

## Zur Ökologie der Makrophyten an Flussufern

K ekologii makrofytů říčních pobřeží

Karel Kopecký

Botanisches Institut der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften,  
Prühonice bei Praha

**A b s t r a k t** — Die Arbeit analysiert die charakteristischen autoökologischen Eigenschaften einiger Makrophyten, die an Ufern der tschechoslowakischen Flüsse wachsen. Die Eigenartigkeit des Abflussregimes der Wasserläufe, der Einfluss des Erosions-Akkumulationsprozesses und die Lage der Standorte zum Stromstrich gehören zu den wichtigsten Faktoren, die den Charakter des Milieus bestimmen. Die Uferpflanzen sind dem Einfluss dieses Milieus in verschiedenem Masse und verschiedener Art angepasst, wie aus den in der Arbeit angeführten konkreten Beispielen hervorgeht.

### Einführung und Abgrenzung der Problematik

Das Milieu der Makrophyten-Vegetation an den Ufern der Binnengewässer ist durch ihre Hydrologie beeinflusst. Die Hydrologie der stehenden und fliessenden Gewässer ist in vielem abweichend. Die Grundunterschiede liegen in der Dynamik der Strömung des Wassers und in der Wasserstandsschwankung. Allgemein gilt, dass die Strömung des Wassers und die Schwankung des Wasserstandes der stehenden Binnengewässer vielfach kleiner ist als bei den fliessenden Gewässern.

Die Veränderungen der Höhe der Wassersäule an einem bestimmten Standorte des Flussufers pflegen im Laufe des Jahres, im Vergleiche mit dem Ufer von stehenden Binnengewässern viel plötzlicher einzutreten und verwirklichen sich manchmal in sehr kurzen Intervallen. Die zeitliche Folge, die Zeitspanne des Einflusses und der Wirkung der einzelnen Ökophasen (s. S. 248) eine Ökoetappe, resp. einen Ökozyklus ausfüllend (im Sinne HEJNÝS 1962 : 359—367) sind an den Flussufern von vielen Faktoren abhängig, die im Falle der stehenden Binnengewässer keine entscheidende Bedeutung haben. Es sind dies vor allem die Grösse des Einzugsgebietes des studierten Wasserlaufes und die mit ihm zusammenhängenden klimatischen Verhältnisse in einem oft sehr ausgedehnten Gebiete, die Dichte des Gewässernetzes, das Rückhaltervermögen des Bodens im ganzen Flussgebiete und die Gefällsverhältnisse. Die quantitative und qualitative Ausfüllung der Ökoetappe, resp. des Ökozyklus an einem bestimmten Standorte des Ufers des stehenden Gewässers, welcher die direkte künstlich nicht regulierbare Zusammengehörigkeit mit dem Flussstromsystem vermissen lässt, hängt vor allem von der Art der Bewirtschaftung (z. B. Ablassen und Wiederauffüllen des Teiches), von den klimatischen, hydrologischen und Bodenbedingungen in der nächsten Umgebung ab. Besonders komplizierte Bedingungen treten bei stehenden Gewässern, die einen direkten Zusammenhang mit einem Flusssystem haben, ein (tote Arme und Tümpel im Überschwemmungsgebiete der Flüsse, Talsperren usw.), wo sich die oben erwähnten Faktoren oft durchdringen und verschieden kombinieren. — Die allgemeinen Gesetzmässigkeiten des Ökophasenwechsels an Flussufern sind in ihrem Wesen durch den Typ des Abflussregimes der studierten Flüsse bestimmt (s. S. 247).

Die direkte Wasserbewegung im Wasserlaufe tritt durch die Wasserströmung in Erscheinung. Ihre Ursache ist die Gravitation. Durch den Einfluss der Gravitation bewegt sich das Wasser in einer bestimmten resultierenden Richtung, die im grossen und ganzen gleichbedeutend mit der Richtung des stärksten Gefälles ist. Die Ursache der Wasserbewegung in Wasserspeichern ist nicht der entscheidende Einfluss der Gravitation, sondern vor allem der Einfluss der an der Ober-

fläche des Wasserspiegels einwirkenden Winde, sowie Wärmeunterschiede in den verschiedenen Tiefen des Speichers. Die resultierende Totalbewegung des Wassers in stehenden Binnengewässern hat überwiegend den Charakter der Zirkulation und ist deshalb mit der überwiegend mehr oder weniger in einer Richtung verlaufenden Wasserbewegung (Strömung) in Wasserläufen nicht vergleichbar. Auch ihre Intensität ist nicht vergleichbar. Zum Unterschiede von den stehenden Gewässern ist die Strömungsintensität des Wassers im Flussbett vielfach grösser und erreicht in Abhängigkeit vom Gefälle, vom Flussbettprofil, von der Rauheit der Sohle usw. eine relativ bedeutende Grösse.

Die Energie der Wasserströmung im Wasserlaufe verbraucht sich zum Teile in der Realisation des Erosions-Akkumulationsprozesses. Der Erosions-Akkumulationsprozess ist die Ursache des Komplexes von geomorphologischen Veränderungen, die an fliessenden Gewässern mit dem Fachausdruck „Flussentwicklungsprozess“ bezeichnet werden (russisch „ruslovoj process“ — LOCHTIN 1897, VELIKANOV 1958, POPOV 1960 u. a.). Er ist qualitativmässig ganz verschieden von ähnlichen in stehenden Binnengewässern ablaufenden Prozessen.

Allgemein gilt, dass der Anteil der Wasser- und Ufervegetation an den Veränderungen der Tiefe und der Form der stehenden Gewässer (lenitischen Ökotopen) hauptsächlich in der Intensität der Bildung pflanzlicher Substanz besteht. Ihre Reste lagern sich bei ungenügender Luftzufuhr im Raume des Gewässers ab und sind Ursache des Verlandungsprozesses.

Eine andere Situation entsteht an Wasserläufen. Abgestorbene, resp. bisher lebende Pflanzenreste können weit vom Orte des Entstehens fortgetragen werden. Infolge einer grösseren Durchlüftung des fliessenden Wassers vermineralisieren sie verhältnismässig schnell. Die Kolimation organogenen Materials ist deshalb an den Ufern der fliessenden Gewässer (lotischen Ökotopen) im ganzen unbedeutend. Die während des Flussentwicklungsprozesses verlaufenden Erosions-Akkumulationsprozesse sind im Gegenteil durch Lockerung, Zermalmung, Fortschaffung und wiederholtes Ablagern des Materials überwiegend anorganischen Ursprungs (Geröll und Schwebstoffe) charakterisiert. Der Einfluss der Ufer- und Wasserpflanzen auf die geomorphologischen Veränderungen des Flussbettes ist im Vergleiche mit den stehenden Binnengewässern qualitativ und quantitativ verschieden.

Die Grundunterschiede zwischen fliessenden und stehenden Gewässern (d. h. zwischen lotischen und lenitischen Ökotopen der Binnengewässer) begrenzen einen bestimmten Kreis von Problemen. Es ist dies vor allem die Frage des ökologischen Einflusses der Wassertandsschwankung, des Einflusses der Wasserströmung und des Erosions-Akkumulationsprozesses auf die Vegetation. Es ist begreiflich, dass in der vorliegenden Arbeit nicht in voller Breite auf die genannten Probleme eingegangen werden kann. Es geht eher um einen Lösungsversuch auf allgemeinerer Grundlage unter den hydrologischen Bedingungen einiger tschechoslowakischer Flüsse.

## Der Einfluss der Wassertandsschwankung und der Einfluss des Erosions-Akkumulationsprozesses auf die Ufervegetation

Die Abflussmengenschwankung, die das Pendeln des Wassestandes während des hydrologischen Jahres bestimmt, ist für Flüsse in verschiedenen geographischen und klimatischen Bedingungen spezifisch. Im Sinne der Typisation des jährlichen Abflussregimes der Flüsse nach PARDÉ (ex KELLER 1962 : 274—294) kann man die Flüsse der tschechoslowakischen Hügelländer und Niederungen zum Grossteil in das nivale Tieflandsregime oder, selten, in den pluvio-nivalen Typ einreihen. Spezifische Abweichungen von dem Grundtypus sind durch die geographische Lage der Republik bedingt, die in der Berührungszone des Einflusses des atlantischen und kontinentalen Klimas liegt.

Das jährliche Abflussregime der Flüsse der tschechoslowakischen Hügelländer und Niederungen ist durch sein ausgeprägtes Frühjahrs-Maximum charakterisiert, das sich in der Regel im März und April einstellt. Unter den Bedingungen unseres Staates wird das Fallen der Abflussmenge im Mai und Juni (mit Ausnahme der Gebirgsflüsse, die ein anderes Abflussregime haben) durch ein vorübergehendes Ansteigen gegen Ende der ersten Hälfte der Vegetationszeit, durch sommerliche Platzregen hervorgerufen, abgelöst. Absolute Minima erreichen die Abflussmengen in der zweiten Hälfte August und im September. Die herbstlichen und winterlichen Abflussmengen schwanken in der Regel in der Nähe des ganzjährigen Durchschmelzes. Die Unterschiede zwischen den mittleren Monatsabflussmengen bewegen sich in der Regel zwischen 400 bis 800% (in Hinsicht auf die mittlere jährliche Abflussmenge – 100%). Für das Frühjahrsabflussregime ist das gesamte und relativ langfristige Ansteigen der Abflussmengen in einigen Hochwasserwellen typisch. Zum Unterschied vom Sommerhochwasser wiederholt sich das Frühjahrsmaximum alljährlich.

Die Wasserstandsschwankung im Verlaufe des Jahres ist die Ursache ausgeprägter Veränderungen des Lebensmilieus der auf den Flussufern lebenden Organismen. Nach HEJNÝ (1957, 1960) kann man das Lebensmilieu der Hydrophase, der litoralen Ökophase, der limosen Ökophase und der terrestrischen Ökophase unterscheiden.

Während der Hydrophase und der litoralen Ökophase ist der überschwemmte Standort unter dem direkten Einfluss der Wasserströmung und des damit verbundenen Erosions-Akkumulationsprozesses. — Die limose Ökophase charakterisiert das an dem gegebenen Standorte knapp nach dem Fallen des Wasserspiegels entstehende Lebensmilieu. Die oberflächlichen Schichten des Substrates sind bisher wassergesättigt. — Die terrestrische Ökophase wirkt in der Zeit des tiefen Fallens des Flusswasserspiegels unter das Niveau der Bodenoberfläche. Die entstehenden boden-hydrologischen Bedingungen sind in bedeutendem Maße von atmosphärischen Niederschlägen und dem kapillaren Grundwasseransteige abhängig.

Im Vergleich mit den Ufern der stehenden Gewässer wirken die Hydrophase, die litorale und limose Ökophase an den Flussufern (über dem durchschnittlichen jährlichen Wasserspiegel befindlich) in viel kürzeren zeitlichen Intervallen. Der Einfluss der terrestrischen Ökophase ist im Gegenteil ausgeprägter und länger. Man kann also die Vegetation der stehenden Binnengewässer im weitesten Sinne des Wortes als relativ „feuchtigkeitsliebend“ bezeichnen. Die Arten, typisch für stehende Gewässer (zB. *Phragmites communis*

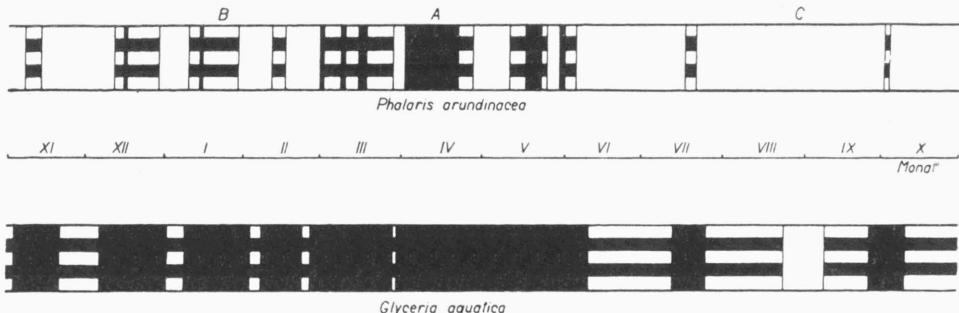


Abb. 1. — Vergleich der zeitlichen Einteilung und Länge der ökologischen Einwirkung der einzelnen Ökophasen im hydrologischen Jahre 1962 an zwei typischen Standorten von *Phalaris arundinacea* und *Glyceria aquatica* im Unterlauf der Berounka bei Beroun (Mittelböhmien). — Die Zeit, während welcher die litorale und limose Ökophase auf den Bestand von *Glyceria aquatica* einwirken, ist im Vergleich mit dem Bestand von *Phalaris arundinacea* viel länger. — A: Litorale Ökophase, B: limose Ökophase, C: terrestrische Ökophase. (Zusamengestellt nach direkten Beobachtungen, die durch die Ergebnisse der Abflussmengenmessung der Berauner Wassermessstation ergänzt wurden.)

*nis*, *Glyceria aquatica*, *Butomus umbellatus* u. a.) wachsen an den Flussufern nur an den Standorten, wo die Hydrophase, die litorale Ökophase und vor allem die limose Ökophase für den grössten Teil des Jahres wirksam sind. Eine solche Situation tritt an manchen Stellen beim Flussufer in den Abschnitten mit einem breiten Flussbettprofil und tiefen Flussbett ein, wo die Wasserspiegelschwankung verhältnismässig klein ist. Der Standort dieser Arten liegt immer unter

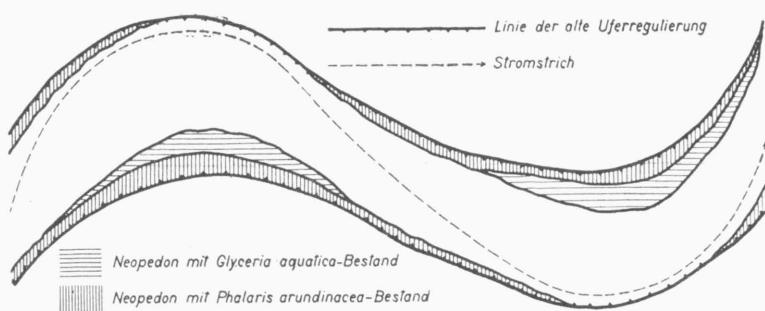
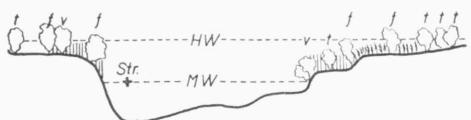
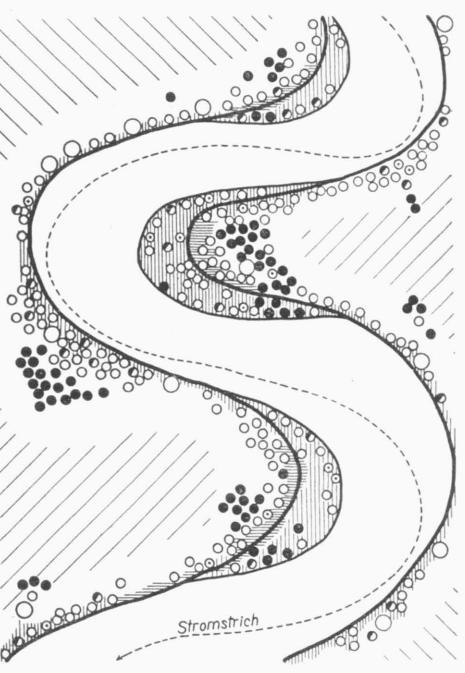


Abb. 2. — Beispiel der Abhängigkeit der Artenzusammensetzung der Ufervegetation von der Stromstrichlage: Humose, lehmige bis lehmig-sandige Ablagerungen am Spülsum, wo die Strömungsgeschwindigkeit minimal ist, bewächst *Glyceria aquatica*. (Der Fluss Lužnice bei Veselí in Südböhmen.)

dem Niveau des durchschnittlichen Jahreswasserspiegels, also an Stellen, wo die ökologisch kritische Amplitude des Flusswasserspiegels minimal ist (s. KOPECKÝ 1961 : 24, 101). Im Abb. 1 ist die annähernde Längendauer der Hydrophase und der limosen Ökophase an einigen typischen Standorten von *Glyceria aquatica* und *Phalaris arundinacea* im Unterlaufe der Berounka (Mittelböhmien) veranschaulicht. Es zeigt sich, dass das Glanzgras, welches eine charakteristische Art der Flussufer des Mittel- und Unterlaufes der Flüsse ist, im Vergleiche mit *Glyceria aquatica* bedeutendere Schwankungen des Wasserspiegels und vor allem eine viel längere ökologische Wirkung der terrestrischen Ökophase verträgt.

Mit den quantitativen Unterschieden des Einflusses der Ökophasen an den Flussufern und an den Ufern der stehenden Binnengewässer hängen qualitative Unterschiede zusammen. Am auffallendsten sind sie in der Hydrophase und in der terrestrischen Phase. Die Hydrophase und litorale Ökophase ist am Flussufer durch den ökologischen Einfluss der Wasseströmung bedeutsam. In der Literatur finden wir zahlreiche Angaben darüber, dass die für Teichufer und Tümpel charakteristischen Makrophyten gegen die Wirkungen der Wasserströmung empfindlich sind (zB. SIEGRIST 1913, NOVÁČEK 1937, ROLL 1938 : 203, NEUHÄUSL 1957 : 212, 370—371, VAN DONSELLAR 1961 u. a.). Ein konkreter Vergleich der Fliessgeschwindigkeit in unmittelbarer Nähe der Standorte der typischen Bestände von *Glyceria aquatica* und *Phalaris arundinacea* im Unterlaufe der Berounka und Lužnice (Mittel- u. Südböhmen) beweist, dass die Standorte von *Glyceria aquatica* immer an vom Stromstrich abgerückten Orten liegen (Abb. 2). Ähnlich verhalten sich auch die übrigen für die Ufer der stehenden Gewässer typischen Makrophyten. Die spezifische Lage ihrer Standorte betreffs des Stromstriches hängt mit dem charakteristischen Verlauf des

Erosions-Akkumulationsprozesse zusammen. Die Akkumulation überwiegt, die Erosionsvorgänge sind minimal. Dadurch ist auch die relativ bedeutendere Anhäufung von organogenen Stoffen bedingt. Ihr Zerfall wird durch einen niedrigen Sauerstoffgehalt des in Flusswasserlachen und Buchten stagnierenden Wassers verlangsamt. Die kleine Geschwindigkeit der Strömung in dem Zeitabschnitte höherer Abflussmengen bewirkt, dass hier vorwiegend Schwebstoffe kleinerer Korngrösse sedimentieren. Das Substrat ist im senkrechten Schnitte mehr oder weniger homogen. Es fehlt die Schichtung, charakteristisch für einen grösseren Teil der rezenten Anschwemmungen im Mittellaufe der Flüsse. Das kleinkörnige Substrat beeinflusst günstig die kapillare Steighöhe des Grundwassers, was in der Zeit der minimalen Abflussmengen wichtig ist. Die geringe Luftkapazität und das langsame Versickern des Oberflächenwassers verlängern die ökologische Wirkung der limosen Ökophase.



- *Salix fragilis* lf)
- *Salix purpurea*
- *Salix viminalis* ly)
- *Salix triandra* lt)

- *Alnus glutinosa*
- *Carex bukéii*
- *Phalaris arund.*
- // *Kulturwiese*

Abb. 3. — Schema des räumlichen Vorkommens einiger Uferpflanzen am Flusse Blanice in der Umgebung von Bavorov in Südböhmen. Der Fluss mäandriert in den eigenen sandigen Alluvialablagerungen. *Salix fragilis* und *S. viminalis* bewachsen die Prallufer oder den Uferspülsaum und sind oft bis unter der Mittelwasserlinie aufzufinden. *Salix triandra* säumt vor allem die vom Stromstrich abliegenden Ufer oder bevorzugt höher gelegene, vom Flussbett relativ entferntere Standorte. Stellenweise bildet sie auf kleinen Flächen Reinbestände.

Allgemein gilt, dass die für Teichufer typischen Makrophyten-Arten an Flussufern nur auf solche Standorte vordringen, welche ökologisch den Standorten an den Ufern der stehenden Gewässer ähnlich sind. Vom Standpunkte des mitteleuropäischen phytozönologischen Systems reihen wir die Gesellschaften der Stillwasser-Röhrichte in den Verband *Phragmition* W. KOCH 1926 ein, zum Unterschied von den Gesellschaften der Flussröhrichte des *Phalaridion arundinaceae*-Verbandes KOPECKÝ 1961.

Die relativ einfachste Abhängigkeit zwischen der Wasserstandsschwankung und der Artenzusammensetzung der Vegetation herrscht auf den am allerniedrigst gelegenen rezenten Anschwemmungen und periodisch entblößten, sich auf der Flussohle bewegenden Geröllbildungen (Rücken von Schotterbänken, überflutete Inseln usw.). Ihre Oberfläche gelangt aus dem unmittelbaren Einfluss des Flusswasserspiegels

nur in der Zeit der Niedrigwasserführung. Erst jetzt entsteht auf ihrer Oberfläche ein geeignetes Milieu für die Keimung und erfolgreiche Entwicklung terrestrischer Pflanzen (vgl. JENÍK 1955, KOPECKÝ 1961). Die Pflanzenauswahl beschränkt sich grösstenteils auf Arten, deren Samen im Lebensmilieu der limosen Ökophase im zweiten Teil der ersten, resp. anfangs der zweiten Hälfte der Vegetationsperiode keimen können, die einen relativ

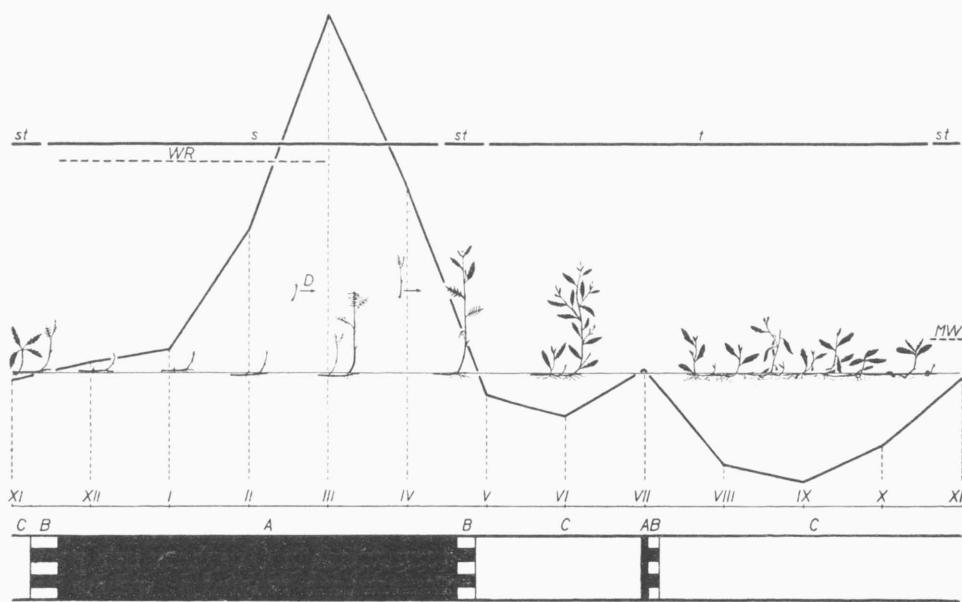


Abb. 4. — Schematische Veranschaulichung der morphologischen Veränderlichkeit von *Rorippa amphibia* in Abhängigkeit von den monatlichen Abflussschwankungen in der Zeit von 1940 bis 1956 im Unterlauf der Berounka. A: Hydrophase, und litorale Ökophase, B: limose Ökophase, C: terrestrische Ökophase. — s: submerses Stadium, st: Übergänge zwischen submersem und terrestrischem Stadium, t: terrestrisches Stadium. — D: abgebrochene submerse Achsen in der Funktion von Diasporen. — WR: Zeit relativer Vegetationsruhe.

kurzen zeitlichen Intervall dazu brauchen, um ihren Vegetationszyklus abzuschliessen, solange ihr Standort nicht von neuem überschwemmt wird, und deren Samen für eine lange Zeit eine hohe Keimfähigkeit bewahren (z.B. zum Unterschied von den Weidensamen). Solche Bedingungen erfüllt die Mehrzahl der einjährigen Arten des Verbändes *Chenopodium fluviatile* R. Tx. 1960, resp. des Verb. *Bidention tripartiti* NORDH. 1940. Es ist interessant, dass die Pelochtotherophyten der beiden genannten Verbände zum grössten Teile den verhältnismässig bedeutenden Werten der ökologisch kritischen Amplitude des Wasserspiegels (im Sinne KOPECKÝS 1962 : 24) angepasst sind, zum Unterschiede von relativ „feuchtigkeitsliebenden“ Arten des *Nanocyperion*-Verb. W. KOCH 1926. In der Zeit der Niedrigwasserführung vertragen sie eine bedeutende Austrocknung des Substrates (mit Ausnahme der keimenden Pflanzen), dessen Wasserkapazität im Hinblicke auf den üblichen höheren Anteil an Sand und Schotter minimal ist.

An Orten, die nicht direkt durch die starke Wasserströmung beeinflusst werden, vertragen die Therophyten auch die relativ langfristige Einwirkung der litoralen Ökophase, die sich unter dem Einflusse der erhöhten Abflussmengen im Sommer eingestellt hat. So z. B. beschrieb GLÜCK *Polygonum hydropiper* L. f. *submersum* GLÜCK und unterscheidet die submerse in stagnierendem Wasser ausgebildete Form von den Formen der fließenden Gewässer (GLÜCK 1911: 261 – 264). Ein sehr anschauliches Beispiel ist *Polygonum lapathifolium* L. ssp. *nodosum* DANSEE, welches sich oft qualitativ dem neuen Milieu der litoralen Ökophase durch morphologisch-anatomischen Umbau des Sprosses anpasst (vergl. mit der Beschreibung von *Polygonum lapathifolium* L. var. *nodosum* PERS. f. *natans* SCHRÖTER, siehe SCHRÖTER et KIRCHNER 1896). Die Stengelinternodien schwellen zu länglichen und hohlen birnenförmigen Gebilden an. Es ist wahrscheinlich, dass die angeschwollenen Internodien im Wesen als „Röhrenleitung“, die den Austausch der Gase zwischen dem überschwemmten (unter Wasser befindlichen) Teile der Pflanze und der Atmosphäre ermöglicht, fungieren und als Schwimmer, die senkrechte Lage des Sprosses ausbalancierend, der oberhalb des Wasserspiegels in einen mageren Blütenstand endigt. Wird ein Teil des Sprosses durch die Wasserströmung abgerissen, verhalten sich derartige Teile wie Diasporen. Sie wurzeln an einem passenden Platz mit Hilfe von Adventivwurzeln ein und entwickeln sich als selbständige Pflanzen. – Das Abwechseln der Ökophasen an den Standorten der Therophyten-Gesellschaften beeinflusst auch die Morphologie der Wurzelsysteme (s. KOPECKÝ 1961: 55 – 57, Abb. 18, 19).

Die durch Wechselwirkung der Ökophasen hervorgerufenen morphologisch-anatomischen Veränderungen während der Vegetationszeit kann man bei der Mehrzahl der Uferpflanzen beobachten (z. B. KELLER 1897, ERIKSON 1908, BAUMANN 1911, GLÜCK 1911, FURSAJEV 1941, SENNIKOV 1953, HEJNÝ 1960 u. a.). So stellte zB. MJALO (1960) bestimmte Entwicklungsstadien bei *Butomus umbellatus*, *Sparganium ramosum*, *Sagittaria sagittifolia* und *Scirpus lacustris* in Abhängigkeit von der morphologischen Veränderlichkeit der vegetativen und Reproduktionsorgane und ihrer physiologischen Funktion an periodisch überschwemmten Standorten fest.

Man kann die für Flussufer typischen mehrjährigen Makrophytenarten nach ihrer Reaktion und Anpassung an den Ökophasenwechsel und Einfluss des Erosions-Akkumulationsprozesses in zwei Grundgruppen einteilen:

1. Makrophyten, die auf den gesetzmäßig sich wiederholenden Wechsel der Hydrophase, litoralen Ökophase und terrestrischen Ökophase mit periodischen, morphologisch-anatomischen Veränderungen reagieren, welche mit der üblichen Überschwemmungszeit und Austrocknung des Standortes im Laufe des Jahres synchronisiert sind. Diese Veränderungen wiederholen sich alljährlich immer im gleichen Zeitabschnitt, bedeutsam durch ein bestimmtes qualitatives Milieu. Ihr wichtigstes Kennzeichen ist, dass sie sich im Laufe einer langfristigen Artenentwicklung unter dem Einflusse des gesetzmäßigen Wechsels der Hydrophase, litoralen Ökophase und terrestrischen Ökophase auf den Flussufern erblich stabilisierten. Sie treten auch dann auf, wenn sich im üblichen Zeitintervall das Lebensmilieu ausnahmsweise nicht ändert (z. B. zufälliges Ausbleiben des Frühjahrshochwassers).

2. Makrophyten, die im Laufe der Ontogenese zum Grossteil auf den Wechsel der Hydrophase litoralen Ökophase und terrestrischen Ökophase mit morphologisch-anatomischen Veränderungen reagieren, welche aber nicht den Charakter periodisch sich wiederholender, stabilisierter Veränderungen haben (die zeitgemäß an einen bestimmten jährlichen Zeitabschnitt gebunden sind) und welche nur unter dem unmittelbaren Einfluss des spezifischen Lebensmilieus auftreten. Man kann sie in zwei Untergruppen einteilen:

a) Makrophyten auf den vorübergehenden, aber verhältnismäßig langfristigen ökologischen Einfluss der litoralen Ökophase durch eine besondere Veränderung der vegetativen Reproduktion reagierend, die unter den Bedingungen der ständigen Einwirkung der terrestrischen Ökophase niemals auftritt.

b) Makrophyten, die ihrer ganzen Biologie und intensivem vegetativen Vermehren nach den Bedingungen des Flussufers angepasst sind. Die Art der Reproduktion verändert sich nicht unter dem wechselnden Einfluss der litoralen Ökophase und terrestrischen Ökophase.

Als typisches Beispiel für die erste Gruppe kann *Rorippa amphibia* (var. *variifolia* D. C.) gelten, die zusammen mit *Rorippa barbaraoides* ein charakteristischer Begleiter der Mittel- und Unterläufe der Flüsse in den Niederungen der gemässigten Zone Europas ist. Seltene Lokalitäten an den Teichufern sind wahrscheinlich sekundären Ursprungs. Dem pluvio-nivalen Typ des Abflussregimes und dem nivalen Tieflandsregime der Flüsse des subatlantischen und kontinentalen Teiles Europas ist sie durch den spezifischen morphologisch-anatomischen Bau der frühjährlichen (resp. herbstlichen) Sprosse angepasst. (Tab. XV. — Photo 3.) Eine ausführliche Beschreibung der submersen Sprosse gibt GLÜCK (1911 : 161—166).

Für die anfängliche Entwicklungszeit der aus den überwinternten Knospen entstehenden submersen Sprossachsen auf den vorjährigen Achsen (eine bestimmte Analogie der sgn. Stockknospen) ist der intensive Längenwuchs der Internodien charakteristisch. Auf Grund der Ergebnisse zahlreicher Beobachtungen kann man feststellen, dass die Intensität des Längenwuchses der Internodien der Höhe der Wassersäule an dem gegebenen Standorte direkt proportional ist. Der ökologische Wert liegt im schnellen Erreichen der Oberfläche des Wasserspiegels.

Durch den Einfluss der vorübergehenden Verstärkung der Wasserströmung brechen die Internodien leicht ab. Das Wasser spült sie weg und lagert sie oft weit vom Ursprungsort zusammen mit den sedimentierenden Schwebestoffen ab. Mit Hilfe der Adventivwurzeln an der Basis der Stengelinternodien wurzeln sie sich ein und entwickeln sich zu selbständigen Pflanzen. Die abgebrochenen Internodien fungieren also als spezifischer Typ von Diasporen. Die Schwimmfähigkeit wird durch den Luftinhalt in den hohlen Stengeln und in den zahlreichen Zwischenzellräumen des Stengel-Parenchyms unterstützt. Der Durchmesser der Stengelhohlräume übersteigt gewöhnlich 5 mm. Ihre Hauptfunktion liegt im Gasaustausch zwischen der Atmosphäre und den überschwemmten Basalteilen der Pflanze (vergl. z. B. mit der Funktion der hohen Sprosse bei *Scirpus lacustris*, SEIDEL 1959, oder bei *Equisetum limosum*, BARBER 1961).

Der submerse Typ der Sprosse entwickelt sich auch dann, wenn sich im üblichen Zeitabschnitt die Hydrophase oder litorale Ökophase nicht einstellt und der Standort trocken bleibt (z.B. zufälliges Ausbleiben des Frühjahrshochwassers). Der morphologische und anatomische Bau der vegetativen Organe nähert sich auffallend dem submersen Typ, ist aber nicht so vollständig und vollkommen wie unter dem direkten Einflusse des Wasermilieus.

Nach Absinken des Frühjahrshochwassers sterben die kammförmig gespaltenen Blätter nach und nach ab und werden durch mehr oder weniger ganzrandige Blätter auf relativ schlanken Luftsprossen ersetzt. Die Pflanze passt sich der limosen und besonders der terrestrischen Ökophase an, die in einem grösseren Zeitabschnitt des Sommers wirksam ist (Tab. XV. — Photo 2.)

Ähnliche zeitlich stabilisierte morphologische und anatomische Unterschiede zwischen den Frühlings- und Sommerblättern und Stengeln kann man bei einigen Populationen von *Armoracia*

*rusticana* beobachten. Diese Art hat sich in den letzten Jahren längs einiger mittelböhmischer Flüsse intensiv verbreitet.

Vorübergehende und unregelmässig sich einstellende Einflüsse der Hydrophase oder der litoralen Ökophase in der Zeit der erhöhten Sommerabflüsse, verbunden mit Erosion oder Sedimentation, „nützt“ *Rorippa amphibia* (ähnlich wie eine Reihe weiterer Uferpflanzen) zur intensiven vegetativen Fortpflanzung der Populationen durch Bildung sekundärer Seitentriebe auf sich bewurzelnden primären Achsen aus. Die leicht abbrechbaren Seitentriebe erfüllen wieder die Funktion von Diasporen, mit deren Hilfe sich die Pflanze auf andere Standorte verbreitet.

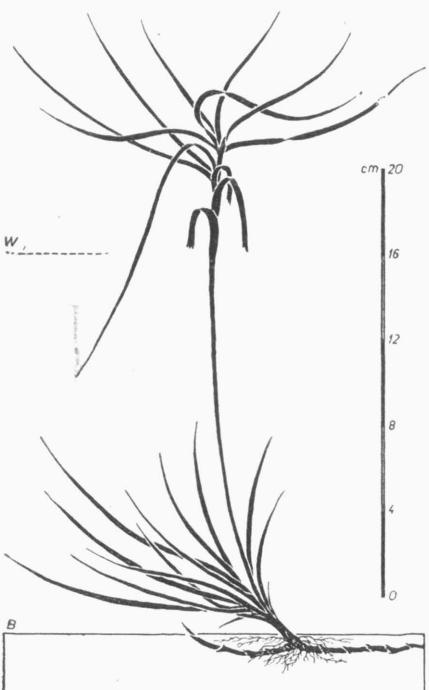


Abb. 5. — Reaktion von *Carex hirta* auf die vorübergehende Überschwemmung in der ersten Hälfte der Vegetationsperiode. Die Pflanze ist steril geblieben. Die erdbodennahen Blätter entwickelten sich erst nach dem Sinken des Wasserspiegels in der zweiten Hälfte der Vegetationsperiode. W: annähernde durchschnittliche Höhe des Wasserspiegels im Juni, B: die Bodenoberfläche. (Ufersaum der Talsperre Lipno in Südböhmen, September 1962.)

niedrigen Lichtgenuss stimuliert wird. Nach frdl. Mitteilung von Koll. TOMŠOVIC bewahrt sich *Rorippa amphibia* die typische herbstliche Veränderlichkeit auch in der künstlichen, niemals überschwemmten Gartenkultur.

Verlängerte, mit Blattrosetten endigende Achsen bilden unter dem ökologischen Einfluss zufällig langanhaltender Sommerüberflutungen viele Arten von Uferpflanzen aus. Diese Reaktion ist allerdings eine gelegentliche und entbehrt den Charakter von erblich stabilisierten und zeitgemäß ausgeprägten Veränderungen. Im Bereich der Bestände des *Agropyro-Rumicion*-Verb. sind dies vor allem *Rumex crispus*, *Agopyrum repens* und *Carex hirta* (vgl. Abb. 5).

Es ist interessant, dass die vegetative Reproduktion der Populationen von

*Rorippa amphibia* den Rahmen einer Vegetationsperiode überschreitet. Die auf den liegenden Achsen angesetzten Knospen, die in der Zeit der erhöhten herbstlichen und winterlichen Abflüsse mit einer Schicht von Sedimenten bedeckt sind, überwintern. Sie stellen einen spezifischen Typ von Adventivknospen dar, welche einige Autoren für Hibernakeln (Turion) halten (z. B. ZBOŘIL 1919). Unter den Bedingungen des atlantischen und subatlantischen

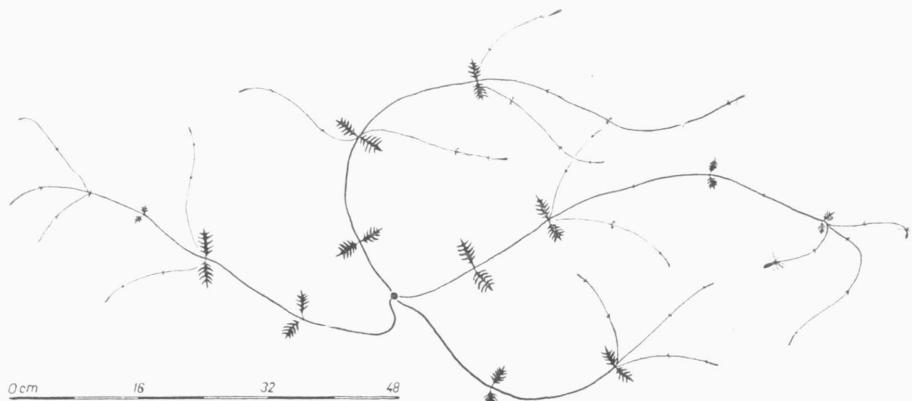


Abb. 6. — Vegetative Fortpflanzung von *Lycopus europaeus* mit Hilfe oberirdischer Ausläufer an durch lange Einwirkung der litoralen Ökophase im Sommer beeinflussten Standorten (Schema).

Klimas gehen aber diese Knospen sozusagen durch keine Zeit der Winterruhe. Unter günstigen Wärmebedingungen verlängern sie sich sogleich in verkürzte Sprossachsen submersen Typs, und dies schon in den Herbst- und Wintermonaten (Tab. XV. — Photo 1). Im Frühjahr, nach dem Auftauen des Substrates, wachsen sie weiter, während die vorjährige Achse zerfällt.

In die Gruppe 2, Untergruppe a gehören einige Uliginosophyten, die auf die vorübergehende, aber relativ langfristige Wirkung der Hydrophase und litoralen Ökophase im Sommer in einer auffälligen und spezifischen Art von vegetativer Reproduktion reagieren. Ich habe sie bei *Lysimachia vulgaris*, *Mentha aquatica*, *Lycopus europaeus* und *Naumburgia thyrsiflora* beobachtet. Ähnlich wie bei anderen Uferpflanzen tritt an überschwemmten Standorten ein morphologischer Umbau des Wurzelsystems ein. Die Hauptwurzel und die stärkeren Nebenwurzeln verkümmern und verkürzen sich zu verdickten Gebilden, die durch lange Seitenwurzeln beendet werden. Das Ganze macht den Eindruck eines extrem oberflächlichen, flachen Wurzelsystems. Auf dem überschwemmten unterirdischen und oberirdischen Teil der Achse entstehen lange, unverzweigte oder verästelte, schwimmende Ausläufer (vergl. BRAUN 1874, GLÜCK 1911, HEJNÝ 1960, VAN DONSELLAR et HUINK 1961 u. a.). Zahlreiche, im Unterlauf der Berounka (Mittelböhmien) und Bečva (östl. Mähren) vorgenommene Beobachtungen beweisen, dass die Ausläufer, dem Leben im Wassermilieu angepasst, als spezifische Modifikationen des gewöhnlichen Typs der unterirdischen Ausläufer entstehen, die bei den genannten Arten an den Standorten im Milieu des ständigen ökologischen Einflusses der terrestrischen Ökophase Bestandteile des Wurzelsystems sind. Bei *Lysimachia vulgaris* erreichen sie eine Länge bis zu 3 Metern. Das Aerenchym und zahl-

reiche Zwischenzellräume ermöglichen ihr „Flottieren“, so dass die terminalen Spitzen der Ausläufer mässig über den Wasserspiegel emporgehoben werden (Gasau austausch zwischen Pflanze und Atmosphäre). Die Blätter sind auf oft nur schuppenartige Gebilde reduziert, in deren Achseln Adventivwurzeln und Knospen entstehen. Nach dem Sinken des Wasserspiegels wurzeln sie ein und verlängern sich zu verkürzten Achsen submersen Typs, die in der Regel unter dem Schutze frisch abgelagerter Sedimente überwintern (Tab. XVI. — Photo 4).

Es scheint, dass diese spezifische Art von vegetativer Reproduktion existentiell beding ist, und zwar nicht nur durch den Einfluss einer langen und im ganzen ungewöhnlichen Einwirkung der litoralen Ökophase an dem gegebenen Standorte, sondern auch durch den höheren Sauerstoffgehalt im strömenden Flusswasser (*Mentha aquatica* — s. VAN DONSELLAR et HUINIK 1961 : 134—135, Abb. 5); sie ist aber auch von den Ufern stehender Gewässer bekannt.

Die abgerissenen und von der Wasserströmung transportierten Bruchstücke der Ausläufer mit Adventivknospen unterstützen die schnelle Verbreitung der Arten auf bedeutende Entfernung. — Die übrigen Formen der morphologischen Veränderlichkeiten der genannten Uliginosiphyten, durch die langfristige Einwirkung der Hydrophase bedingt, beschreibt ausführlich GLÜCK (1911 : 41—48, 110—113, 143—148). Ähnlich wie bei den Arten der Untergruppe 2 b haben diese Veränderungen nur einen zeitweiligen, zeitgemäß un stabilisierten Charakter.

In die Gruppe 2, Untergruppe b lassen sich zahlreiche Makrophyten ein-

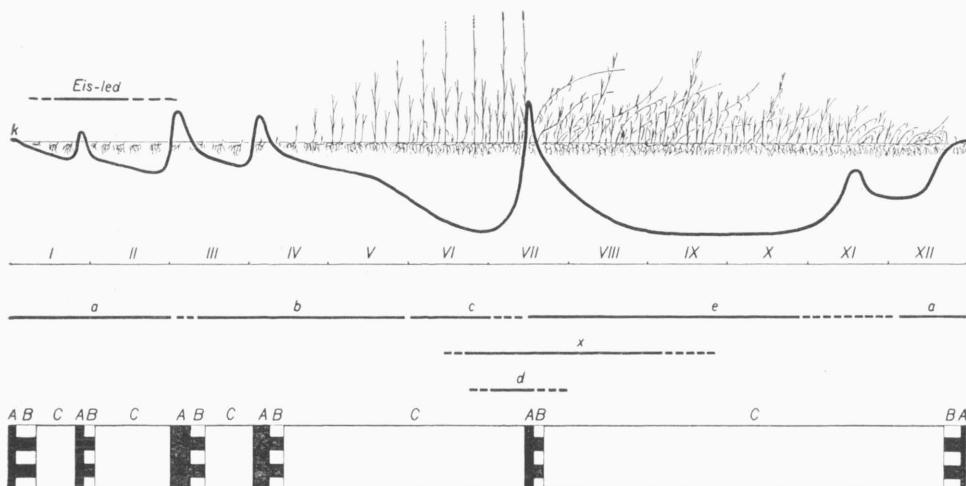


Abb. 7. — Schematische Veranschaulichung der Synchronisierung der Entwicklungsstadien der Rohr-Glanzgrassprosse mit der Kurve des gewöhnlichen Verlaufes der täglichen Wasserspiegelschwankung des mittleren Flusslaufes der Berounka (Mittelböhmien). — k: Kurve der vertikalen Schwankung des Flusswasserspiegels, a: Periode der Vegetationsruhe, b: Periode der Knospensprossung und des prägenerativen Wachstums der Frühlingssprosse (die Vegetative Vermehrung der Art erfolgt ausschliesslich durch Knospen und Ausläufer, die sich an unterirdischen Pflanzenorganen bilden), c: Blüteperiode und Reife der Früchte, d: Periode der Disemination, x: Periode der Entstehung von Knospen und Sprossen zweiter Ordnung auf den Frühlingstrieben erster Ordnung, e: Postgenerative Periode (die vegetative Vermehrung der Art erfolgt nicht nur durch Knospen und Ausläufer der unterirdischen Pflanzenorgane, sondern auch durch die Bewurzelung von Achsenprossen zweiter Ordnung, auf Frühlingstrieben entstehend, die auf der Oberfläche der Anschwemmung umgelegt wurden). — A: Hydrophase und litorale Ökophase, B: limose Ökophase, C: terrestrische Ökophase.

reihen, die zwar nicht auf den gesetzmässigen Wechsel der Ökophasen mit erblich stabilisierten und im Verlaufe des Jahres zeitgemäss ausgeprägten Veränderungen des morphologischen u. anatomischen Baues der vegetativen Organe (resp. mit einer ganz spezifischen Art von Reproduktion) reagieren, die aber zufolge ihrer gesamten Ökologie an die Lebensbedingungen der Flussufer angepasst sind. — Die Beschreibung der morphologischen u. anatomischen Veränderungen gibt bei der Mehrzahl der Uferpflanzen, die in diese Gruppe gehören, GLÜCK (1911) und deshalb werden wir uns mit ihnen nicht näher beschäftigen.

Als gutes Beispiel der Ökologie von Makrophyten der Untergruppe 2b kann die Synchronisierung der einzelnen Entwicklungsstadien von *Phalaris arundinacea* mit der zeitgemässen Verteilung der litoralen, limosen und terrestrischen Ökophase am Flussufer der Berounka gelten, wie sie in der Arbeit von KOPECKÝ (1961) angeführt wurde. Das Glanzgras „nützt“ den periodischen Einfluss der Hydrophase in Verbindung mit dem Erosions-Akkumulationsprozess zu einer vegetativen Vermehrung seiner Population und zur schnellen Beherrschung der Oberfläche der neu entstehenden Anschwemmungen zum Nachteil der Arten passiv aus, welche ähnliche biologische Eigenschaften entbehren (Abb. 7). Auf den Rhizomen und auf Teilen der unter der Bodenoberfläche liegenden Achsen (der sog. Grundachsen) bilden sich im Verlaufe der ganzen Vegetationsperiode zahlreiche Knospen aus, von denen sich die unteren zu diageotropen unterirdischen Ausläufern verlängern, die oberen zu normal beblätterten apogeotropen Sprösslingen auswachsen. Nach KIRCHNER, LOEW et SCHRÖTER (1909) entstehen so während des Jahres an einer Pflanze 3 bis 5 „Sprossgenerationen“.

Quantitativ gleich wichtig ist auch der andere Typ der vegetativen Vermehrung des Glanzgrases. Aus an den oberirdischen Teilen der Achse ange setzten Knospen entstehen zahlreiche sekundäre Sprösslinge, an deren Basis adventive Wurzeln herauswachsen. In der Zeit des Sommerhochwassers fungieren diese Sprösslinge in erhöhtem Masse als Diasporen. Die primären Achsen liegen der Oberfläche der Anschwemmung an. Die sekundären Sprösslinge im Milieu der limosen Ökophase wurzeln schnell in den frisch abgelagerten Sedimentschichten ein und werden selbständig (Tab. XVI. — Photo 5).

Die intensive vegetative Reproduktion mit Hilfe unterirdischer Ausläufer, Rhizomknospen und auf dem oberirdischen Teile der Achse entstehender Seitentriebe mit Adventivwurzeln ist auch bei manchen Arten verbreitet, die für stehende Gewässer typisch sind, so vor allem bei *Glyceria aquatica* und *Phragmites communis*. Die Synchronisierung der Stadien des Vegetationszyklus (s. KOPECKÝ 1961 : 22) mit dem Ökophasenwechsel an den Ufern der Mittelläufe der europäischen Flüsse ist aber bei den Arten der Teichschilf bestände nicht vollkommen. Das generative Stadium ist in der Regel in die zweite Hälfte der Vegetationszeit verschoben. Die unregelmässig eintretenden Sommerhochwässer wirken in diesem Falle störend, zum Unterschiede vom Glanzgras, wo sie im Gegenteil die schnelle Verbreitung der reifen Früchte und ihre Keimung im nachfolgenden Milieu der limosen Ökophase unterstützen.

Die beschriebenen Typen der vegetativen Vermehrung des Glanzgrases, des Schilfrohrs und Schwadens haben eine wichtige praktische Bedeutung bei der biologischen Befestigung der Ufer. In der BRD machte man gute Erfahrungen mit dem Schilfbau an Kanalufern. Die Art und Weise des Anbaues nützt in maximalem Masse die vegetative Reproduktion des Schilfrohrs aus und ist sehr billig und schnell; methodisch wurde sie von BITTMANN (1953, 1961) bearbeitet. In Hin sicht darauf, dass das Schilfrohr ebenso wie der Schwaden gegen die mechanischen Einwirkungen

des strömenden Wassers verhältnismässig empfindlich ist, ist es für die biologische Befestigung von Flussufern in den Abschnitten mit intensiver Strömung und Schwankung des Wasserspiegels nicht geeignet. Hier ist die Verwendung von Glanzgraz vorteilhafter, weil dieses den oben erwähnten Einflüssen angepasst ist. Vorläufige Versuche zeigen, dass sich bei der Glanzgras-pflanzung in vielem die Methodik der Schilfrohrpflanzung nach BITTMANN anwenden lässt. Die günstige Zeit der Glanzgrashalmwerbung und die Art und Weise der Pflanzung müssen durch konkrete Versuche noch genauer festgelegt werden.

Ähnliche ökologische Eigenschaften wie das Glanzgras hat *Poa palustris*. Die zeitgemässe Abhängigkeit von der

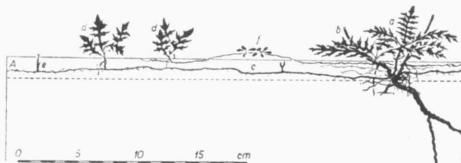


Abb. 8. — Vegetative Fortpflanzung von *Rorippa silvestris* im Frühjahr. An den horizontalen Wurzeln (c), die eine frisch abgelagerte Sedimentschicht durchwachsen, entstehen zahlreiche Triebe (e), welche über die Oberfläche des Substrates ausschlagen, wo sie sich zu Frühlings-Blattrosetten entwickeln d). Aus den an von der Erosion blossgelegten Wurzeln angesetzten Knospen entstehen zarte Blattrosetten (f). An den Basisteilen vorjähriger, mit einer Sedimentschicht bedeckten Achsen („Grundachsen“) entstehen neue Blattrosetten mit eigenem Wurzelsystem. — b: Rest der vorjährigen Achsen. — A: Im Herbst und Winter abgelagerte Sedimentschicht. — Unterlauf der Berounka bei Srbsko in Mittelböhmien, Ende April 1961.

üblichen Erhöhung der Sommerabflüsse und dem generativen Stadium ist aber loser. Zum Unterschiede vom Glanzgras gehen sofort in das generative Stadium auch die einwurzelnden sekundären Achsen über, welche aus Adventivknospen auf den primären Achsen entstehen, und zwar noch während der gegebenen Vegetationsperiode. Die Adventivknospen, die an den Achsen entstehen, wenn sich die Vegetationszeit zu Ende neigt, überwintern unter dem Schutze der während der winterlichen und frühjährlichen erhöhten Abflüsse abgelagerten Sedimentschichten. Im folgenden Jahre entwickeln sie sich zu selbständigen Pflanzen, während die vorjährigen Achsen dem Zerfall unterliegen (ebenso wie bei *Phalaris arundinacea*, *Rorippa amphibia*, *R. barbareoides* u. a.).

Die vegetative Vermehrung der Uferpflanzen mit Hilfe der einwurzelnden sekundären Sprösslinge, die auf dem oberirdischen Teile der Achse entstehen, ist an Flussufern sehr häufig. Sie ist für eine intensive Verbreitung der Pflanzen vorteilhaft, namentlich in der Zeit der erhöhten Sommer- und Herbstabflüsse. Ausser den genannten Arten ist sie für *Rumex aquaticus*, *Rumex obtusifolius* und *R. crispus*, *Rorippa silvestris*, *Urtica dioica*, verschiedene Weidenarten u. a. charakteristisch.

Häufig ist die vegetative Vermehrung mittels verschiedener, auf den Wurzeln angesetzter Wurzelknospentypen (vgl. z. B. WEHSARG 1954 — *Rumex crispus*, *R. obtusifolius* und *R. conglomeratus*, *Potentilla anserina*, *Sympyrum officinale* u. a.). Ein gutes Beispiel dafür ist *Rorippa silvestris*. Die Frühlings-, resp. Sommer- und Winter-Sedimentation unterstützt am gegebenen Standorte die Vermehrung der Art nicht nur durch Bewurzelung der sekundären Achsen, sondern auch durch Intensivierung der Bildung sgn. horizontaler Bei- und Seitenwurzeln, die das Substrat in der Regel zwischen zwei Sedimentschichten im grossen und ganzen in horizontaler Richtung durchwachsen. Aus den Wurzelknospen wachsen neue Pflanzen hervor. Die entstehenden Schösslinge sind fähig, in relativ kurzer Zeit auch eine bedeutend starke Schicht frisch abgelagerter Sedimente zu durchwachsen (Abb. 8). Sie gründen sich eigene Wurzelsysteme. Das primäre, in einer grösseren Tiefe liegende Wurzelsystem geht später ein.

Die durch eine allmähliche Sedimentation hervorgerufene Kolmation des Standortes ist die Ursache des „stockweisen Herauswachsens“ der Mehrzahl der ausdauernden Uferpflanzen. Die in grösseren Tiefen liegenden Wurzelsysteme sterben nach und nach ab und werden durch neue, in frisch abgesetzten Sedimentschichten angelegte, ersetzt (vergl. KOPECKÝ 1961: Abb. 16). Das „stockweise Herauswachsen“ der Wurzelsysteme ist in den überwiegend aus feinkörnigen Sedimenten gebildeten Substraten besonders auffällig, was wahrscheinlich mit der niedrigen Luftkapazität zusammenhangt. Charakteristisch pflegt z. B. die vertikale Verschiebung der Wurzelsysteme der Weiden auf den durch eine erhöhte Sedimentation feinkörnigen Materials beeinflussten Standorten zu sein (schon SIEGRIST 1913).

Bei vielen Arten, wie *Ranunculus repens*, *Potentilla anserina*, *P. reptans*, dem Auenökotyp von *Glechoma hederacea* (vgl. MARKOV 1962 : 280, BOWERS 1961 u. a.), deren ursprünglicher Standort unzweifelhaft das Flussufer war, ist die vegetative Vermehrung mit Hilfe von oberirdischen Achsenausläufern (nach WEHSARG 1954 sgn. Scheinachsen) typisch. Auf jedem entsteht eine grössere Anzahl von Pflanzen, die nach und nach selbständig werden.

Einige Ufermakrophyten sind den periodischen Einwirkungen der starken Wasserströmung habituell angepasst. Zu ihnen gehören einige Gras-Arten, welche auf den kahlen, periodisch blossgelegten Anschwemmung und Uferändern sterile, wurzelnde Kriechsprosse ausbilden (*Agrostis stolonifera-pro-repens*, *Alopecurus geniculatus*, der Ufer-Ökotyp von *Poa trivialis*. Auf kahlen, rezenten Kiesanschwemmungen bildet Kriechsprosse auch *Poa palustris*; dieser Typ des Sumpfrispengrasses verlangt aber noch ein weiteres Studium). Die Kriechsprosse erreichen eine Länge bis zu zwei Metern. Sie können unverzweigt oder verästelt sein, fassen Wurzel, bilden häufig Seitentriebe und sind immergrün. Sie wachsen fest an das Substrat an und die ganze Population wächst zu einem polsterartigen Gebilde an der Oberfläche der Anschwemmung aus. Das dichte Wurzelsystem breitet sich nicht tief unter der Oberfläche aus. Die Population widersteht der Erosion auch dann, wenn die Fliessgeschwindigkeit an der Oberfläche des gestauten Wasserspiegels 100 bis 150 cm/sec. übersteigt (der Fluss Bečva — östliches Mähren). Das ovale kompakte Gebilde der verzweigten Population rauht die Oberfläche der Anschwemmung nur geringfügig auf (viel weniger als dies bei den kahlen geröll-sandigen Anschwemmungen der Fall ist) und bremst praktisch nicht die Fliessgeschwindigkeit der Strömung. Infolgedessen pflegt die Sedimentation der Schwebstoffe auf der mit diesen Arten bewachsenen Anschwemmungen relativ niedrig zu sein.

Der beschriebene Habitus der Populationen der oben genannten Arten ist nicht nur eine bestimmte Anpassung der Pflanzen an die Wirkungen der Wasserströmung, sondern auch an den Extremismus des an ihrem gewöhnlichen Standorte herrschenden Lebensmilieus (vergl. mit der Morphologie und dem Charakter des Milieus einiger Psamophyten); es wirken vor allem die extremen Feuchtigkeits-, Wärme- und Lichtverhältnisse zusammen (KOPECKÝ 1961 : 57, Abb. 19).

Auf eine interessante Art verläuft die vegetative Reproduktion von *Convolvulus sepium*. Die Art ist ökologisch an luftige, tonig-sandige und sandige Substrate höherer Partien der Flussufer gebunden. In der zweiten Hälfte der Vegetationsperiode durchwachsen einige Achsen die Bodenoberfläche (Ein Beispiel von positivem Geotropismus der Achsen!). Hier verdicken sie sich sekundär und verändern sich zu wurzelstockartigen Gebilden, die sich intensiv verlängern und in horizontaler und vertikaler Richtung verzweigen. Sie reichen in eine bedeutende Tiefe (oft bis 80 und mehr cm) hinab. Das Wachstum schreitet bis in den Spätherbst fort, während die oberirdischen Teile der Pflanzen absterben. In Schuppenachsen entstehen Adventivknospen. (Vgl. Tab. XVI. — Photo 6.) Im Frühjahr legen sie bei gleichzeitigem Wuchs neuer oberirdischer Achsen und weiterer Verästelung der Wurzelstücke eigene

Wurzelsysteme an. In der Zeit des Frühjahrshochwassers pflegt ein Teil der Wurzelstücke durch die Erosion blossgelegt zu werden. Die Wurzelstücke brechen ab, die Wasserströmung trägt sie fort und lagert sie als Diasporen ab.

Allgemein gilt, dass die vegetative Vermehrung für die Verbreitung der mehrjährigen Uferpflanzen eine grössere Bedeutung hat als die generative Reproduktion. Diese Tatsache ist kein Zufall, sie ist das Ergebnis spezifischer Lebensbedingungen, beeinflusst durch den Erosions-Akkumulationsprozess. Das Substrat der oberflächlichen Schichten der Flussanschwemmungen ist unter dem periodischen Einfluss des strömenden Wassers in ununterbrochener Bewegung. Die intensive vegetative Vermehrung der Populationen der mehrjährigen Uferpflanzen erhöht einerseits ihre Stabilität (Wirkung der dichten Bestände gegen die Erosion), andererseits unterstützt sie unter bestimmten Bedingungen die Sedimentation der Schwebstoffe zufolge der Abbremsung der Wasserströmung oder die Erosion durch ihre Beschleunigung (vergl. ZONNEVELD 1958, 1960, KOPECKÝ 1961). Der Einfluss der Ufervegetation auf den geomorphologischen Umbau des Flussbettes ist also vom Verlandungsprozesse der stehenden Gewässer qualitativ ganz verschieden. Er verwirklicht sich durch direkte Beeinflussung der Fliessgeschwindigkeit und Veränderung der Lage des Stromstriches im Wasserlaufe. Die Typisierung der geomorphologischen Umformungen des Flussbettes durch den Einfluss der Ufervegetation bildet eine spezifische Problematik und soll in einer anderen Arbeit gelöst werden. Ihre Bedeutung für die wasserwirtschaftliche Praxis ist unbestreitbar.

Die ökologischen Eigenschaften der beweglichen Substrate besiedelnden Pflanzen sind sich in bedeutendem Masse ähnlich. Es ist zB. nicht beschwerlich bestimmte Gesamttypen der vegetativen Pflanzenvermehrung an den Gewässerufern mit Typen der vegetativen Reproduktion der Flugsand besiedelnden Arten zu vergleichen, wo das Substrat durch den Wind verlagert wird, resp. mit Typen vegetativer Vermehrung auf Torfgründen, deren Oberfläche in vertikaler Richtung „anwächst“. Die ökologischen Eigenheiten der Standorte auf verschiedenen beweglichen Substraten sind manchmal die Ursache der spezifischen Art der Reproduktion ein- und derselben Pflanzenart (z. B. verschiedener Wuchs, verschiedene morphologische und reproduktive Eigenschaften des Schilfrohres an Teichufern und an Dünensand im nördlichen Deutschland — vergl. WEBER 1950, MÜLLER-STOLL 1952, KLIMENTOV 1963 u. a.). — Die mannigfältigen, vom wirtschaftlichen Standpunkte wichtigen Typen der vegetativen Vermehrung mehrjähriger Feldunkräuter ermöglichen ihre Existenz und intensive Verbreitung an Standorten, welche durch horizontale und vertikale Verlagerung des Bodensubstrates beeinflusst werden. Eine erschöpfende Übersicht der Typen der vegetativen Reproduktion von Ackerunkräuter gibt zB. WEHSARG (1954). Zu den hartnäckigsten Unkräutern gehören viele Arten, deren ursprünglicher Standort das Flussufer oder andere durch starke Wasser- oder Winderosion zerrüttete Flächen waren.

Neben vielen Gesamtmerkmalen haben die ökologischen Eigenschaften der beweglichen Substrate besiedelnden Pflanzen ihre spezifischen Eigenheiten, welche vor allem durch die verschiene Art der einwirkenden Substratbewegung und der Ursache derselben bedingt sind.

### Z u s a m m e n f a s s u n g

Die starke Wasserstandsschwankung, die periodischen Wirkungen der Wasserströmung und des Erosions-Akkumulationsprozesses schaffen an den Flussufern ein spezifisches Milieu. Die Makrophyten der Flussufer sind diesem Milieu angepasst, sei es 1. durch erblich stabilisierte und in bestimmter Jahreszeit sich wiederholende morphologische und anatomische Veränderungen des Körperbaues und intensive vegetative Reproduktion oder 2. durch gelegentliche morphologische und anatomische Veränderungen und solcher der Reproduktionsart, sowie durch intensive vegetative Vermehrung.

Das Studium der ökologischen Eigenschaften von Uferpflanzen hat seine praktische Bedeutung schon im Hinblick darauf, dass viele von ihnen sich sekundär dem Lebensmilieu der Ackerphytozönosen anpassen und heute zu den gefürchteten Unkräutern gehören. Es lässt sich auch nicht die Tatsache übergehen, dass die Uferpflanzen und ihre Bestände in der wasserwirtschaftlichen Praxis wichtig sind. Die Wasser- und Ufervegetation beeinflusst die Erosions-Akkumula-

tionsprozesse durch Bremsung oder im Gegenteil Beschleunigung der Wasserströmung, durch die Korrektion der Stromstrichlage im Wasserlaufe und durch die Veränderung der Lichtweite des Durchflussprofiles.

## S o u h r n

Silně kolísání vodních stavů, periodické účinky vodního proudu a erozně-akumulačních procesů vytvářejí na říčním pobřeží specifické životní prostředí. Viceleté druhy pobřežních rostlin lze podle jejich reakce a přizpůsobení k tomuto životnímu prostředí rozdělit do několika skupin:

1. Makrofyta, která reagují na zákonitě se opakující střídání ekofází periodickými morfologicko-anatomickými změnami svého těla, které jsou v průběhu roku časově synchronizovány s obvyklou dobou zaplavení a vyschnutí stanoviště. Tyto změny se každoročně opakují vždy ve stejném časovém období, význačném určitou kvalitou životního prostředí. Jejich důležitým znakem je to, že se během dlouhodobého vývoje druhu, pod vlivem zákonitého střídání hydrofáze, litorální ekofáze a terestrální ekofáze na pobřeží řek, dědičně ustálily. Projevují se i tehdy, když se v obvyklém časovém intervalu životní prostředí výjimečně nezměnilo, např. při náhodné absenci jarní povodně. — Dobrým příkladem je *Rorippa amphibia* a *R. barbareoides*.

2. Makrofyta, která v průběhu ontogenese většinou reagují na střídání ekofází určitými morfologickými a anatomickými změnami, jež však nemají charakter periodicky se opakujících ustálených změn, časově vázaných na určité roční období, a jež se projevují jen pod bezprostředním, rel. dlouhodobým vlivem specif. životního prostředí hydrofáze a litorální ekofáze. Lze je rozdělovat do dvou podskupin:

a) Makrofyta reagující na přechodný, ale poměrně dlouhodobý ekologický vliv litorální ekofáze zvláštním typem vegetativní reprodukce, který se v podmínkách nepřetržitého působení terestrální ekofáze neprojeví (*Lysimachia vulgaris*, *Lycopus europaeus*, *Mentha aquatica*, *Naumburgia thrysiflora*).

b) Makrofyta, která jsou svou celkovou biologií a intensivním vegetativním rozmnožováním přizpůsobena podmínek říčního pobřeží. Způsob reprodukce se pod střídavým vlivem ekofází kvalitativně nemění (*Phalaris arundinacea*, *Poa palustris*, *Convolvulus sepium* a mnoho dalších).

Studium biologických vlastností pobřežních rostlin má svůj praktický význam vzhledem k tomu, že mnohé z nich se sekundárně přizpůsobily životnímu prostředí polních fytoценos a patří mezi obávané plevele. Nelze opomenout ani skutečnost, že pobřežní rostliny a jejich porosty jsou důležité ve vodohospodářské praxi, ať již v pozitivním či negativním směru.

## L i t e r a t u r

- BARBER D. A. (1961): Gas exchange between *Equisetum limosum* and its environment. — Journal Exptl. Bot. 12 : 243—251.  
BAUMANN E. (1911): Die Vegetation des Untersees (Bodensee). — Arch. Hydrobiol., suppl. 1 (1911) : 1—554.  
BITTMANN E. (1953): Das Schilf (*Phragmites communis* Trin.) und seine Verwendung im Wasserbau. — Angew. Pflanzenoz., Stolzenau/Wesser, 7 : 1—45.  
BITTMANN E. (1961): Uferschutz durch Ried und Rohr. I. Schilfbau durch Halmstecklinge. — Mskr.-Tabelle.  
BOWERS B. G. (1961): Inequality in the developement of the axillary members in *Glechoma hederacea* L. — Ann. Bot. 25 : 391—406.  
ERIKSON J. (1908): Studier öfver submersa växter. — Svensk bot. Tidsk. 2/2.  
FURSAJEV A. D. et CHVALINA N. Ja. (1941): Materiali po ekologii flory pojmenované. — Učen. Zap. saratov. gosud. Univ. 15, no. 7.  
GESSNER F. (1955): Hydrobotanik I. — Berlin.  
GLÜCK H. (1911): Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Die Uferflora. — Jena.  
HEJNÝ S. (1957): Ein Beitrag zur ökologischen Gliederung der Makrophyten der tschechoslowakischen Niederungsgewässer. — Preslia 29 : 349—368.  
HEJNÝ S. (1960): Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in den slowakischen Tiefebenen (Donau- und Theissgebiet). — Bratislava.  
HEJNÝ S. (1962): Über die Bedeutung der Schwankungen des Wasserspiegels für die Charak-

- teristik der Makrophytengesellschaften in den mitteleuropäischen Gewässern. — Preslia 34 : 359—367.
- JENÍK J. (1955): Sukcese rostlin na náplavech řeky Belé v Tatrách. — Acta Univ. Carol., ser. Biol., 4 : 1—58.
- KELLER R. (1897): Über die Anpassungsfähigkeit phanerogamischer Landpflanzen an das Leben im Wasser. — Biol. Ctb. 17 : 99—113.
- KELLER R. (1962): Gewässer und Wasserhaushalt des Festlandes. — Leipzig.
- KIRCHNER O., LOEW E. et SCHRÖTER C. (1909): Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mittel-europas. Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz, Bd. 1, Abt. 2. — Stuttgart, p. 132—140.
- KLIMENTOV L. V. (1963): O rozrastanii trostika pri pomošči polzuščich побегов. — Bot. Žur. 48 : 450—452.
- KOPECKÝ K. (1961): Fytoekologický a fytocenologický rozbor porostů Phalaris arundinacea L. na náplavech Berounky. (Phytoökologische und phytocoenologische Analyse der Phalaris arundinacea L. — Bestände auf Flussalluvionen der Berounka. — Ein Beitrag zur Erforschung des Einflusses der Ufervegetation auf die Ablagerungstätigkeit der Wasserläufe). — Rozpr. čs. Akad. Věd, ser. math.-natur., 71 (6) : 1—105.
- MARKOV M. V. (1962): Obščaja geobotanika. — Moskva.
- MJALO E. G. (1960): K ekologii pribrežno-vodnych rastěníj. — Bjul. moskov. Obšč. Ispyt. Prir., ser. biol., 65 : 92—98.
- MÜLLER-STOLL W. R. (1952): Über die Entstehung von kriechenden Schilfsprossen auf Dünen-sand. — Biol. Cbl. 71 : 618—626.
- NEUHÄUSL R. (1957): Ekologie zazemňovacích společenstev v rámci vegetačních poměrů jiho-východní části Třeboňské pánve. — Mskr. (Kandid. disert. Pr., depon. in Bild. d. Bot. Anst. KU in-Prag.)
- NOVÁČEK F. (1937): Pobřežní a vodní vegetace některých rybníků u Třebíče a Studence. — Pr. morav. přírodov. Spol. 10 (9) : 1—70.
- POPOV I. V. (1960): Ruslovoj process kak vnějšnjejce projavlenie tvrdogo stoka. — Tr. 3. Vses. hidrolog. Sjezda 5. Leningrad.
- ROLL H. (1938): Die Pflanzengesellschaften ostholsteinischer Fließgewässer. — Arch. Hydro-biol. 34 : 159—305.
- SEIDEL K. (1959): Scirpus-Kulturen. — Arch. Hydrobiol. 56 : 58—92.
- SIEGRIST R. (1913): Die Auenwälder der Aare mit besonderer Berücksichtigung ihres genetischen Zusammenhangs mit anderen flussbegleitenden Pflanzengesellschaften. — Mit. aargauischen naturforsch. Ges., Aurau, 13 (7) : 1—182.
- ŠENNICKOV A. P. (1953): Ekologie rostlin. — Praha.
- VAN DONSELAAR J. (1961): On the vegetation of former river in the Netherlands. — Wentia 5 : 1—85.
- VAN DONSELAAR W. A. E. et HUINK T. B. (1961): An ecological study of the vegetation in three former river beds. — Wentia 5 : 112—162.
- VELIKANOV M. A. (1958): Ruslovoj process. — Moskva.
- WEBER H. (1950): Gramineestudien III. Neue Beobachtungen über die Kriechsprossen von Phragmites communis Trinius. — Biol. Cbl. 69 : 323—334.
- WEHSARG O. (1954): Ackerunkräuter. — Berlin.
- ZBOŘIL J. (1921): Vegetativní množení druhů Rorippa amphibia a Sagittaria sagittifolia. — Věstn. král. čes. Spol. Nauk, Cl. math.-natur., Praha, Jhg. 1919—1920/4 : 1—11.
- ZONNEVELD I. S. (1958): Bodenbildung und Vegetation in alluvialen Gebiet. — Angew. Pflanzen-soz., Stolzenau/Wesser, 15 : 102—117.
- ZONNEVELD I. S. (1960): De Brabantse Biesbosch. Een studie van boden en vegetatie van een zoetwatergetijdendelta. — Wageningen.

#### Erklärungen zu den Tafeln:

Tab. XV: Photo 1. *Rorippa amphibia*: Aus den an den Sommerachsen angesetzten Knospen entstehen unter günstigen Wärmebedingungen verkürzte Achsen mit submersen Blättern schon im Herbst und Winter desselben Jahres. (Unterlauf der Berounka bei Srbško — Mittelböhmien. Ende November 1961).

Photo 2. *Rorippa amphibia*: Submerse Frühlingsachsen entstehen aus den auf vorjährigen Achsen angesetzten Knospen. Während die unteren und mittleren Blätter rein submersen Typs sind, haben die terminalen, später angesetzten Blätter, den Charakter eines submers-terrestri-schen Übergangstyps. (Unterlauf der Berounka bei Beroun — Mittelböhmien. Zweite Hälfte April 1962.)

Photo 3. Eine Gruppe submerser Achsen von *Rorippa amphibia* im Milieu der litoralen Ökophase. (Unterlauf der Berounka bei Beroun — Mittelböhmen. Zweite Hälfte April 1962.)

Tab. XVI: Photo 4. *Lysimachia vulgaris*: Die aus den Knospen an den Ausläufern entstehenden verkürzten Achsen des submersen Typs wurzeln ein und überwintern unter dem Schutze einer frisch abgelagerten Sedimentschicht. (Unterlauf der Berounka bei Srbsko — Mittelböhmen. Ende November 1961.)

Photo 5. Primäre Achsen von *Phalaris arundinacea* legen sich auf die schlammige Oberfläche des blossgelegten Ufersaumes. Die sekundären, auf den primären Achsen angesetzten Ausläufer wurzeln ein und werden selbstständig. (Berounka bei Srbsko — Mittelböhmen. Ende Juni 1962.)

Photo 6. Die oberirdischen Achsen von *Convolvulus sepium* durchwachsen die Oberfläche des Substrates, verdicken sich sekundär, verzweigen sich und überwintern der Funktion nach als Wurzelstöcke, während der oberirdische Teil der Pflanzen abstirbt. (Unterlauf der Orlice bei Týniště — Nordostböhmen.)

Alle Abbildungen und Photographien stammen vom Verfasser.

## Kritika a bibliografie

W. Szafer:

### Ogólna geografia roślin

p. 1—435, obr. 193. — Warszawa 1964.

Tato poslední kniha významného polského botanika navazuje na předcházející jeho dílo „Zarys ogólnej geografii roślin“, jehož 2. vydání z r. 1952 jsme v našem časopise recensovali (Preslia 1954, 26 : 110). Autor se přidržel celkem beze změny rozvržení látky, jakož i její proporcionality. Uvnitř jednotlivých odstavců došlo však k mnoha změnám, sledujícím hlavně zpřesnění a doplnění dřívějšího textu. Přidána je nově velmi stručná kapitola o dějinách geografie rostlin (p. 13—14), dále výklad o absolutním chronologii metodou isotopů C<sup>14</sup> a O<sup>18</sup> (p. 274 až 276) a stručný nástin hlavních momentů vývoje vegetačních pásem Neofytika (p. 292—302), zvláště pak období terciéru. Výrazně byla nová kniha obohacena o část ilustrační, která z části byla přepracována a doplněna o řadu nových fotografií, ale hlavně vhodných mapových nákresů. Obohacený je i obsáhlý souhrn hlavní literatury (z našich poválečných autorů je připomenut pouze S. HEJNÝ, 1960).

Jinak informace, uveřejněné o „Zarysu“ v citované recensi platí v plné míře i pro toto renovované vydání. Čtenář tam najde i doporučení k vydání překladu, neboť jak je tam psáno „...není naděje, že by podobné dílo bylo u nás napsáno“. Dlužno informovat, že tehdy byl důvod k vydání překladu, byla i kvalifikovaná překladatelka, ale nebylo pochopení. Našlo by se dnes? Je zajímavé, že „Zarys“ byl přeložen do ruštiny a vyšel tak v SSSR (1956) a jak se nověji dovidídme, vyšel i přeložen do čínštiny.

R. Hendrych