹⁾ Definitionen der Wuchstypen finden sich bei Ebel und Mühlberg (1987)

Tab. 1. Ergebnisse der Wasseranalyse vom Hof-, Faul- und Möwensee (NSG „Ostufer der Müritz“) nach Kobel und Schwarzer

	Hof-See	Faul-See	Möwen-See
ph-Wert	7,0	6,5	6,3
m-Wert (mval/l)	2,3	0,5	0,2
gebundenes CO ₂ (mg/l)	50,6	11,0	4,4
Gesamt-Härte (°dH)	12,7	3,0	1,0
Karbonat-Härte (°dH)	6,4	1,4	0,6
Ca ²⁺ (mg/l)	77,7	18,4	3,2
Mg ²⁺ (mg/l)	7,8	1,9	2,4
NO ₃ ⁻ (mg/l)	n. b.	4,8	n. b.

Probenentnahme und Analyse wurden am 17. 11. 1988 durchgeführt. Für Vergleichszwecke wurde der Hofsee in die Untersuchungen einbezogen. Die Probenentnahme erfolgte beim Faul- und Möwensee am Rand der Schwingmoordecke in 40 cm Wassertiefe, beim Hofsee an der Bootsanlegestelle der Biologischen Station „Faule Ort“.

2. Kriechtriebstrauch²⁾

Oxycoccus palustris (i)

3. Zwergstrauch mit Ausläufern

Andromeda polifolia (w)

4. Rhizomstaude

Calla palustris (-), *Cicuta virosa* (s), *Comarum palustre* (s), *Dryopteris cristata* (s), *Menyanthes trifoliata* (s), *Peucedanum palustre* (s), *Thelypteris palustris* (s)

5. Ausläuferstaude

Calamagrostis canescens (s), *Carex lasiocarpa* (-), *C. limosa* (-), *C. rostrata* (s), *Epilobium palustre* (zwiebelbildend) (s), *Equisetum fluviale* (s), *Eriophorum angustifolium* (w), *Galium palustre* (-), *Lycopus europaeus* (s), *Lysimachia thyrsoflora* (s), *Scheuchzeria palustris* (s), *Scutellaria galericulata* (s), *Viola palustris* (s)

6. Kriechtriebstaude

Agrostis canina (w), *Hydrocotyle vulgaris* (w), *Stellaria palustris* (-)

7. Horststaude

Carex canescens (mit Auflockerungen) (s), *C. diandra* (mit Auflockerungen) (-), *C. paniculata* (w), *C. pseudocyperus* (w), *Juncus effusus* (w), [*Eriophorum vaginatum* (w)]

8. Etagenstaude³⁾

*Drosera rotundifolia*⁴⁾ (s), *Hammarbya paludosa* (s)

²⁾ Der Kriechtriebstrauch ist ein Gehölz mit plagiotropen, sproßbürtig bewurzelten, gleichmäßig dünnen, sich isolierenden Trieben.

³⁾ Die Etagenstaude ist eine pleiozyklische, sproßbürtig bewurzelte Pflanze mit einer orthotropen, kurzlebigen Sproßachse, die aus einer proximalen Zone gestreckter sowie aus einer distalen Zone gestauchter Internodien besteht und deshalb im Wechsel locker und rosettig beblättert ist. Der proximale Abschnitt trägt wenige Nieder- bzw. Laubblätter, der distale eine unterschiedliche Zahl Laubblätter. Die Bezeichnung „Etagenstaude“ ist als vorläufig zu betrachten.

⁴⁾ Am 6. 2. 1989 befanden sich die meisten der untersuchten Knospen von *Drosera rotundifolia* bereits am Beginn des Austriebs, offensichtlich bedingt durch das relativ hohe Temperaturmittel der vorausgegangenen 6 Wochen (Beobachtungsort: Viehtriftensee 2,5 km nördlich von Rheinsberg/Mark).

Zeichenerklärungen:

s = sommergrün w = wintergrün i = immergrün - = z. Z. unbekannt

4. Bemerkungen zur Ökomorphologie einiger ausgewählter Sippen

Hydrocotyle vulgaris

Als ozeanisch verbreitete Pflanze bildet *Hydrocotyle vulgaris* keine Winterknospen. Nach unseren Beobachtungen waren im Februar 1989 an den Sproßspitzen untergetauchter Pflanzen einige junge Blätter vorhanden.

Der Lebensraum des Wassernabels reicht von der Nafwiese über den Erlbruch und Sumpf bis hin zum Schwingmoor. Von der Schwingmoorkante aus dringt er mit langflutenden Sprossen auf die offene Wasserfläche vor (Abb. 2). Die ihm dabei als Schwimmorgane dienenden Blätter erinnern in ihrer Peltation an die von *Euryale*, *Victoria*, *Brasenia*, *Cabomba* und *Nelumbo*. Sowohl bei den *Nymphaeaceae* als auch in der Gattung *Hydrocotyle* treten neben Sippen mit peltaten solche mit tief herzförmig eingeschnittenen Blättern auf.

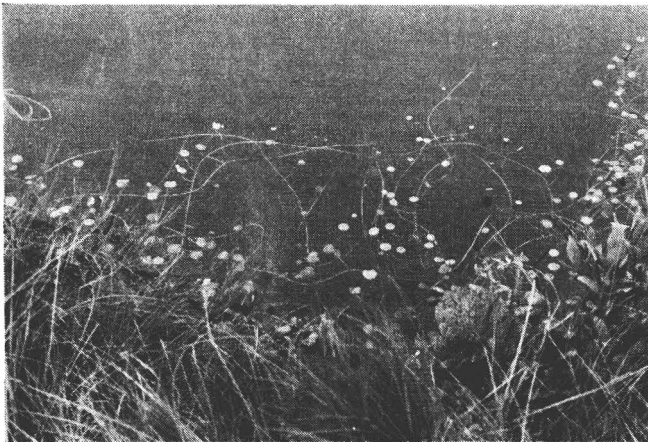


Abb. 2. *Hydrocotyle vulgaris* als Vorposten der Schwingmoordecke im Möwensee. Ihre peltaten Blätter fungieren sowohl als Photosynthese- als auch als Schwimmorgan. (Foto: F. Ebel, August 1987)

Hammarbya paludosa

Hammarbya paludosa ist eine Etagenstaude. Der proximale, gestreckte Abschnitt jedes Sympodialgliedes trägt wenige Niederblätter, der distale, gestauchte Abschnitt 1–3 Laubblätter. Die Scheide der Laubblätter umhüllt eine Bulbe, an deren Basis die Innovation erfolgt.

Nach Troll (1937) ähnelt *H. paludosa* hinsichtlich ihres Wuchses tropisch-subtropisch verbreiteten epiphytischen Orchideen. Allerdings sind ihre orthotropen Sympodialglieder kurzlebig. Ihre Bulbe ist nicht – wie beispielsweise bei den Arten der Gattungen *Coeloglyne* und *Oncidium* – aus einem Internodium in seiner gesamten Länge hervorgegangen, sondern aus der Basis des eingliedrigen Infloreszenzschafes (Troll 1937). Diese in ihrer Struktur an epiphytische Orchideen erinnernde Sippe⁵⁾

⁵⁾ Um einen gleichfalls überwiegend in den Tropen verbreiteten, in Mitteleuropa lediglich bei *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides* und *Baldellia ranunculoides* ssp. *repens* präsenten Wuchstyp handelt es sich bei den „Hypopodialausläuferstauden“ (Ebel und Mühl-

vermag sich unter temperaten Bedingungen in dem oberflächennahen, lebenden Torfmooshorizont der Moore zu behaupten, der mit seinem lockeren, gut durchlüfteten, ständig oder zeitweilig atmosphärisch feuchten Milieu gewisse ökologische Eigenheiten von Epiphyten-Standorten aufweist. Diese ökomorphologischen Beziehungen lassen sich möglicherweise stammesgeschichtlich erklären, gehört doch *H. paludosa* (= *Malaxis paludosa*) einem überwiegend tropisch-subtropisch verbreiteten, auch epiphytische Taxa umfassenden Verwandtschaftskreis (*Liparidinae*) an.

Die Bildung jeweils nur einer Wurzel am Sympodialglied (Goebel 1901), das Entstehen von Brutkörpern an der Blattspitze und die sommergrüne Belaubung deuten auf ein abgeleitetes Verhalten von *H. paludosa* hin.

Die gestreckten, orthotropen Sproßabschnitte verhelfen der Pflanze dazu, mit dem Mooswachstum Schritt zu halten und sich über den nassen, schlecht belüfteten, abgestorbenen *Sphagnum*-Körper zu erheben. Über eine ähnliche Strategie verfügt die gleichfalls moorbewohnende *Listera cordata*, nur gehen bei ihr die orthotropen Sprosse aus horizontal streichenden sproßbürtigen Wurzeln hervor (Troll 1941).

Gewisse ökophysiologische und anatomische Entsprechungen zwischen *Sphagnum* und *H. paludosa* bestehen in ihrem Vermögen zur kapillaren Wasseraufnahme und zur Wasserhaltung durch abgestorbene, leere Zellen, deren Wände durch schraubenförmige bzw. ring- und schraubenförmige Leisten versteift sind. Bei *Sphagnum* befinden sich diese Zellen in den Blättern und in der Rinde der Stämmchen, bei *H. paludosa* (Goebel 1901) in den bulbenumhüllenden Blattscheiden. Nach Overbeck u. Happach (1956/57) vermögen die *Sphagnum*-Arten „das für ihr Gedeihen benötigte Wasser nur unzureichend emporzuheben. Um so wichtiger wird daher das Wasserhaltevermögen dieser Moose, d. h. die Fähigkeit, die sie durchfeuchtenden Niederschläge reichlich und lange in sich festzuhalten.“ Ob das Vermögen zur kapillaren Wasseraufnahme und zur Wasserhaltung bei *H. paludosa* (vgl. hierzu auch die Funktion des Wurzelvelamens bei epiphytischen Orchideen) in Beziehung zu ihrem Lebensraum bzw. zu ihrer Wurzelarmut steht, gilt es noch am Standort zu erkunden.

Andromeda polifolia

Andromeda polifolia ist ein wintergrüner ausläuferbildender Zwergstrauch mit homorhizer Bewurzelung. Ihr überwiegend plagiotropes Sproßsystem ist weitgehend in den Mooskörper des Schwingmooses eingebettet; lediglich die beblätterten Sproßabschnitte erheben sich über das *Sphagnum*. Lauche u. Kanngießler (1912) konnten für die Sproßabschnitte von *A. polifolia* eine Lebensdauer bis zu 5 Jahren ermitteln. Die Lebensdauer ihrer Sproßglieder liegt also nach Angaben der o. g. Autoren sowie nach denen von Hilbert u. Kanngießler (1912) unter der von *Vaccinium myrtillus* (bis 28 Jahre), *V. uliginosum* (bis 27 Jahre) und *V. vitis-idaea* (bis 12 Jahre).

Ledum palustre

Ledum palustre wird dem Wuchstyp der Sträucher zugerechnet. Die Achsen des bis 30 Jahre alten Sproßsystems (Hilbert u. Kanngießler 1912) gliedern sich meist in einen plagiotropen und in einen orthotropen Abschnitt. Ersterer ist sproßbürtig bewurzelt und liegt im Mooskörper des Schwingmooses, letzterer ist bei akrotoner Förderung intensiv verzweigt und wintergrün beblättert. Im Übergangsbereich zwischen plagiotroper und orthotroper Orientierung entstehen orthotrope, basal mit Niederblättern besetzte Innovationstriebe. Da bei *L. palustre* keine Ausläufer nachgewiesen werden konnten, läßt sich die plagiotrope Orientierung der Sproßachse

berg 1987). Ihre auf eine optimale Ausbreitung der Rosetten im Raum angelegte Strategie findet sich auch bei einigen Tropengehölzen mit Hypopodialzweigen (Troll 1937: *Terminalia catappa*, *Elaeocarpus obtusus*, *E. lanceolatus*, *Achras sapota*; Rauh 1988: *Polylepis*).

möglicherweise so erklären, daß die Sproßsysteme durch Schnee- bzw. Eigenlast in mehr oder weniger horizontale Lage gelangen.

Oxycoccus palustris

Oxycoccus palustris ist aus anatomischer Sicht eindeutig als Gehölz einzustufen. Der jeweils beblätterte Achsenabschnitt von *O. palustris* besteht bereits aus einem typischen Holzkörper mit 2–3 Jahresringen. Es handelt sich um ein vollkommen zerstreutporiges Holz mit undeutlichen Jahresringgrenzen und einschichtigen Markstrahlen. Die verschwommenen Jahresringgrenzen sind darauf zurückzuführen, daß nur die Gefäße kaum wahrnehmbare Größendifferenzen in einem Jahresring zeigen, während alle übrigen am Aufbau des Holzes beteiligten Zelltypen, insbesondere die dünnwandigen Fasertracheiden, keine rhythmischen Größenveränderungen im Jahresring aufweisen.

Aufgrund des anatomischen Baus und der längeren Lebensdauer seiner Sproßachsen ist *O. palustris* eindeutig ein Gehölz, zeigt aber auch – da diese gleichmäßig dünn, plagiotrop und sproßbürtig bewurzelt sind – gewisse Merkmale einer Kriechtriebstaude. Deshalb ordnen wir *O. palustris* einem Wuchstyp zu, den wir analog zur Kriechtriebstaude als Kriechtriebstrauch bezeichnen wollen. Die sog. Spaliersträucher zeichnen sich gegenüber den Kriechtriebsträuchern durch eine mit zunehmendem Alter deutlich erkennbare Achsenverdickung aus. Dem Wuchstyp der Kriechtriebsträucher kann auch *Linnaea borealis* zugerechnet werden. Die sproßanatomischen Befunde (Greguss 1945) weisen diese Art gleichfalls als Gehölz aus.

Comarum palustre

In den jungen Sproßachsen von *Comarum palustre* bildet das primäre Xylem um das Mark herum einen geschlossenen Ring, da die Gefäßbündel nur von sehr eng liegenden, einreihigen Markstrahlen getrennt sind.

In der folgenden Vegetationsperiode wird vom Kambium aus ein Jahresring hinzugefügt. In 2–3 und 4 Jahre alten Sproßabschnitten werden keine weiteren Jahresringe mehr angelegt. Dieses anatomische Verhalten finden wir im Basisbereich von Stauden. Die plagiotropen Achsen sind auch im 3. und 4. Jahr als Stärkespeicher in Funktion. Markzellen, Markstrahlzellen und Zellen der primären Rinde fungieren als Speicherparenchym.

Bei *C. palustre* befinden sich zwischen den Phelloidzellen (Zellulosezellen) des Periderms kleine Interzellularen, die auf Aerenchymbildung hindeuten.

Die Fähigkeit der relativ langlebigen, plagiotropen, sproßbürtig bewurzelten Sproßachsen zur Nährstoffspeicherung gestattet eine Zuordnung von *C. palustre* zum Wuchstyp der Rhizomstaude.

5. Untersuchungsergebnisse

Die 34 in den beiden Untersuchungsgebieten nachgewiesenen Pflanzenarten werden insgesamt 8 Wuchstypen zugeordnet. Dabei entfallen 13 Arten (37,7 %) auf die Ausläufer-, 7 Arten (20,3 %) auf die Rhizom-, 5 Arten (14,5 %) auf die Horst- und 3 Arten (8,7 %) auf die Kriechtriebstaude, je 2 Arten (5,8 %) auf die Sträucher und Etagenstaude sowie je 1 Art (2,9 %) auf die Zwergsträucher und Kriechtriebsträucher.

Durch ihre Homorhizie und ihr mehr oder weniger rasches Sproßwachstum verfügen die Ausläufer-, Kriechtrieb-, Rhizom- und Etagenstaude über einen mehr oder weniger hohen Grad an Mobilität, der sie dazu befähigt, mit dem *Sphagnum*-Wachstum Schritt halten und folglich die Sproßachsen und Wurzeln in eine für die Atmung sowie die Blätter in eine für die Photosynthese optimale Position bringen zu können.

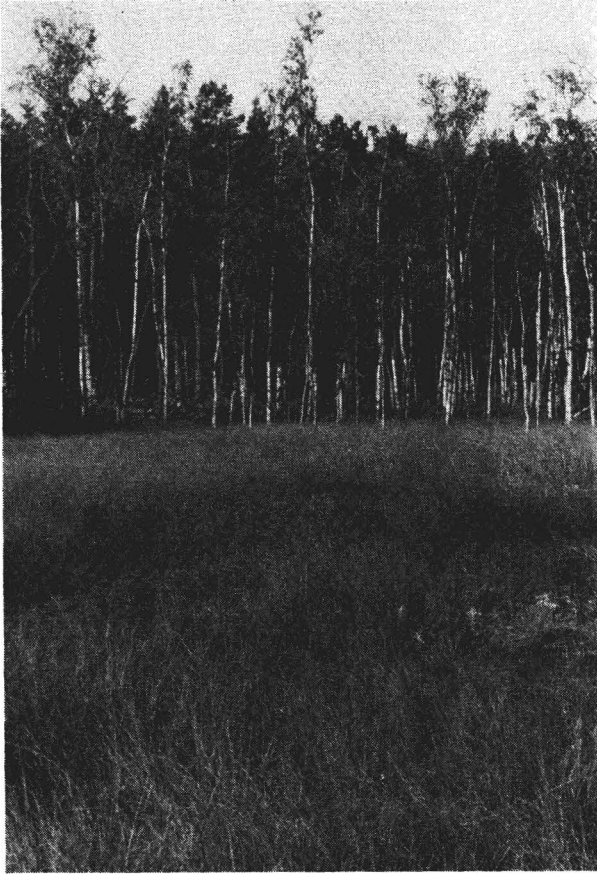


Abb. 3. Die in der Schwingmoordecke des Kleinen Rattenpfuhls dominierende Pflanzenart ist *Carex rostrata*. Der Rest der noch „offenen Wasserfläche“ wird besiedelt von *Comarum palustre*. (Foto: F. Ebel, August 1988)

Die Kriechtriebstauden, die meisten Ausläuferstauden und gewisse Rhizomstauden (*Calla palustris*, *Menyanthes tritoliata*, *Juncus effusus*) regulieren die Tiefenlage ihrer Vegetationsorgane durch einen vorwiegend plagiotropen Wuchs, *Drosera rotundifolia* und *Hammarbya paludosa* (Etagenstauden) sowie *Peucedanum palustre*, *Cicuta virosa* und *Dryopteris cristata* (Rhizomstauden) dagegen durch ein mehr oder weniger orthotropes Wachstum. Selbst die im *Sphagnum* siedelnde Horststaude *Carex canescens* begegnet durch die Bildung von aufgerichteten, aus wenigen gestreckten Internodien bestehenden Abschnitten der Sproßachsen dem Konkurrenzdruck des Torfmooses. Andere Horststauden, wie *Carex paniculata* und *Eriophorum vaginatum*, erheben ihre Überdauerungsorgane z. T. über den Wasser- bzw. Grundwasserspiegel und entziehen so ihre lebenden Wurzeln teilweise dem sauerstoffarmen tieferen Milieu. Für das Überleben der Horststauden in nassen und feuchten Biotopen dürfte gleichfalls, wie auch bei anderen Wuchstypen an derartigen Standorten, die endogene Belüftung eine bedeutende Rolle spielen.

Der Wuchstyp der Horststaude besitzt eine große ökologische und geographische Amplitude, reicht er doch von Sumpf, Moor, Wald und Steppe bis hin zu Savanne, Halbwüste, Puna und Paramo. Während die Horststaude an nassen und feuchten



Abb. 4. Schwingmoordecke am Ufer des Großen Faulsees (Foto: F. Ebel, August 1988)



Abb. 5. Die Uferpartien des Großen Faulsees werden stellenweise beherrscht von *Calla palustris*, deren lange aerenchymatische Rhizome sich schwimmend weit auf die Wasseroberfläche schieben. (Foto: F. Ebel, August 1988)

Standorten der Sauerstoffarmut des Substrats mehr oder weniger auszuweichen vermag, ist sie unter trockenen Bedingungen zur Wasser- und Feinerdehaltung befähigt (Hilbig, Helmecke et al. Mskr.) sowie in den nachtkalten Hochgebirgslagen der Tropen zur Schaffung eines 5–7 °C über der Temperatur der Umgebung liegenden Mikroklimas (Rauh 1987). Einen Schutz gegenüber Kälte bzw. Trockenheit erfahren gewisse Horststauden im Wurzelbereich durch die Ausbildung einer verdickten, schwammartigen Rhizodermis (Weinert 1979) und im Sproßbereich durch eine aus abgestorbenen Blattscheiden bestehende und die Innovationsknospen und den Sproßgrund einhüllende Tunika (Hilbig, Helmecke et al. Mskr.; Rauh 1987). In den Horsten herrschen besondere ökologische Bedingungen (Mikroklima; Humus-, Nährstoff- und Wasserhaushalt), die bei künftigen ökologischen und morphologischen Untersuchungen stärker berücksichtigt werden sollten.

Die in Sumpf und Moor bewährten Wuchstypen der Horst- und Ausläuferstauden treten sowohl innerhalb der Gattung *Carex* als auch innerhalb der Gattung *Eriophorum* nebeneinander auf.

An der Gewinnung neuen Lebensraumes beteiligen sich alle für das Schwingmoor nachgewiesenen Stauden-Wuchstypen. Im Bereich der Schwingmoorkante siedeln beispielsweise *Thelypteris palustris*, *Calla palustris*, *Comarum palustre* und *Cicuta virosa* als Rhizomstauden, *Carex paniculata*, *C. diandra* und *C. pseudocyperus* als Horststauden sowie *Hydrocotyle* als Kriechtrieb- und *Carex limosa* als Ausläuferstaude.

Während *Calla palustris* mit aerenchymatischen und *Cicuta virosa* mit gekamerten Rhizomen zu schwimmen vermag, fungieren bei *Comarum* die markhöhlenhaltigen Sproßachsen, bei *Hydrocotyle vulgaris* die peltaten Blattspreiten sowie bei *Carex paniculata* und *C. pseudocyperus* die wasserverdrängenden Bulbe als Schwimmorgane. Diese Schwingmoorvorposten erfahren uferwärts eine mechanische Stabilisierung bei einem hohen Maß an Elastizität durch ein mehrschichtiges, netzähnliches System von langkriechenden Ausläufern, Kriechtrieben und Rhizomen, z. B. bei *Equisetum fluviatile*, *Eriophorum angustifolium*, *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*, *Lysimachia thyrsiflora* (Ausläuferstauden), *Agrostis canina* (Kriechtriebstaude), *Oxycoccus palustris* (Kriechtriebstrauch) und *Menyanthes trifoliata* (Rhizomstaude). Die die Wind- und Wasserbewegung, aber auch die Gewichtsbelastung durch Niederschlag kompensierende Struktur der Schwingmoordecke wird jedoch wesentlich durch den Wuchstyp der Ausläuferstauden bestimmt, der mit einer Artenmächtigkeit von 37,7% am Wuchstypenspektrum dieses Lebensraumes beteiligt ist. Die Zwischenräume des durch die Ausläufer, Kriechtriebe und Rhizome entstandenen „Netzwerkes“ werden eingenommen vor allem von *Sphagnum*, aber auch von Etagenstauden (*Drosera rotundifolia*, *Hammarbya paludosa*) und gewissen Horststauden (*Carex canescens*). Diese Etagen- und Horststauden können nur dann überleben, wenn ihr jährlicher Zuwachs dem des Sphagnumkörpers entspricht. Mit ihren dünnen aufrechten Sproßachsen sind sie – das gilt zumindest für *Drosera* und *Hammarbya* – auf die Stütze durch den Torfmooskörper angewiesen.

Sowohl für die Schwingmoor- als auch für die Wasservegetation floristisch und ökologisch bemerkenswert ist ihr relativ hoher Anteil an Vertretern tropisch-temperat bzw. kosmopolitisch verbreiteter Gattungen (z. B. Schwingmoorvegetation am Möwensee: 8,8%). Eine der Ursachen hierfür liegt möglicherweise darin begründet, daß der Wasserkörper gegenüber terrestrischen Ökosystemen trotz einer geringeren mittleren Jahrestemperatur einen relativ gleichmäßigen Temperaturgang im Jahresverlauf und winterliche Temperaturen oberhalb des Gefrierpunktes aufweist. Die Pflanzen überdauern die für sie ungünstige Jahreszeit mit Hilfe von Rhizomen (*Nymphaea*, gewisse *Potamogeton*-Arten), Kriechtrieben (*Nymphoides*), Früchten (*Trapa*), Sori (*Salvinia*) und Turionen (*Aldrovanda*, *Utricularia*, *Hydrocharis*) am frostfreien Grunde der Ge-

wässer. Die Bulben und Brutknospen von *Hammarbya paludosa*, die Endknospen von *Drosera rotundifolia* und die Kriechtriebe von *Hydrocotyle vulgaris* überwintern in den luftreichen, von Schnee überdeckten *Sphagnum*-Beständen.

6. Bemerkungen zur Ökologie und Chorologie homorhizer Pflanzensippen

Die sekundär homorhize Radikation gilt gegenüber der allorhizen als morphologisch abgeleitet (Takhtajan 1973, Ehrendorfer 1978). Mit dieser morphologischen Ableitung geht offensichtlich eine ökologische Progression einher.

Wie unsere vergleichend-ökomorphologischen Untersuchungen (Ebel und Mühlberg 1987), aber auch Hinweise in der Literatur (Gutte 1985) belegen, finden sich allorhiz bewurzelte Stauden weitgehend nur in trockenen bis frischen Lebensräumen, homorhiz bewurzelte dagegen sowohl in trockenen und frischen als auch in feuchten und nassen Biotopen.

In Wasser, Sumpf, Moor und Mull sowie in bewegtem Sand- und Felsschutt, also an Standorten mit sich rasch verändernder Oberfläche, sind die mit homorhizer Bewurzelung ausgestatteten „mobilen“ Wuchstypen, wie Rhizom-, Ausläufer- und Kriechtriebstaude, den allorhizen mehr oder weniger „stationären“ Wuchstypen, wie Pleiokorm- und Pfahlwurzelstaude, ökologisch überlegen. Auch unter den Epiphyten unterschiedlicher taxonomischer Zugehörigkeit dürfte, wie Madison (1977) andeutet, die Homorhizie der vorherrschenden Radikationstyp sein, garantiert er doch im Zusammenspiel mit dem mehr oder weniger plagiotropen Wuchs der Sproßachsen ein mit den wandelnden Beleuchtungsverhältnissen einhergehendes ortsveränderndes Wachstum sowie eine optimale Fixierung der Pflanze an der Unterlage.

Die Homorhizie ermöglicht darüber hinaus die Bildung von Dividuen (Feuchtbiotop: *Lycopus europaeus*; Trockenbiotop: Platy- und Cyliodropuntien) und Brutkörpern (Feucht- bzw. Naßbiotop: *Ceratopteris thalictroides*, *Hydrocharis morsus-ranae*; Trockenbiotop: *Kalanchoe tubiflora*, *K. daigremontiana*; bulbillenbildende *Agave*-Arten). Diese beiden stets an die sproßbürtige Bewurzelung gebundenen Modi der vegetativen Vermehrung machen gegebenenfalls eine generative Reproduktion entbehrlich (*Saxifraga cernua*) oder stellen im Fortpflanzungsgeschehen einen zusätzlichen Sicherheitsfaktor dar. Sie verschaffen also der jeweiligen Art gegenüber der sich rein generativ reproduzierenden Sippe – zumindest an Extremstandorten – gewisse ökologische Vorteile, wie z. B. eine vollständige oder teilweise Unabhängigkeit von tierischen Bestäubern, eine Entwicklungsbeschleunigung durch Aussparung der zeitaufwendigen Keim- und Keimlingsphase und damit verbunden ein stärkeres Konkurrenzvermögen bei Jungpflanzen.

Der progressive Charakter des homorhizen Radikationstyps äußert sich nicht nur in seiner weiten ökologischen Amplitude, sondern auch in der Vielfalt der Wurzelumbildungen, die natürlich im Zusammenhang mit der ökologischen Plastizität der sekundären Homorhizie gesehen werden muß. Wurzelknollen, Speicherwurzeln, Brettwurzeln, Stelzwurzeln, Assimilationswurzeln, Haftwurzeln, Rankwurzeln, Nestwurzeln, Zopfwurzeln (Vareschi 1980), Pneumatohizen (*Ludwigia*) und Wurzeldornen sind sproßbürtigen Ursprungs und keine Abkömmlinge des allorhizen, konservativen Radikationstyps. Für eine gewisse Omnipotenz der Homorhizie spricht auch die bei verschiedenen Arten zu beobachtende Verminderung der Wurzelanzahl (*Hammarbya paludosa*), die im Extremfall zur Arhizie führt, wie beispielsweise bei *Tillandsia usneoides*, *Wolffia arhiza*, *Corallorhiza trifida*, *Epipogium aphyllum* und *Ceratophyllum*-Arten.

Möglicherweise beruht gerade die weltweite Verbreitung, die ökologische Diversität und letztlich auch der Artenreichtum der Familien der *Orchidaceae* und *Poaceae*

sowie der *Asteraceae* mit ihrem hohen Anteil sproßbürtig bewurzelter Taxa u. a. auch mit auf ihrer Homorhizie.

Die Aussagen über die weite ökologische und geographische Amplitude der sekundär homorhiz bewurzelter Stauden bedürfen dringend noch einer Bestätigung durch weiterführende vergleichend-ökomorphologische Untersuchungen in den verschiedenen Lebensräumen der Erde.

7. Zusammenfassung

Die 34 in den beiden Untersuchungsgebieten nachgewiesenen Pflanzenarten werden 8 homorhiz bewurzelter Wuchstypen zugeordnet: 2 Sträucher (5,8%), 1 Zwergstrauch mit Ausläufern (2,9%), 1 Kriechtriebstrauch (2,9%); 13 Ausläuferstauden (37,7%), 7 Rhizomstauden (20,3%), 5 Horststauden (14,5%), 3 Kriechtriebstauden (8,7%), 2 Etagenstauden (5,8%).

Es wird versucht, diese Wuchstypen ökologisch zu interpretieren, um darauf aufbauend den Bau und die ökophysiologische Leistung der Schwingmoordecke erkunden zu helfen. Die zwischen den Schwingmoor-Taxa und ihrer Umwelt bestehenden kausalen Beziehungen lassen sich mit dem nur die Lage der Überdauerungsorgane berücksichtigenden Lebensformensystem allein nicht erklären. Nur eine den Gesamtaufbau der Pflanze berücksichtigende Betrachtungsweise – wie sie Meusel (1952) fordert – führt letztlich zu einem befriedigenden Ergebnis.

Im Zusammenhang mit unseren bisherigen ökomorphologischen Untersuchungen wird die ökologische Amplitude des allorhizen und des sekundär homorhizen Bewurzelungstyps vergleichend erörtert.

Wir bemühen uns ferner darum, eine Erklärung dafür zu finden, daß viele Arten aus tropisch-temperaten und kosmopolitisch verbreiteten Gattungen an Moor- und Wasserbiotope gebunden sind.

Danksagung

Für anregende fachliche Diskussionen und hilfreiche Unterstützung bedanken wir uns bei Herrn Dr. K. Helmecke, Dr. K.-F. Günther, Dr. sc. J. Miersch, Doz. Dr. E. Weinert und Oberinspektor Ing. I. Röth. Unser Dank gilt gleichfalls Dipl.-Ing. W. Schultz, Dipl.-Biol. J. Kobel und Dipl.-Chem. H. Schwarzer für die Durchführung der Wasseranalysen. Herr Prof. Dr. sc. J. Schuh ermöglichte uns dankenswerterweise den Aufenthalt an der Biologischen Station „Faule Ort“.

Schrifttum

- Baker, C. A., und R. C. Bakhuizen van den Brink: Flora auf Java. Bd. 3. Groningen 1968.
- Bartsch, K.: Das Brunnenholzried. In: Veröffentlichungen der Staatlichen Stelle für Naturschutz beim Württ. Landesamt für Denkmalpflege, Stuttgart (1925) 2, 67–152.
- Böcher, T. W., K. Holmen und K. Jakobsen: The Flora of Greenland. Copenhagen 1968.
- Braun-Blanquet, J.: Pflanzensoziologie. 2. Aufl. Wien 1951.
- Dassanayake, M. D., und F. R. Fosberg (Hrsg.): A Revised Handbook to the Flora of Ceylon. Bd. 2. Washington, New Delhi 1981.
- Ebel, F., und H. Mühlberg: Vergleichend-ökomorphologische Untersuchungen an Pflanzen-Taxa eines Trocken- und Feuchtbiotops. *Hercynia* N. F. 24 (1987) 408–424.
- Ehrendorfer, F.: Siebente Abteilung: Spermatophyta, Samenpflanzen. In: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen / v. Denffer, D., F. Ehrendorfer, K. Mägdefrau und H. Ziegler. 31. Aufl. Jena 1978.
- Engler, A., und K. Prantl (Hrsg.): Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig 1889–1915.
- Fuchs, A., und H. Ziegenbeck: Die Entwicklungsgeschichte der einheimischen Orchideen und der Bau ihrer Axen. III. Die Malaxideen. *Botanisches Archiv* 18 (1927) 378–475.

- Gjaerevoll, O., und R. Jørgensen: Fjällflora. Stockholm 1952.
- Glück, H.: Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Bd. 1–4. Jena 1905–1924.
- Goebel, K.: Morphologische und biologische Bemerkungen. 9. Zur Biologie der Malaxideen. *Flora* **88** (1901) 94–104.
- Greguss, P.: Bestimmung der mitteleuropäischen Laubhölzer und Sträucher auf xylotomischer Grundlage. Budapest 1945.
- Gutte, P.: Beitrag zur Kenntnis zentralperuanischer Pflanzengesellschaften. IV. Die grasreiche Vegetation der alpinen Stufe. *Wissenschaftl. Zeitschrift der Karl-Marx-Univ. Leipzig. Math.-naturwiss. R.* **34** (1985) 357–401.
- Hegi, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. 1–7. München 1906–1931.
- Hilbert, R., und F. Kanngießler: Notizen über Lebensdauer von Zwergsträuchern aus der Umgebung von Sensburg i. Ostpr. Festschrift zum 50jährigen Bestehen des Preussischen Botanischen Vereins. Königsberg (1912) 137–139.
- Hilbig, W., K. Helmecke et al.: Mikroklimatische Untersuchungen in Pflanzengesellschaften verschiedener Höhenstufen in Hochgebirgen der Nordwest- und Süd-Mongolei (Mskr.).
- Hilbig, W., und K. Werner: Zur Flora des Südtails des Naturschutzgebietes „Ostufer der Müritz“ (Mecklenburgische Seenplatte). *Wissenschaftl. Zeitschrift der Martin-Luther-Univ. Halle. Math.-naturwiss. R.* **26** (1977) 5, 121–146.
- Jäger, E. J., und Ch. Müller-Urli: Wuchsform und Lebensgeschichte der Gefäßpflanzen Zentraleuropas: Bibliographie. Teil 1: Quellenverzeichnis, Teil 2: Artenverzeichnis. Halle: Univ.- u. Landesbibliothek, 1981, 1982 (Terrestrische Ökologie / Hrsg.: R. Schubert und K. K. Walther: Sonderh. 1).
- Jeschke, L.: Die Wasser- und Sumpflvegetation im Naturschutzgebiet „Ostufer der Müritz“. *Limnologica* **1** (1963) 475–545.
- Kirchner, O., E. Loew und C. Schröter: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. 1, Abt. 1 und Abt. 3; Bd. 4, Abt. 1. Stuttgart 1908, 1934, 1923–1932.
- Kliewe, H.: Die Klimaregionen Mecklenburgs. 1951 Diss. Univ. Greifswald.
- Lauche, R., und F. Kanngießler: Über Lebensdauer von Zwergsträuchern aus der Muskauer Heide. *Medizinische Klinik* **8** (1912) 2075–2076.
- Lukasiewicz, A.: Morfologiczno-Rozwojowe Typy Bylin. *Poznańskie towarzystwo przyjaciół nauk. Wydział matematyczno-przyrodniczy, Prace komisji biologicznej.* Poznań **27** (1962) 1–399.
- Lukasiewicz, A.: Rytmika Rozwojowa Bylin. *Poznańskie towarzystwo przyjaciół nauk. Wydział matematyczno-przyrodniczy, Prace komisji biologicznej.* Poznań **31** (1966) 1–33.
- Madison, M.: Vascular Epiphytes: Their Systematic Occurrence and Salient Features. *Selbyana* **2** (1977) 1–13.
- Meusel, H.: Über Wuchsform, Verbreitung und Phylogenie einiger mediterran-mitteleuropäischer Angiospermen-Gattungen. *Flora* **139** (1952) 333–393.
- Meusel, H.: Wuchsformenreihen mediterran-mitteleuropäischer Angiospermen-Taxa. *Feddes Repertorium* **81** (1970) 41–59.
- Metcalfe, C. R., und L. Chalk: *Anatomy of Dicotyledons*. Bd. 1. Oxford 1965.
- Meteorologischer und Hydrologischer Dienst der DDR (Hrsg.): *Klimaatlas für das Gebiet der DDR*. Berlin 1953.
- Nitschke, Th.: Wachstumsverhältnisse des rundblättrigen Sonnenthaues. *Botanische Zeitung* **18** (1860) 65–69.
- Overbeck, F., und H. Happach: Über das Wachstum und den Wasserhaushalt einiger Hochmoorsphagnen. *Flora* **144** (1956/57) 335–402.
- Raunkiaer, C.: *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford 1934.
- Rauh, W.: *Tropische Hochgebirgspflanzen, Wuchs- und Lebensformen*. Berlin (West), Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, 1988.

- Reichsamt für Wetterdienst (Bearb.): Klimakunde des Deutschen Reiches. Bd. 2. Berlin 1939.
- Schubert, R.: Die Bedeutung der Kenntnis von Wurzelprofilen für Vegetationsanalysen. Wurzelökologie und ihre Nutzanwendung = Root Ecology and its Practical Application. Int. Symp. Gumpenstein, 1982 / Bundesanstalt Gumpenstein. Irdning 1983, 389-395.
- Schubert, R., E. J. Jäger und K. Werner (Hrsg.): Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und BRD. Bd. 3: Atlas der Gefäßpflanzen. 6. Aufl. Berlin 1987.
- Solereeder, H.: Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899.
- Succow, M., und L. Jeschke: Moore in der Landschaft. Leipzig, Jena, Berlin 1986.
- Takhtajan, A.: Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen. Jena 1973.
- Troll, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1-3. Berlin-Zehlendorf 1937, 1939, 1941.
- Vareschi, V.: Vegetationsökologie der Tropen. Stuttgart 1980.
- Walter, H.: Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Jena 1927.
- Warming, E.: Smaa biologiske og morfologiske bidrag. Botanisk Tidsskrift. 3 Ser. 1 (1876-1877) 84-110.
- Warming, E., und P. Graebner: Eug. Warming's Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl. Berlin 1918.
- Weinert, E.: Phytogeographische Analyse der Vegetation in den ariden Gebieten des Irak. 1979, Diss. B Univ. Halle.
- Weinitschke, H. (Hrsg.): Handbuch der Naturschutzgebiete der Deutschen Demokratischen Republik Bd. 1 und 3., 2. Aufl. Leipzig, Jena, Berlin 1980, 1983.

Dr. Friedrich Ebel, Dr. Helmut Mühlberg
Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
Sektion Biowissenschaften
Wissenschaftsbereich Geobotanik und Botanischer Garten
Neuwerk 21
Halle
DDR - 4020

Dr. Albert Hagen
Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
Sektion Biowissenschaften
Wissenschaftsbereich Pflanzenphysiologie
Am Kirchtor 1
Halle
DDR - 4020