

Vegetationskundliche und populationsbiologische Untersuchungen im Hohendeicher See in Hamburg

– Margrit Vöge –

Zusammenfassung

Die Zusammensetzung des Arteninventars, die Vergesellschaftung der Arten im See und die erheblichen Veränderungen im Lauf von mehr als fünfzehn Jahren werden beschrieben. Durch Erkundungen phänologischer Stadien, der Lebensgeschichte der Arten und der verschiedenen Wachstumsphasen einzelner Makrophyten im Jahresverlauf wurde versucht, Zusammenhänge zwischen der Entwicklung von Plankton, Epiphyton und Epipelon, der Detritusbildung, der Herbivorie und den beobachteten Veränderungen bei der Makrophytenvegetation zu finden.

Abstract: Studies of macrophyte vegetation and population biology in the lake Hohendeicher See in Hamburg

The species inventory and the sociability of the species in the lake are described, as well as their considerable changes over more than 15 years. Through understanding of phenological stages, the life history of the species and the phases of macrophyte growing during the year, relationships were sought between herbivory, the development of plankton, epipelon and epiphyton plus detritus and the observed changes of macrophyte vegetation.

Keywords: aquatic vegetation, competition, life history, phenology, population biology, vegetation dynamics.

1. Einleitung

Die Vegetation nährstoffreicher Seen, insbesondere solcher anthropogener Entstehung, gilt allgemein als weniger bearbeitungswürdig als die natürlich entstandener nährstoffarmer Gewässer. Häufige Störung am Standort, Kennzeichen solcher Gewässer, ist meist mit einem höheren Anteil zufallsbedingter Phänomene am Aufbau der Vegetation verbunden, die das Erkennen von Regelmäßigkeiten erschweren kann (GARNIEL 1993).

Über knapp zwei Jahrzehnte hinweg wurde der in den sechziger Jahren durch Baggerarbeiten entstandene Hohendeicher See betachtet. Die Beobachtungen an der Wasserpflanzenvegetation ergaben deutliche Veränderungen, auch in der Artenzusammensetzung. Um mögliche Ursachen zu erkennen, wurden auch phänologische Beobachtungen und Untersuchungen zu den Wachstumsphasen einiger Arten durchgeführt. Die Makrophyten stehen im See mit weiteren Phototrophen, dem Phytoplankton, Epiphyton und Epipelon, in Konkurrenz um Raum, Licht, Kohlenstoff und Nährstoffe. Die Tauchbeobachtungen hatten daher auch zum Ziel, mögliche Wechselwirkungen zwischen dem Makrophytenwachstum und den übrigen Phototrophen, auch unter Berücksichtigung von Herbivorie und Detritusbildung, zu erfassen.

2. Material und Methoden

Der Hohendeicher See liegt in den Vier- und Marschlanden im Südosten von Hamburg. Er entstand nach der Flutkatastrophe im Februar 1962 durch Kies- und Kleiabbau im Zuge des Deichneubaus. Der See ist dem alten Deich vorgelagert und durch den neuen Hochwas-

erschutzeich von der Elbe getrennt. Der Hohendeicher See ist seit 1977 mit seinem Einzugsgebiet von 1,5 km² als Landschaftsschutzgebiet ausgewiesen. Seine Form ist langgestreckt in nordwest-südöstlicher Ausrichtung. Das Seeufer ist großenteils durch Bongossiwände und Faschinen befestigt; der Schilfbewuchs ist spärlich. Die Grundwasserverhältnisse werden vom Wasserstand der Elbe beeinflusst, sodaß deren Hoch- und Niedrigwasserstände sich auf den Wasserstand des Sees auswirken. Bei extremem Niedrigwasser der Elbe kann das Grundwasser durch den See der Elbe zufließen. Die Größe des Hohendeicher Sees beträgt 620 000 m², die größte Tiefe 19 m und die mittlere Tiefe 10 m. Das Gewässer ist von hohem Freizeitwert: Camper, Badende, Surfer, Taucher und Angler nutzen es. Abwasserleitungen in den See erfolgen zwar nicht mehr, dennoch sind diffuse Quellen nicht auszuschließen. Bemerkenswert ist die windexponierte Lage des Sees (HAGGE et al.1987).

Zur Charakterisierung der Gewässerbeschaffenheit wurden folgende Parameter regelmäßig bestimmt: die Leitfähigkeit (als Maß für die Gesamtheit aller im Wasser gelösten Ionen; sie weist bei geringem Chloridgehalt eine hohe Korrelation zum Kalziumgehalt auf), ferner der pH-Wert, beide elektrometrisch. Die Alkalität, als Maß für den Hydrogencarbonatgehalt, und die Gesamthärte wurden titrimetrisch ermittelt. Elektrometrische Temperaturmessungen wurden im Jahresverlauf in verschiedenen Wassertiefen und im Sediment durchgeführt. Die Messung der Sichttiefe (sie wird sowohl von der Planktondicke als auch vom Gehalt an Humusstoffen bestimmt) erfolgte nach SECCHI, modifiziert: eine quadratische weiße Scheibe mit 20 cm Seitenlänge wurde an einer Meßleine abgesenkt; aus der Schwimmlage wurde mittels der Tauchmaske diejenige Tiefe abgelesen, bei der die vier Ecken gerade noch erkennbar waren. In den Jahren 1993 und 1994 wurde mehrmals der Gehalt an Phosphat, Nitrat und Ammonium in verschiedenen Wassertiefen und im Interstitialwasser ermittelt, ferner der Chloridgehalt und der Sauerstoffgehalt, alle photometrisch nach Feldmethoden von Merck bzw. Riedel de Haen.

Alle Untersuchungen wurden unter Benutzung der Preßlufttauchausrüstung durchgeführt; dabei wurde in der Regel vom Nordufer aus gearbeitet. Die deutlichen Wasserstandsschwankungen wurden erfaßt, indem an einem aus dem Sediment herausragenden Baumstumpf eine Meßleine befestigt wurde; an der Wasseroberfläche konnte dann die Höhe der Wasserschicht abgelesen werden. Mehrmals im Jahr wurden auch Planktonproben aus 1–2 m Tiefe genommen. Zu verschiedenen Jahreszeiten und im Abstand einiger Jahre wurden in unterschiedlichen Wassertiefen pflanzensoziologische Aufnahmen nach der Methode von BRAUN-BLANQUET (1951) gewonnen. Dabei wurden, entsprechend der geringen Sichtweite in nährstoffreichen Seen, ausgewählte Bezugspunkte markiert und als Mittelpunkte von kreisförmigen Untersuchungsflächen verwendet; dabei bestimmte die Sichtweite den Kreisdurchmesser. Daneben wurden Aufnahmen entlang einem Transekt erstellt (VÖGE 1982, 1987b). Im Rahmen phänologischer Untersuchungen wurden die Lebensgeschichten der im See siedelnden Arten erkundet. Ferner wurden die Wachstumsphasen einzelner Makrophyten im Zusammenhang mit der Entwicklung weiterer Phototropher und der Bildung von Detritus verfolgt.

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1. Zur Gewässerbeschaffenheit

Im Folgenden sind für einige wichtige Faktoren die Minimum- und Maximumwerte des Untersuchungszeitraumes 1978 bis 1995 zusammengestellt:

Leitfähigkeit ($\mu\text{S cm}^{-1}$):	743/839
Chlorid (ppm):	130/135
Gesamthärte (ppm CaO):	120/127
pH:	8,0/8,9
Alkalität (mVal l ⁻¹):	2,4/2,7

Die relativ hohen Werte für den Chloridgehalt und damit auch für die Leitfähigkeit sind geologisch bedingt.

Der Wasserstand ist deutlichen Schwankungen unterworfen: meist ist er Mitte April am höchsten und im September/Okttober am niedrigsten. Die Differenz war 1994 mit 85 cm

Abb. 1: Sichttiefe im Jahresverlauf.

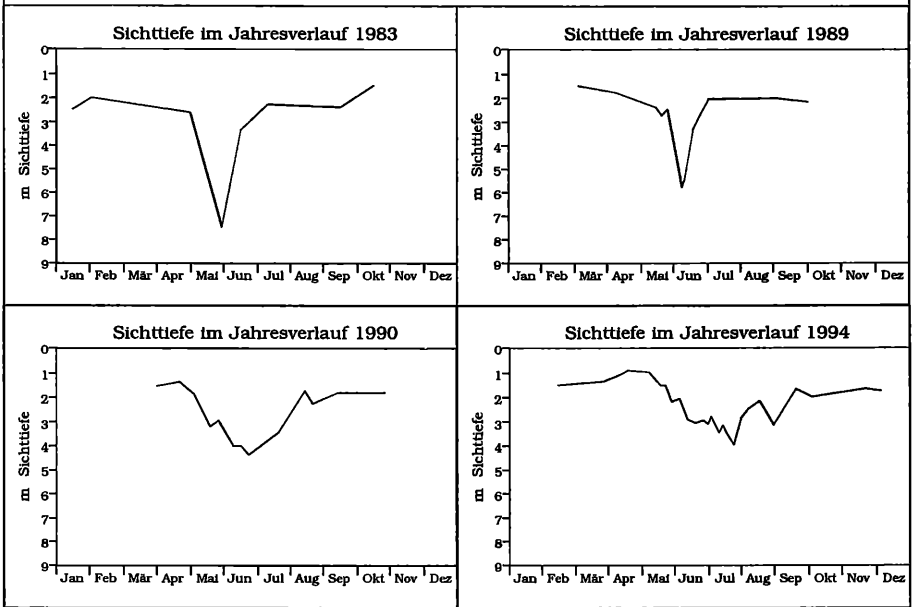


Abb. 1. Sichttiefe im Jahresverlauf.

besonders groß. Die Monatsmittel der Wassertemperatur in Oberflächennähe aus dem Zeitraum 1988 bis 1993 sind in Abb. 4 zusammengestellt. Der See friert nicht regelmäßig zu.

Die Sichttiefe ist als Maß für die Wassertransparenz von besonderer Bedeutung für das Makrophytenwachstum. Ihr Jahresgang ist in Abb.1 dargestellt; zwischen 1983 und 1994 sind deutliche Veränderungen aufgetreten. Bis 1983 stieg die Wassertransparenz regelmäßig im späten Frühjahr stark an als Folge des „Grazing“-Effektes, d. h. das Zooplankton „weidet“ die Phytoplanktonbestände völlig ab. Seit 1984 setzt die Klarwasserphase später ein; sie dauert zwar länger an, aber die Transparenz ist insgesamt geringer. Noch 1988 verlief die jahreszeitliche Entwicklung der Sichttiefe weitgehend unabhängig von der Ausbildung der sommerlichen Sprungschicht, die das warme Oberflächenwasser vom kalten Tiefenwasser trennt (Abb. 2a). Danach war die Phase klareren Wassers immer deutlicher an die Zeitspanne der Sommerstagnation des Sees gebunden (Abb. 2b). Die erhöhte Sichttiefe in dieser Zeit dürfte mit der Abwanderung des Phytoplanktons, das dann überwiegend aus Blaualgen besteht, in größere Wassertiefe zu begründen sein. Erst an der Sprungschicht in 9 m Tiefe war das Wasser jetzt planktonreich. Nur in der kalten Jahreszeit zwischen September und Mai dominierten die Blaualgen in den letzten Jahren auch in der oberflächennahen Wasserschicht. Immer wieder mal gab sich im Winter durch intensiv rote Massenentwicklung die Burgunderblutalge, eine Blaualge, zu erkennen. Das Plankton ist auffallend arm an Zooplankton; der Grund ist in der größeren Anzahl zooplanktonfressender Kleinfische (vor allem der Flußbarsch *Perca fluviatilis*) im See zu vermuten (MIETZ & KASPRZAK 1992).

Die Abwanderung der Blaualgen zu Beginn der Sommerstagnation in größere Wassertiefe belegen FEUILLADE et al. (1992). OHLE (1984) hebt die für Phytoplankter im unteren Teil der Sprungschicht bedeutend günstigeren Wachstums- und Vermehrungsbedingungen hervor, wenn sich in der obersten Gewässerregion der Nährstoffvorrat seiner Erschöpfung nähert.

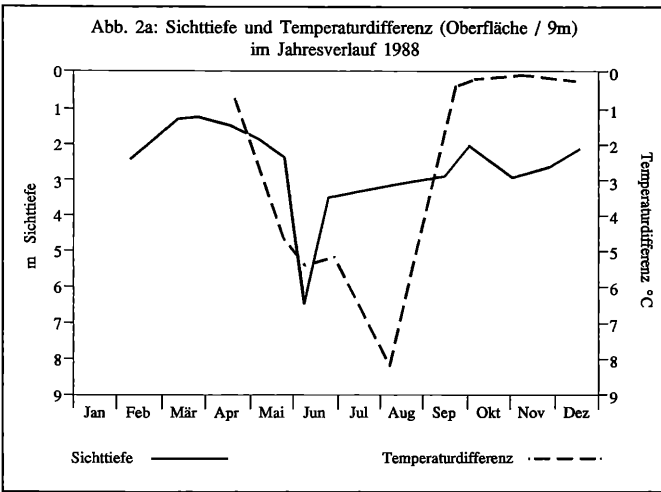


Abb. 2a: Sichttiefe und Temperaturdifferenz (Oberfläche/9 m) im Jahresverlauf 1988

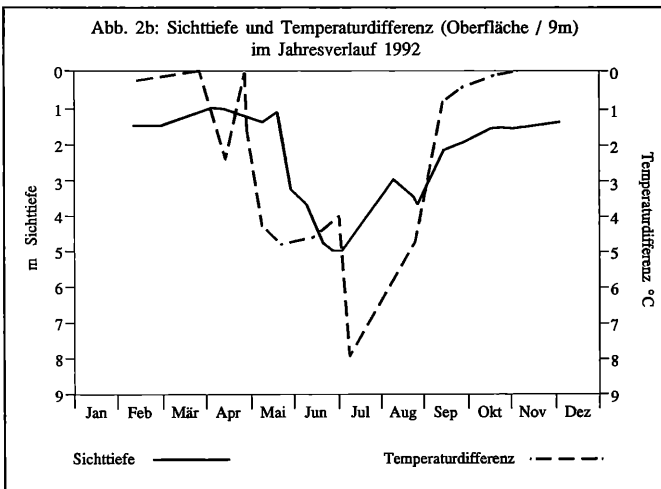


Abb. 2b: Sichttiefe und Temperaturdifferenz (Oberfläche/9 m) im Jahresverlauf 1992

Die erhebliche Planktonentwicklung im Hohendeicher See deutet auf Nährstoffreichtum hin; andererseits sind die Pflanzennährstoffe selbst im zeitigen Frühjahr nach der Frühjahrszirkulation nur in geringer Menge nachweisbar; die Werte lagen niemals über 0,5 ppm Nitrat bzw. 0,07 ppm Phosphat. Während der sommerlichen Vegetationsperiode konnten sie mit den benutzten Methoden nicht nachgewiesen werden. Offenbar sind die Nährstoffe stark überwiegend zu jeder Jahreszeit in der Biomasse festgelegt. Diese Ergebnisse weisen auf den in nährstoffreichen Gewässern verbreiteten kurzgeschlossenen Kreislauf hin, wobei die im Epilimnion verbrauchten Nährstoffe durch Mineralisation bereits im Metalimnion, also ohne in das Tiefenwasser zu gelangen, wieder gelöst werden und unmittelbar den

Primärproduzenten zur Verfügung stehen (OHLE 1984). Ammonium tritt in größerer Menge auf; im Oberflächenwasser wurden bis 5 ppm und im Porenwasser des Sediments in 2 m Tiefe sogar bis 15 ppm gefunden und weisen auf hohe Produktionsdichte im See hin. Die seit 1990 besonders hohen Wasserstandsschwankungen ermöglichen zum einen zusätzlichen Nährstoffeintrag, zum anderen ist der Seegrund im Flachwasserbereich seither mit Gras und Laub der Weiden am Ufer bedeckt. Das unterhalb einer dünnen, hellen Bodenschicht schwarz gefärbte Sediment deutet auf das Überwiegen von Reduktionsreaktionen hin.

Während der Sommerstagnation ist das Tiefenwasser nährstoffreicher Seen ohne Sauerstoff; im Hohendeicher See konnte zwischen Mitte Juli und Ende August bereits in 10 m Tiefe kein Sauerstoff nachgewiesen werden. Ein etwas höherer Phosphatwert von 0,32 ppm, gefunden in der gleichen Tiefe im Spätherbst, weist auf die nach der Herbstzirkulation im Hypolimnion ablaufenden Mineralisationsvorgänge hin.

3.2. Zur Vegetation

Der Hohendeicher See, ein junges Gewässer anthropogener Entstehung mit intensiver Freizeitnutzung, ist relativ arten- und lebensformenreich. Die 16 dort zumindest zeitweise siedelnden Arten lassen sich nach dem Lebensformensystem für Wasserpflanzen nach MÄKIRINTA (1978) fünf Lebensformen zuordnen.

Das Arteninventar:

Lebensform	Art
Nymphaeiden:	<i>Polygonum amphibium</i>
Elodeiden:	<i>Elodea canadensis</i>
	<i>Elodea nuttallii</i>
	<i>Myriophyllum spicatum</i>
	<i>Potamogeton crispus</i>
	<i>Potamogeton pectinatus</i>
	<i>Potamogeton perfoliatus</i>
	<i>Potamogeton pusillus</i>
	<i>Ranunculus circinatus</i>
	<i>Ranunculus trichophyllus</i>
	<i>Zannichellia palustris</i>
Ceratophylliden:	<i>Ceratophyllum demersum</i>
Chariden:	<i>Chara vulgaris</i>
	<i>Chara fragilis</i>
	<i>Nitella opaca</i>
Bryiden:	<i>Amblystegium riparium</i>

Folgende Arten wurden nicht kontinuierlich während des gesamten Untersuchungszeitraumes beobachtet: *Ranunculus trichophyllus* fehlt seit 1982; *Polygonum amphibium*, *Chara fragilis* und *Amblystegium riparium* traten nur unregelmäßig auf. *Nitella opaca* wurde 1994 erstmals gefunden. Diese Arten wurden daher in der Entwicklung des Arteninventars nicht berücksichtigt. Abb. 3 läßt erkennen, daß sich von den aufgeführten elf Arten nur zwei, nämlich die Kleinlaichkräuter *Potamogeton pectinatus* und *Potamogeton pusillus*, von Anfang an behaupten konnten. *Chara vulgaris* konnte nach den ersten Jahren der Ansiedlung regelmäßig ausgedehnte Wiesen bilden, desgleichen *Elodea nuttallii* einige Jahre danach. *Elodea canadensis* fehlt seit 1990, *Potamogeton perfoliatus* und *Ceratophyllum demersum* gingen nur zwischenzeitig zurück, während *Zannichellia palustris*, *Ranunculus circinatus*, *Myriophyllum spicatum* und *Potamogeton crispus* sehr selten geworden sind.

Hinsichtlich der Überlebensstrategien ist der größte Teil der Arten als ausgesprochen Konkurrenz-tolerant einzustufen, in geringerem Maß auch als Störungs-tolerant (MUR-

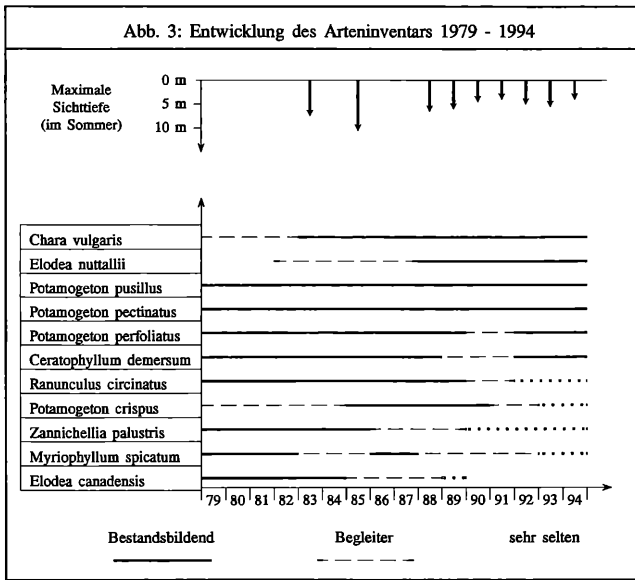


Abb. 3: Entwicklung des Arteninventars 1979–1994.

PHY et al. 1990). Der Rückgang einiger Arten im Hohendeicher See ist daher sicher nicht allein mit zwischenartlicher Konkurrenz zu erklären.

Die phänologischen Stadien der oben genannten elf Arten im Jahresverlauf sind in Abb. 4 dargestellt; dabei wurden Beobachtungen aus den Jahren 1980–1984 berücksichtigt. Die deutlichen Unterschiede in Zeitpunkt und Dauer der Stadien scheinen darauf hinzudeuten, daß sich die Arten gewissermaßen „aus dem Wege gehen“, Nischen nutzen. Wesentlich gleichförmiger erscheint dagegen die Darstellung der Phänologie der Makrophyten des Bodensees (LANG 1967).

Entsprechend den Veränderungen im Arteninventar erfolgte auch ein Wandel in der Gesellschaftsbildung. Im Juni 1980 bildete das *Ceratophylletum demersi* Hild 1956 zwischen 2,5 und 3,5 m die Tiefengrenze der Vegetation, während im uferwärts anschließenden Bereich eine *Potamogeton perfoliatus*-Gesellschaft siedelte; im Flachwasser wurde eine Ausbildung mit *Zannichellia palustris*, im mittleren Bereich eine mit *Elodea canadensis* und *Ranunculus circinatus* aufgenommen (VÖGE 1987a). Im Sommer 1983 wurde entlang eines Transektes eine ausgeprägte saisonale Rhythmik notiert: im Frühsommer bildete *Potamogeton pusillus* zwischen 4 und 6 m Tiefe lockere Bestände, *Zannichellia palustris* überwog im mittleren Tiefenbereich und *Potamogeton perfoliatus* zwischen 2 m Tiefe und der Uferlinie. Im Hochsommer dagegen siedelte *Ceratophyllum demersum* vorwiegend zwischen 2 und 4 m Tiefe und *Potamogeton perfoliatus* ging jetzt vom ufernahen Bereich bis 3 m Tiefe (VÖGE 1987b).

Ende August 1992 wurde zwischen 1,8 und 3 m Tiefe eine *Elodea-nuttallii*-Gesellschaft aufgenommen, in der *Potamogeton perfoliatus* und *Ceratophyllum demersum* als Begleiter auftraten (VÖGE 1994). Seit 1994 hat sich das Vegetationsbild entsprechend der verringerten Artenzahl vereinfacht, die Vegetation bestand Ende Juni aus drei Schichten: die untere, bis 45 cm hohe Schicht, bilden Einartbestände von *Chara vulgaris* bzw. *Potamogeton pusillus*, die sich nur teilweise durchdringen; die mittlere Schicht mit Sproßhöhen bis 1,3 m nimmt *Elodea nuttallii* ein; die obere, bis 2 m hohe Schicht, besteht überwiegend aus *Potamogeton perfoliatus*, daneben *Potamogeton pectinatus*. – Während 1983 noch stellenweise lockere Pflanzenbestände bis 6 m Tiefe beobachtet werden konnten, gingen die Pflanzen 1994 kaum noch tiefer als 2 m.

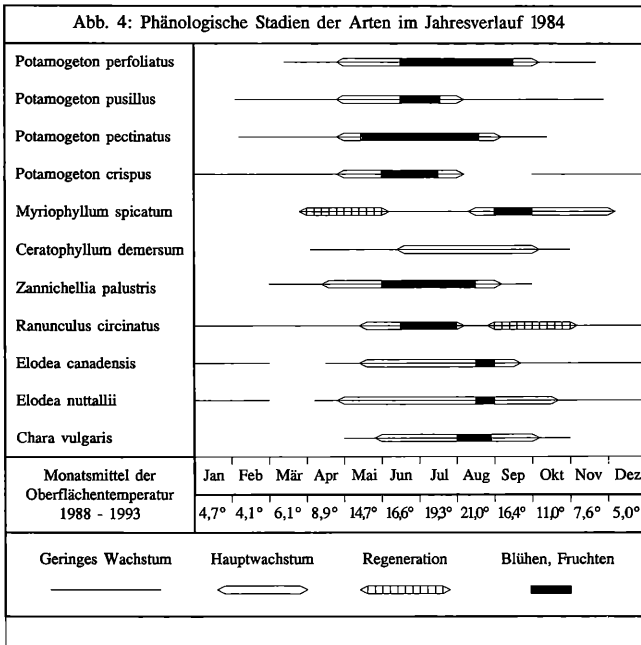


Abb. 4: Phänologische Stadien der Arten im Jahresverlauf 1984.

3.3. Zur Lebensgeschichte der Arten

Die im Hohendeicher See siedelnden Laichkräuter überwintern durch Rhizomknospen (*Potamogeton perfoliatus*), Sproßknollen (*Potamogeton pectinatus*) und Turionen (*Potamogeton crispus* und *Potamogeton pusillus*). Die überwinternden Rhizome des Durchwachsenden Laichkrauts reichen hier bis 20 cm tief in den Gewässergrund, während sie in mineralischen Substraten nur 2 cm tief gehen (OZIMEK & PREJS 1976). Im Frühjahr erscheinen die zarten Sprosse der Kleinlaichkräuter besonders zeitig, sobald die Wassertemperatur 10° erreicht hat. *Potamogeton perfoliatus* ist das einzige Laichkraut im Hohendeicher See, dessen Samen Keimlinge hervorbringen. Die im Frühsommer aus ihnen hervorgehenden Jungpflanzen sind deutlich zarter als die im Frühjahr aus Rhizomknospen entstandenen Sprosse. Die Keimung der Turionen von *Potamogeton crispus* erfolgt zwar gehäuft im Frühjahr, wurde aber auch zu allen anderen Jahreszeiten beobachtet. Im Verlauf des Sommers bilden alle Laichkräuter Sproßkomplexe aus, die aus einigen Horizontal- und mehreren Vertikal-sprossen bestehen; sie sind bei *Potamogeton perfoliatus* besonders ausgedehnt. Alle Laichkrautarten des Sees gelangen zur Blüte. Turionen von *Potamogeton pusillus* keimen auch noch im Spätsommer und Herbst, die Pflanzen bleiben jedoch klein, da ihnen nicht viel Zeit zum Wachstum zur Verfügung steht. Bei *Potamogeton perfoliatus* (und in geringem Maß auch bei *Potamogeton pectinatus*) erfolgt im Spätsommer und Herbst eine Regeneration: an Nodien der Sproßspitze entstehen Ausläufer, aus denen neue, sehr zarte Sproßkomplexe hervorgehen. Im Herbst zerfallen die Rhizome und Sprosse aller Laichkräuter, zunächst die der Kleinlaichkräuter; erst im Spätherbst verschwindet auch das Durchwachsende Laichkraut.

Myriophyllum spicatum zeigte ein unterschiedliches Verhalten. Zu Beginn des Beobachtungszeitraumes überwinterte ein Teil der Pflanzen durch Sprosse, die nur wenige Blätter besaßen; im Frühjahr entwickelten sich aus ruhenden, überwinterten Knospen Seitentriebe. Im Frühsommer zerfielen die Vorjahressprosse und neue Triebe entstanden aus den Rhizo-

men. Im weiteren Verlauf des Untersuchungszeitraumes konnte die Art nur noch im Sommer und Herbst beobachtet werden; sie überwinterte jetzt ausschließlich durch Rhizome. Sexuelle Fortpflanzung wurde nicht festgestellt.

Ceratophyllum demersum kam im Hohendeicher See nicht zur Blüte, allerdings ist Blütenbildung bei dieser Art sehr selten. Die Überwinterung erfolgt durch Turionen, deren Keimung im April einsetzt, während das Hauptwachstum erst im Sommer beginnt und bis in den Spätherbst geht.

Ranunculus circinatus und *Zannichellia palustris* sind zum einen Teil einjährig und überwintern dann durch Samen; zum anderen Teil bleiben nach dem herbstlichen Zerfall der Pflanzen kurze Sprosse den Winter über erhalten, deren ruhende Knospen im Frühjahr austreiben. Beide Arten pflanzen sich somit im Hohendeicher See zumindest teilweise sexuell fort, eine bei Wasserpflanzen nicht sehr häufige Erscheinung. – Für den Wasserhahnenfuß schließt sich in diesem See im Spätsommer nach dem Zerfall der fruchtenden Sprosse eine Phase der Regeneration an. An Nodien alter Pflanzen werden neue Sprosse gebildet, die jedoch bis zu ihrem herbstlichen Zerfall nicht zur Blüte gelangen.

Beide Wasserpestarten überwintern durch ruhende Knospen an verbleibenden Pflanzenteilen, die sexuelle Fortpflanzung ist in Mitteleuropa nicht möglich. *Elodea nuttallii*, unverändert in Ausbreitung, zeigt eine erhebliche phänotypische Plastizität in Wuchsform (VÖGE 1994) und Blattform (SIMPSON 1988, VÖGE (1995).

Für *Chara vulgaris* kann, trotz regelmäßig beobachteter Bildung von Oogonien und Gametangien, keine Aussage zur Fortpflanzung gemacht werden. Die Art überwintert in diesem See nicht grün. Zumindest ein Teil der im späten Frühjahr erscheinenden jungen Pflanzen scheint aus alten Pflanzenteilen des Vorjahres hervorzugehen.

In anderen Seen kann die Überwinterung aller genannten Arten anders sein. In weiteren Hamburger Gewässern überwinterten *Elodea nuttallii* und *Ceratophyllum demersum* grün, ebenso *Myriophyllum spicatum* und *Potamogeton crispus* in einem Lüneburger Tagebausee, auch unter Eis. Neben dem genannten Tausendblatt und dem Laichkraut fanden NICHOLS & SHAW (1986) auch *Elodea canadensis* in ganzen Pflanzen unter Eis; er bezeichnet diese drei Arten daher als Kaltwasser-Strategen. In diesem Zusammenhang scheint die Wassertransparenz von großer Bedeutung zu sein.

3.4. Zu Wachstumsphasen und Standortbedingungen

Die im Folgenden dargestellten Ergebnisse beziehen sich auf den Zeitraum 1990 und 1994.

Der Bruch der Keimruhe wird im Frühjahr i. a. durch die zunehmende Tageslänge und die ansteigende Temperatur ausgelöst (HAAG 1979). Messungen im Hohendeicher See hatten gezeigt, daß in dieser Zeit die Temperatur im Sediment etwas höher ist als die Wassertemperatur.

Fünf Wachstumsphasen im Laufe eines Jahres werden unterschieden und beschrieben (URBANSKA 1992): Anfangs-, Etablierungsphase, Expansives, Regeneratives und Reproduktives Wachstum. Mit sinkender Wassertemperatur wird das Pflanzenwachstum im See eingestellt und der Sproßzerfall beginnt.

Die Phase des Anfangswachstums, in der von Anfang April bis etwa Mitte Mai die Keimung der Propagulen von *Zannichellia palustris*, *Ranunculus circinatus*, *Potamogeton pusillus*, *Potamogeton crispus* und *Potamogeton pectinatus* erfolgt, ist durch geringe Wassertransparenz gekennzeichnet. Der durch die hohe Planktonkonzentration verursachte Lichtmangel kann sich ungünstig auf die Keimung auswirken; VAN VIERSSEN (1982) konnte beispielsweise nachweisen, daß die Samenkeimung von *Zannichellia palustris* besonders lichtbedürftig ist. Weiterhin können die Laubbedeckung des Grundes und die im Mai einsetzende stellenweise Ausbreitung des Epipelons die Keimung beeinträchtigen, sowohl durch Lichtminderung als auch durch Behinderung des Sauerstoffaustausches zwischen Sediment und Wasser. Zudem kann die in hochproduktiven Seen beobachtete Schlammauflage auf

dem Sediment die Verankerung des Keimlings erschweren. So werden im Hohendeicher See keimende Turionen von *Potamogeton pusillus* in erheblicher Menge auf dem Sediment liegend gefunden, die damit für den Aufbau der Population verlorengehen. Das Austreiben der über Winter nahe der Sedimentoberfläche ruhenden Knospen (Regeneratives Wachstum, als Teil der Fluchtstrategie) von *Zannichellia palustris*, *Ranunculus circinatus* und *Eloдея nuttallii* und auch der tiefer im Sediment gelagerten Rhizomknospen von *Myriophyllum spicatum* und *Potamogeton perfoliatus* ist weniger risikoreich als die Keimung; die Rhizome stellen wirksame Nährstoffspeicher dar.

In der Phase der Entwicklung des Keimlings zur Jungpflanze (Etablierungswachstum) profitiert er von dem (im Vergleich zum umgebenden Wasser) höheren Gehalt des Sediments an Hydrogenkarbonat, Phosphat und Ammonium. Die sich mit der Zeit vom Grund lösenden Matten des Epipelons umhüllen einen Teil der Jungpflanzen, was wiederum zu einer Beeinträchtigung von Lichtversorgung und Stoffaustausch führen kann. Besonders viele Jungpflanzen von *Potamogeton pusillus*, aber auch von *Ceratophyllum demersum* konnten regelmäßig Anfang Juni im tieferen Wasser auf dem Grund liegend beobachtet werden, die sich nicht mehr weiter entwickelten.

Während der für die einzelnen Arten unterschiedlich langen Phase des expansiven Wachstums kommt es zur räumlichen Vergrößerung der Pflanzen, bei Teichfaden und den Laichkräutern auch zur Ausbildung der Sproßkomplexe. Dabei steuern die Nährstoffsituation im Epilimnion, die Wassertemperatur und die Lichtversorgung das Ausmaß des Wachstums. In der Regel setzen sich diejenigen Arten durch, die das Ressourcenangebot am effizientesten nutzen können. Während dieser Wachstumsphase ist die Wassertransparenz in diesem See am größten. Nährstoffe, die bislang größtenteils von Blaualgen genutzt wurden, stehen jetzt den Makrophyten zur Verfügung. Die Pflanzen werden jedoch gleichzeitig zunehmend von Epiphyten besiedelt, wodurch sowohl das Licht vermindert (SAND-JENSEN & BORUM 1984) als auch die Zufuhr von anorganischen Nährstoffen zur Wirtspflanze reduziert wird (WIUM-ANDERSEN 1987). Auch das Epipelon entwickelt sich verstärkt.

Von der zweiten Maihälfte an ist das Wachstum der Laichkräuter besonders auffällig. Zunächst gewinnen die Vertikalsprosse, die aus den Propagulen hervorgegangen sind, erheblich an Länge, dann wird der Sproßkomplex immer weiter ausgedehnt. Im Gegensatz zu schwer zugänglichen Gewässern bieten Freizeitseen erhebliche Schwierigkeiten bei der Untersuchung des Längenzuwachses der Pflanzen, da angebrachte Markierungen erfahrungsgemäß entfernt werden. Drei Arbeitsweisen ohne die Verwendung von Markierungen wurden erprobt. 1.: Im Untersuchungsgebiet wurden in zeitlichen Abständen jeweils fünfzig der höchsten Pflanzen einer Art unter Wasser vermessen, und es wurden Mittelwerte gebildet (Abb. 5a,b). 2.: In einem durch Merkmale am Ufer bestimmten Bereich wurde in zeitlichen Abständen die Länge aller Pflanzen gemessen. Es wurden Längensklassen gebildet und die Häufigkeit in Abhängigkeit von der Zeit bestimmt (Abb. 6). So schreitet die Sproßkomplexbildung bei *Potamogeton crispus* im Laufe des Mai voran: während der Anteil der kürzesten Sprosse stark sinkt, nimmt der Anteil der bis 40 cm hohen Sprosse zunächst stark zu und ändert sich dann nur wenig; gleichzeitig erhöht sich der Anteil der längsten Sprosse immer mehr. Diese Messungen konnten wegen der starken Zunahme des Epipelons (z. B. *Spirogyra* sp., *Cladophora* sp.) nicht fortgeführt werden. 3. Unter Wasser wurden zu verschiedenen Zeitpunkten Rhizome von *Potamogeton perfoliatus* vermessen; die Gesamtlänge aller Horizontal- sowie der Vertikalsprosse eines Sproßkomplexes zeigt für einige Beispiele Tab. 1a. Auch die Größe der Blattfläche gibt die saisonale Entwicklung des Pflanzenwachstums wieder. Zwischen Frühjahr und Herbst wurde die mittlere Blattfläche an den jeweils neu entstandenen Vertikalsprossen von *Potamogeton perfoliatus* bestimmt. Bis Ende Juli, dem Zeitpunkt mit der höchsten Wassertransparenz und Wassertemperatur, nimmt sie stark zu, um danach rasch abzufallen.

Beginn und Dauer der Phase des expansiven Wachstums sind für *Myriophyllum spicatum* und besonders *Eloдея nuttallii* in diesem See von Jahr zu Jahr unterschiedlich (VÖGE 1994). *Potamogeton perfoliatus* zeigt in den letzten Jahren des Beobachtungszeitraumes eine zeitweise Wachstumsbeeinträchtigung. Von Mitte Mai bis etwa Mitte Juni wurde 1990 erst-

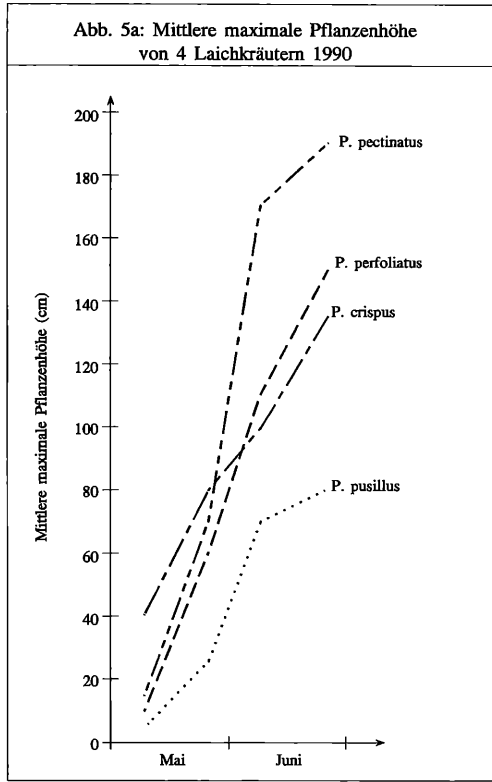


Abb. 5a: Mittlere maximale Pflanzenhöhe von 4 Laichkräutern 1990.

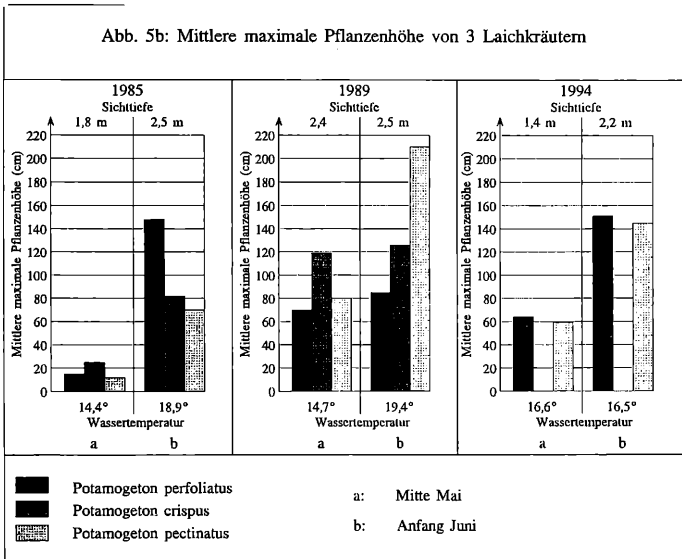
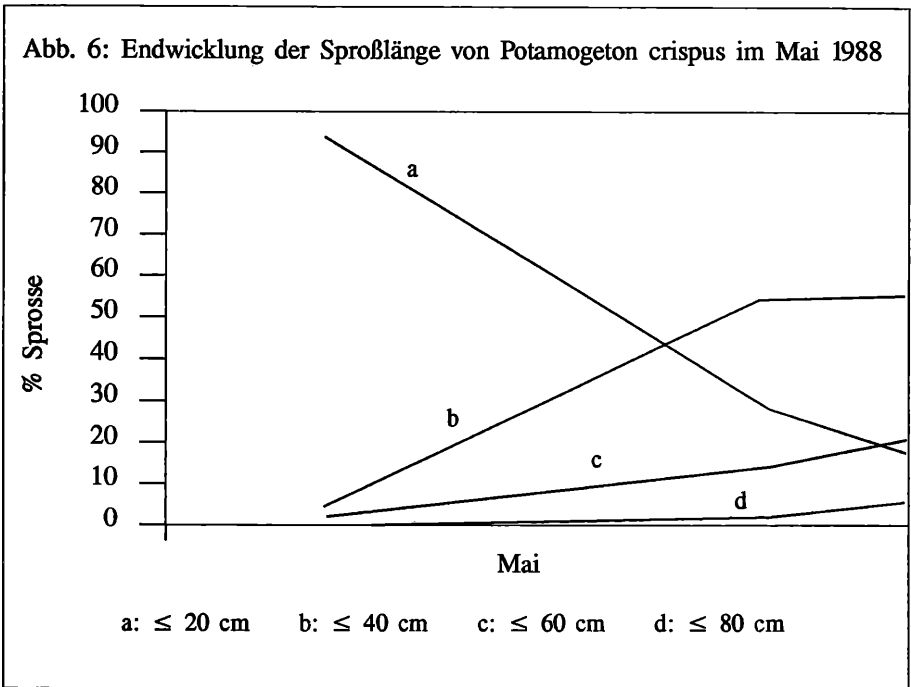


Abb. 5b: Mittlere maximale Pflanzenhöhe von 3 Laichkräutern.

Abb. 6: Entwicklung der Sproßlänge von *Potamogeton crispus* im Mai 1988Abb. 6: Entwicklung der Sproßlänge von *Potamogeton crispus* im Mai 1988.

mals und seither regelmäßig auf den Blättern eine Massenentwicklung des zu den *Trichoptera* gehörenden Herbivoren *Oxyethira* sp. beobachtet. Der starke Blattbefraß löste ein regeneratives Wachstum (als Teil der Toleranzstrategie) aus und führte zur Bildung ungewöhnlicher Sproßkomplexe, indem einige kurze Vertikalsprosse dicht beieinander entstanden; Tab. 1b zeigt einen im Juni 1984 normal und einen im Juni 1990 nach Herbivorie entwickelten, reduzierten Sproßkomplex. MOOK & VAN DER TOORN (1985) beobachteten entsprechende Veränderungen von Pflanzen in ihrer Gestalt, indem niedrigere und dichtere Horste gebildet wurden. Erst im Laufe des Sommers entwickelten sich die Sproßkomplexe wieder normal.

Nicht immer wirkt sich Herbivorie so negativ aus wie im Hohendeicher See; anders als hier entkamen in einem dänischen Fluß die jungen Blätter der Sproßspitzen von *Potamogeton perfoliatus* der Herbivorie durch *Anabolia nervosa*, ebenfalls eine *Trichoptera*-Art (JACOBSEN & SAND-JENSEN 1994).

Tab. 1a: Sproßkomplexe von *Potamogeton perfoliatus*

Horizontalsprosse Gesamtlänge (cm)	Vertikalsprosse	
	Gesamtlänge (cm)	Anzahl
147	1061	11
180	1240	13
203	1031	18

Tab. 1b: Sproßkomplexe von *Potamogeton perfoliatus*

Horizontalsprosse Gesamtlänge (cm)	Vertikalsprosse	
	Gesamtlänge (cm)	Anzahl
(1) 103	227	8
(2) 20	41	5

(1) Juni 1984

(2) Juni 1990 Regeneration nach Herbivorie

Von Spätsommer bis Herbst waren die Laichkräuter, besonders *Potamogeton perfoliatus*, massenhaft mit Schnecken (überwiegend *Potamopyrgus jenkinsi*) besetzt. Das Pflanzenwachstum kann durch Anwesenheit von Schnecken gefördert werden, indem einerseits die Nährstoffverfügbarkeit erhöht und andererseits das Epiphyton vermindert wird (UNDERWOOD et al. 1992). Möglicherweise ist die beobachtete Zunahme des Epiphytons eine Ursache der Schneckenausbreitung. Im Spätsommer trat regelmäßig *Dreissena polymorpha* in vielen kleinen Exemplaren in Erscheinung, die als Filtrierer in diesem See offenbar gute Entwicklungsbedingungen finden.

Ceratophyllum demersum und *Myriophyllum spicatum* zeigten während der letzten Jahre ein deutliches Wachstum erst zwischen Spätsommer und Herbst, zu einer Zeit, in der erhebliche Mengen an Detritus entstanden. Absterbende Planktonorganismen und Reste des Epiphytons bildeten braune Überzüge auf den feinen Blättchen beider Arten, verklebte sie und behinderte damit sicherlich die Photosynthese. Das Hornblatt bot in dieser Zeit ein verändertes Erscheinungsbild: die Internodien waren auffallend lang, die Blätter eines Wirtels eng gestellt. Diese Ähnlichkeit in der Wuchsform mit der von Turionen könnte eine Strategie der Pflanze sein, die Detritusablagerung zu begrenzen.

Die Vegetationsperiode von *Potamogeton crispus* war im Hohendeicher See schon immer deutlich kürzer als in anderen Gewässern. Anfangs Ende Juli, in den letzten Jahren bereits im Juni, wurde das Wachstum eingestellt. Sproß- und Internodienlänge sowie die Ausdehnung des Sproßkomplexes waren gegenüber früheren Jahren erheblich eingeschränkt. Noch 1987 betrug die Internodienlänge 3,1 cm; in zwei anderen Seen betrug sie 3,2 bzw. 3,3 cm. Die vereinzelt Pflanzen, die 1994 noch gefunden wurden, besaßen Internodien von nur 1 bis 1,8 cm Länge. Eine Sproßhöhe von 26 cm wurde nicht überschritten, nur ein weiterer Vertikalsproß wurde vom Rhizom entwickelt. Die Blätter sahen wenig arttypisch aus, die Sproßspitze wurde zu einer Turione umgebildet. Zum Vergleich wurde im Kreidensee Hemmoor *Potamogeton crispus* noch im September beobachtet; hier wurden auf einer Rhizomlänge von 123 cm sogar 15 Vertikalsprosse hochgebracht.

Das reproduktive Wachstum der Pflanzen umfaßt Wachstumsprozesse und -muster, die mit der Fortpflanzung untrennbar verbunden sind. Die vegetative Fortpflanzung kommt i. a. nicht nur billiger zu stehen, sie gilt auch als beste Strategie der Risikobewältigung (URBANSKA 1992). So sind es im Hohendeicher See nur die beiden Arten *Ranunculus circinatus* und *Zannichellia palustris*, deren Überleben auch von der Samenbildung und erfolgreichen Samenkeimung abhängt. Beim Teichfaden konnte hier auch Viviparie beobachtet werden.

Blühen und Früchten sind für die übrigen Arten des Sees ohne Bedeutung bezüglich ihres Fortbestandes, können jedoch einen Hinweis auf ihre Vitalität geben. Daß *Myriophyllum spicatum*, keine geschlossenen Bestände mehr bildend, auch nicht mehr zur Blüte kam, ist möglicherweise eine Folge der ungünstigen Bedingungen im Spätsommer (durch Epiphyton und Epipelon) und im Herbst (durch Detritus). *Potamogeton perfoliatus* gelangte häufiger zur Blüte, obwohl die Sproßspitzen oft durch Wasservögel (besonders Schwäne) abgefressen wurden. Auch *Potamogeton pusillus* und *Potamogeton pectinatus* blühten im Sommer der letzten Jahre, nicht aber *Potamogeton crispus*. Während die ersten beiden Arten unverändert Turionen bzw. Sproßknollen bildeten, entwickelten sich beim Krausen Laichkraut nur wenige, zarte Propagulen, die als Notfallturionen bezeichnet werden müssen (BRUX et al. 1987).

3.5. Änderungen im Arteninventar und Suche nach Zusammenhängen

Veränderungen der Vegetation in Seen lassen sich oft durch die unterschiedliche Konkurrenzkraft der Arten begründen. Bei Eutrophierung eines *Isoetes-Lobelia*-Gewässers gehen die konkurrenzschwachen Isoetiden zurück, und die bei nährstoffreicheren Verhältnissen konkurrenzstarken Elodeiden breiten sich aus. Im Hohendeicher See dagegen geht es um „Gleiche unter Gleichen“, und alle Beobachtungen an den verschiedenen Lebewesen des Sees können von Bedeutung sein.

Es hat sich gezeigt, daß die Wachstumsgeschwindigkeit der Laichkrautspresse während des Monats Mai bereits einen Hinweis auf den Erfolg der jeweiligen Art gibt (Abb. 5b). Bis 1988 galten die 1985 gewonnenen Ergebnisse: *Potamogeton perfoliatus* brachte seine Sprosse am schnellsten hoch und dominierte weiterhin unter den Laichkräutern. Von 1989 an war das Kammförmige dem Durchwachsenen Laichkraut vorausgeeilt und breitete sich auch im weiteren Jahresverlauf zunehmend aus, während *Potamogeton perfoliatus* zurückging. Bis 1994 hatten sich die Verhältnisse stabilisiert und beide Arten waren nun gleichermaßen erfolgreich, sowohl hinsichtlich der Geschwindigkeit des Sproßwachstums als auch der Bestandsbildung; gleichzeitig war *Potamogeton crispus* immer weiter zurückgegangen.

Die Turionenkeimung des Krausen Laichkrauts erstreckte sich im Hohendeicher See über das ganze Jahr, wenn auch in unterschiedlichem Maß. Damit ist zwar das Sterberisiko der Keimpflanzen verteilt, andererseits ist eine geringe Anzahl von Keimlingen im Frühjahr nicht unbedingt in der Lage, starke Populationsverluste auszugleichen. Problematisch für den Fortbestand der Art ist auch die ausschließliche Bildung sehr zarter Notfallturionen in den letzten Jahren. – WIEGLEB (1976) bezeichnet *Potamogeton crispus* als einen der anspruchsvollsten Parvopotamiden; das Laichkraut nähert sich in seinen Ansprüchen dem Hornblatt, ist jedoch weniger konkurrenzstark. Es ist denkbar, daß die Nährstoffansprüche dieses Laichkrautes seit der starken Ausbreitung von *Elodea nuttallii* nicht mehr erfüllt werden und daß es sich damit nicht mehr behaupten kann.

Die beiden Wasserpest-Arten kamen nur während weniger Jahre nebeneinander vor, dann verschwand *Elodea canadensis* völlig; entsprechende Beobachtungen wurden auch in Großbritannien gemacht (SIMPSON 1990). Der Erfolg von *Elodea nuttallii* wird von KUNII (1984) damit begründet, daß diese Art (im Gegensatz zur Kanadischen Wasserpest) bereits bei einer Wassertemperatur von 4°C zu wachsen beginnt und daher ihre Sprosse besonders früh im Jahr hochbringt. Das ist sicher nur ein Aspekt, denn sie kann das sommerliche Vegetationsgeschehen beherrschen, auch wenn ihr Wachstum erst zu einem späteren Zeitpunkt als das der anderen Arten einsetzt. Auch in anderen Gewässern in Hamburg wechseln im Laufe der Jahre immer wieder Phasen des aggressiven Wachstums von ein- bis mehrjähriger Dauer mit solchen geringeren Wachstums; der Einfluß von *Elodea nuttallii* auf die Vegetationsentwicklung kann damit unterschiedlich ausgeprägt sein.

Zannichellia palustris ist zumindest teilweise von der erfolgreichen Samenkeimung abhängig, die in diesem See jedoch nur unter wenig günstigen äußeren Bedingungen ablaufen kann. Da die Art Zeigerwert bei der Beurteilung der Gewässerverschmutzung besitzt, kann für ihren auffälligen Rückgang auch eine unzureichende Nährstoffversorgung verantwortlich sein.

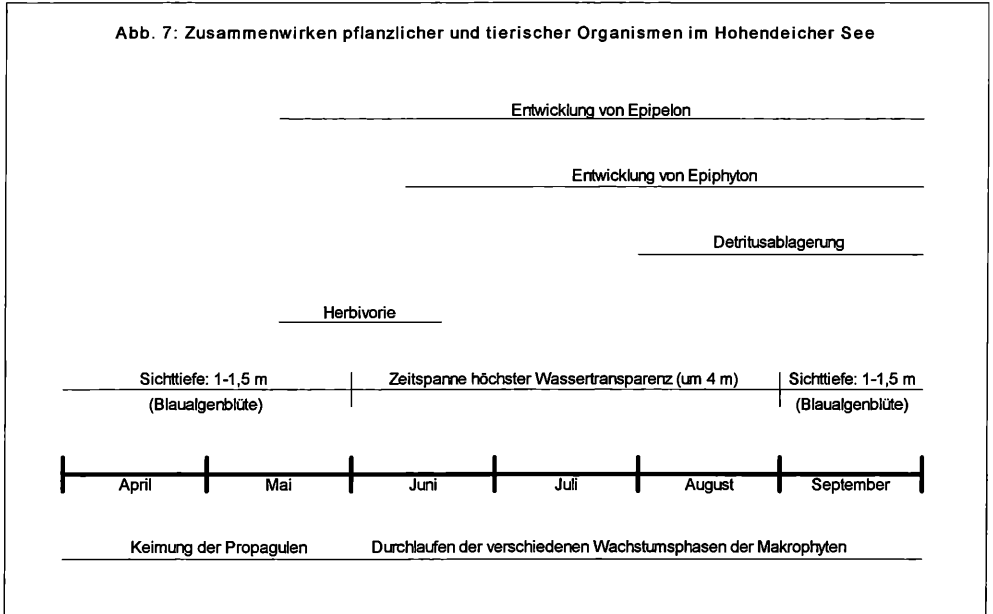
Auch bei *Ranunculus circinatus* besteht das Risiko der erfolgreichen Samenkeimung bei ungünstigen Bedingungen. Zusätzlich kann die weitere Entwicklung der Pflanzen durch Epiphytenbesiedlung und besonders Detritusablagerung auf den zarten Blättern beeinträchtigt werden. Bemerkenswert erscheint, daß der Wasserhahnenfuß 1995 nur von September bis Mitte Oktober in Erscheinung trat, in einer Zeit also, in der das Pflanzenwachstum allgemein beendet ist und auch die Detritusbildung.

Myriophyllum spicatum hat im Hohendeicher See seine Phase des vegetativen Wachstums überiegend während eines Zeitabschnitts, der von Lichtmangel bei hoher Planktondichte und erheblicher Detritusablagerung geprägt war. Es erscheint denkbar, daß hier die Ursache des Rückganges der Art liegt. Entsprechendes kann auch für die wechselhafte Bestandsdichte von *Ceratophyllum demersum* vermutet werden.

Zusammenfassend sind in Abb. 7 die Zeitspannen der Entwicklung von Makrophyten, Plankton, Epiphyten und Epipelon sowie der Detritusbildung und der Herbivorie dargestellt.

Es erscheint vorteilhaft, vegetationskundliche Untersuchungen in Gewässern durch populationsbiologische Untersuchungen zu stützen, unter Einschluß weiterer relevanter Organismen (z. B. Herbivore) bzw. Organismengruppen (Plankton, Epiphyton, Epipelon).

Abb. 7: Zusammenwirken pflanzlicher und tierischer Organismen im Hohendeicher See



Danksagung

Meinem Mann Harald Vöge danke ich besonders für die vielen Stunden, die er für mich am Computer verbracht hat.

Literatur

- BRAUN-BLANQUET, J. (1951): Pflanzensoziologie. – 2. Aufl. Wien.
- BRUX, H., TODESKINO, D., WIEGLEB, G. (1987): Growth and development of *Potamogeton alpinus* Balbis growing in disturbed habitats. – Arch. Hydrobiol. Beih. 27: 115–127.
- GARNIEL, A. (1993): Die Vegetation der Karpfenteiche Schleswig-Holsteins. – Kiel: 322 S.
- FEUILLADE, M., FEUILLADE, J., PELLETIER, J.P. (1992): Photosynthate partitioning in phytoplankton dominated by the cyanobacterium *Oscillatoria rubescens*. Arch. Hydrobiol. 125 (4): 441–461.
- HAAG, R.W. (1979): The ecological significance of dormancy in some rooted aquatic plants. – J. Ecol. 67: 722–738.
- HAGGE, A., KAUSCH, H., LANDMESSER, B., LANGBEHN, J., MAASER, G. (1987): Limnologische Untersuchung des Hohendeicher Sees im Bezirk Hamburg-Bergedorf unter besonderer Berücksichtigung der Freizeitnutzung. – Hamburg.
- JACOBSEN, D., SAND-JENSEN, K. (1994): Invertebrate herbivory on the submerged macrophyte *Potamogeton perfoliatus* in a Danish stream. – Freshwater Biol. 31: 43–52.
- KUNII, H. (1984): Seasonal growth and profile structure development of *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in pond Ojaga-ike, Japan. – Aquat. Bot. 18: 239–247.
- LANG, G. (1973): Die Makrophytenvegetation in der Uferzone des Bodensees unter besonderer Berücksichtigung ihres Zeigerwertes für den Gütezustand. – Intern. Gewässerschutzkomm. für den Bodensee Ber. Nr. 12.
- MÄKIRINTA, U. (1978): Ein neues ökomorphologisches Lebensformensystem der aquatischen Makrophyten. – Phytocoenologia 4: 446–470.
- MIETZ, O., KASPRZAK, P. (1992): Limnologische Zustandsanalyse eines eutrophen Flachsees im Potsdamer Seengebiet (Großer Seddiner See, Brandenburg). – Limnologica 22: 265–275.

- NICHOLS, A.S., SHAW, B.H. (1986): Ecological life histories of the three aquatic nuisance plants, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus* and *Elodea canadensis*. – *Hydrobiologia* 131: 3–21.
- MOOK, J.H., VAN DER TOORN, J. (1985): Delayed response of common reed *Phragmites australis* to herbivory as a cause of the cyclic fluctuations in the density of the moth *Archanara germinipuncta*. – *Oikos* 44: 142–148.
- MURPHY, K.J., RÖRSLETT, B., SPRINGUEL, I. (1990): Strategy analysis of submerged lake macrophyte communities: an international example. – *Aquat. Bot.* 36: 303–323.
- OHLE, W. (1984): Measurement and comparative values of the short circuit metabolism (SCM) of lakes by POC relationship of primary production of phytoplankton and settling matter. – *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 19: 163–174.
- OZIMEK, T., PREJS, A. (1976): Biomass and distribution of underground parts of *Potamogeton perfoliatus* L. and *Potamogeton lucens* L. in Mikolajskie lake, Poland. – *Aquat. Bot.* 2: 309–316.
- SAND-JENSEN, K., BORUM, J. (1984): Epiphyte shading and its effect on photosynthesis and diel metabolism of *Lobelia dortmanna* L. during the spring bloom in a Danish lake. – *Aquat. Bot.* 20: 109–119.
- SIMPSON, D.A. (1988): Phenotypic plasticity of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St John and *Elodea canadensis* Michx in the British Isles. – *Watsonia* 17: 121–132.
- (1990): Displacement of *Elodea canadensis* Michx by *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John in the British Isles. – *Watsonia* 18: 173–177.
- UNDERWOOD, G.J.C. THOMAS, J.D., BAKER, J.H. (1992): An experimental investigation of interactions in snail-macrophyte-epiphyte systems. – *Oecologia* 91: 587–595.
- URBANSKA, K. (1992): Populationsbiologie der Pflanzen. – Stuttgart, Jena: 374 S.
- VAN VIERSEN, W. (1982): The ecology of the *Zannichellia*-Taxa in western Europe. I. Characterisation and autecology of *Zannichellia*-Taxa. – *Aquat. Bot.* 12: 103–155.
- VÖGE, M. (1982): Zur Durchführung vegetationskundlicher Untersuchungen in norddeutschen Seen. – *Tuexenia* 2: 23–26.
- (1987a): Tauchbeobachtungen an der submersen Vegetation in nährstoffreichen norddeutschen Gewässern. – *Tuexenia* 7: 69–83.
- (1987b): Technik und Ergebnisse der Hydrophyten-Vegetationsaufnahme unter Benutzung eines Tauchgerätes. – *Arch. Hydrobiol.* 110: 125–132.
- (1994): Tauchbeobachtungen in Siedlungsgewässern von *Elodea nuttallii* (PLANCH.) ST. JOHN. – *Tuexenia* 14: 335–342.
- (1995): Wachstumsexplosion von *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St John im Kreidensee Hemmoor. Parallelen zu *Elodea canadensis* Michx. – *Beitr. z. Naturk. Niedersachsens* 48: 57–65.
- WIEGLEB, G. (1976): Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Chemismus und Makrophytenvegetation stehender Gewässer in Niedersachsen. – Diss. Göttingen.
- WIUM-ANDERSEN, S. (1987): Allelopathy among aquatic plants. – *Arch. Hydrobiol. Beih.* 27: 167–172.

Dr. Margrit Vöge
Pergamentweg 44b
22117 Hamburg