

Pflanzen und nasse Standorte

Autor(en): **Landolt, E.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich**

Band (Jahr): **51 (1973)**

PDF erstellt am: **20.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-308390>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Pflanzen und nasse Standorte

von E. LANDOLT

Unter *Nassstandorten* verstehen wir Orte, deren Böden mit Wasser gesättigt sind. Die Wassersättigung kann zeitlich beschränkt sein und muss nicht das ganze Profil umfassen. In der Struktur und im Chemismus können Nassböden ganz verschieden sein. Entsprechend vielfältig sind auch die Vegetationen.

Nasse Standorte sind im Alpengebiet sehr verbreitet, einesteils wegen der hohen Niederschläge, die bei den relativ geringen Temperaturen die normale Verdunstung (Evaporation) bei weitem übertreffen, andernteils wegen der weiten Verbreitung von undurchlässigen tonigen Böden, z. B. Böden auf Flysch, Bündnerschiefer, Molassetonen, Grundmoränen. Auenvegetation, Sumpf- und Moorwälder, Flach- und Hochmoore, Riedwiesen und nasse Futterwiesen sind besonders in den niederschlagsreichen Aussenketten der Alpen sehr häufig. Auch im niederschlagsärmeren Mittelland waren sie noch vor 100 Jahren sehr verbreitet; heute sind dort allerdings durch Meliorationen, Auffüllungen und Überbauungen rund 90% dieser Standorte verschwunden.

Der *menschliche Einfluss* ist in vielen Gesellschaften der waldfreien Nassstandorte seit Jahrtausenden bestimmend, und Riedwiesen und Moore gehören zu den ältesten Kulturlandschaften in Mitteleuropa.

Das Interesse an Vegetationen nasser Standorte ist heute aus folgenden Gründen besonders rege:

1. *Biologische Forschungs- und Schulobjekte*: Die vorhandenen Vegetationen sind auf kleinem Raum sehr vielfältig; kleine Änderungen einzelner ökologischer Faktoren bewirken typische Änderungen der Vegetation; Zusammenhänge zwischen Biozöosen und Standortfaktoren sind deshalb besonders gut zu erforschen; zudem ist mit der Vielfalt der Vegetationen auch ein grosser Artenreichtum gekoppelt.

2. *Studienobjekte zur Erforschung der Vegetations- und Kulturgeschichte*: Pflanzenreste, Pollenkörner und Kulturreste bleiben unter Luftabschluss (durch das Wasser) erhalten.

3. *Meliorationsobjekte*: Da Nassstandorte meist nicht den für das Klima optimalen land- oder forstwirtschaftlichen Ertrag ablegen, sind sie sehr häufig für Meliorationen vorgesehen.

4. *Naturschutzobjekte*: Wegen des landschaftlichen, biologischen und kulturhistorischen Reichtums von Gegenden mit nassen Standorten werden die heute selten gewordenen Biozöosen nasser Standorte oft geschützt.

Wasser ist für das Leben ein notwendiger Stoff, und reichliche Wasserversorgung ist Voraussetzung für optimales Wachstum. Böden, die nur in der Tiefe oder nur für kurze Zeit im Oberboden vernässt sind, gehören deshalb zu unseren produktivsten Standorten; man denke etwa an die Eschen- und Eichenmischwälder unserer Flussauen. Dennoch gelten im allgemeinen Nassstandorte als Extremstandorte, weil die zeitweilige oder fortwährende Wassersättigung des Bodens mit einer Reihe von Faktoren gekoppelt ist, die sich auf das Pflanzenwachstum ungünstig auswirken können. Die Vernässung des Bodens hat zwei primäre Konsequenzen, die fast allgemein gelten:

1. *Die Bodentemperaturen im Bereich der Wurzeln sind relativ ausgeglichen* wegen der grösseren spezifischen Wärme des nassen Bodens gegenüber dem trockenen. Nasse Sphagnum können sich (nach SCHMEIDL 1965) bis auf 43 °C, trockene bis auf über 60 °C erwärmen. Dagegen unterscheiden sich die Temperaturen über dem Boden nicht wesentlich von jenen anderer Standorte. Nach HUECK (1929) betragen die Tagesschwankungen in einem Hochmoor mit *Carex limosa* in 10 cm Tiefe nicht mehr als 1 °C. Die ausgeglichenen, während der Vegetationszeit relativ kühlen Bodentemperaturen dürfen allerdings nur teilweise als Extremfaktor betrachtet werden. FIRBAS stellte 1931 fest, dass die Bodentemperatur in Mooren auf die Wasseraufnahme nur einen geringen Einfluss ausübt. Demgegenüber soll nach DADYKIN (1950, zit. aus LÖTSCHER 1969) die Stickstoffaufnahme durch kühle Temperatur gehemmt werden. Auch von anderen Stoffwechselfvorgängen ist bekannt, dass sie temperaturabhängig sind, d. h., dass sie bei tieferen Temperaturen langsamer vor sich gehen. So zeigte z. B. HAVRANEK (1972), dass unter optimalen oberirdischen Photosynthesebedingungen die Transpirationsrate und die Photosyntheserate von Fichten und Lärchen bei Bodentemperaturen von 2 °C um 50% bzw. 30% geringer waren als bei Bodentemperaturen von 15 °C.

Die kühlen mittleren Bodentemperaturen dürften neben dem Konkurrenzfaktor dafür verantwortlich sein, dass in Mooren oft Pflanzen vorkommen, die sonst in höheren oder nördlicheren Lagen verbreitet sind.

2. *In vernässten Böden ist der Sauerstoffgehalt sehr gering*. YERLY (1970), der zahlreiche Flach- und Hochmoorgesellschaften untersuchte, fand in vernässten Böden, sogar unter Bedingungen mit fließendem Quellwasser, kaum je mehr als 1 Volumenprozent O₂, meistens aber bedeutend weniger. *Pflanzen nasser Standorte sind in erster Linie Spezialisten für sauerstoffarme Böden*.

Der Sauerstoff im Boden ist in zweifacher Hinsicht wichtig für das Pflanzenleben.

a) Die Wurzeln brauchen zur Atmung Sauerstoff, sie benötigen Atmungsenergie, unter anderem zur Aufnahme der Nährstoffe; zudem entstehen als Produkt der Atmung Wasserstoffionen, die als Austauschionen benötigt werden.

b) Für den Abbau der toten organischen Substanz durch Mikroorganismen ist Sauerstoff notwendig. Fehlt der Sauerstoff, wird der Nährstoffkreislauf unterbrochen und damit den Pflanzen viele Nährstoffe, die nur in unlöslichen organischen Verbindungen vorliegen, entzogen. Der Boden wird, sofern er nicht von aussen Nährstoffe nachgeliefert erhält, *nährstoffarm*. Dies gilt besonders für Stickstoffverbindungen, die entweder in unlöslicher Form oder in Form von Ammoniumionen vorhanden sind. Besonders extrem sind die Verhältnisse an Orten, wo der Wasserstand ganzjährig nahe der Oberfläche liegt oder wo zusätzlich Mineralstoffe in der Streu weggeführt werden. Mineralreiches Wasser und hohe seitliche Durchflussgeschwindigkeit des Wassers können der Verarmung gegenwirken. Die Bedeutung der Durchflussgeschwindigkeit für die Versorgung des Bodens mit Nährstoffen und damit auf die Ausbildung der Pflanzengesellschaften hat unter anderen YERLY (1970) nachgewiesen.

An Orten, wo der Boden nur durch Regenwasser vernässt ist (wie in Zwischen- und Hochmooren) und kein mineralreiches Fremdwasser mehr eindringen kann, geht mit der Nährstoffverarmung auch eine *Versauerung des Bodens* parallel, da die von den Wurzeln ausgeschiedenen Wasserstoffionen nicht mehr neutralisiert werden.

Bei Schwankungen des Wasserspiegels ist der Boden nur zeitweise oder nur in einer bestimmten Tiefe vernässt, und ausserhalb der Vernässung ist er genügend durchlüftet; die Lebens- und Kreislaufvorgänge können sich dort normal abwickeln. Im Extremfall kann der Oberboden austrocknen, und die Pflanzen müssen dann nicht nur Vernässung, sondern auch *Trockenheit ertragen* können. Höhe des Grundwasserspiegels, Dauer der Vernässung, Dauer und Grad der Austrocknung, Nährstoffgehalt und Fliessgeschwindigkeit des Wassers, pH des Bodens und Klima sind die wichtigsten Faktoren, in denen sich verschiedene Nassstandorte unterscheiden können. Dazu kommt noch die Einwirkung des Menschen, der die Vegetationen auf nassen Böden als Wald, Streuland, Futterwiese, Weide oder Torflieferant nutzen kann.

Eine Auswahl von Extremfaktoren, die charakteristisch für bestimmte nasse Standorte sind, steht in der Tabelle 1.

Sauerstoffarmut

Eine erste Gruppe von Pflanzen, die man als eigentliche Helophyten bezeichnen muss, *besitzt im Rhizom und in den Wurzeln besondere Durchlüftungsvorrichtungen* in Form von lysigenen Gewebelücken oder schizogenen Gängen. Es sind Pflanzen, die meist als ganze Gattungen oder sogar als Familie in vernässten Böden wachsen. Die entsprechende Spezialisierung dürfte deshalb ziemlich alt sein. Beispiele sind: *Alismataceae*, *Equisetaceae*, *Typhaceae*, *Sparganiaceae*, *Juncus*, *Phragmites*, *Molinia*, *Menyanthes* usw. Die Lufthöhlen nehmen oft bis 60% des Volumens der unterirdischen Organe ein (COULT 1964). Durch diese

Tabelle 1 Extreme Bodenfaktoren für Vegetationen nasser Standorte

<i>Extreme Bodenfaktoren</i>	<i>Vegetationen</i>	<i>Merkmale der Pflanzen</i>
Sauerstoffarmut	fast alle Vegetationen auf nassen Böden	Einrichtungen für vermehrte Sauerstoffzufuhr zu den Wurzeln Fähigkeit zur besseren Ausnützung geringer O ₂ -Konzentration Ausnützung der höheren O ₂ -Konzentration im Oberboden: flache Bewurzelung Ausnützung von NH ₄ -Ionen
Nährstoffarmut	Hochmoore, Streuwiesen	Fähigkeit zur Ausnützung geringer Nährstoffkonzentration «xeromorphe» Strukturen evtl. Ausnützung von tierischem Eiweiss (Carnivoren)
Trockenheit	Vegetationen auf wechsel-trockenen Böden	xeromorphe Strukturen
niederes pH (fast immer gekoppelt mit Sauerstoff- und Nährstoffarmut)	Hochmoore, <i>Pinus</i> - und <i>Betula</i> -Moorwälder	Unempfindlichkeit gegenüber Al- (und Mn-)Ionen

Einrichtungen vermögen die Wurzeln bis über 1,5 m in den vernässten Boden einzudringen. Aus mechanischen Gründen sind solche Hohlraumssysteme oft von Querwänden unterbrochen und deshalb nur beschränkt wirksam.

Die Atmung ist bei vielen Pflanzen nasser Standorte auch bei ganz geringen Konzentrationen von O₂ möglich und kann sogar unter anäroben Bedingungen vor sich gehen. LAING (1941) erwähnt, dass *Typha* bei einer Sauerstoffkonzentration im Boden von 4,5% und *Nuphar* bei einer solchen von 1,5% optimal gedeihen und dass eine höhere Sauerstoffkonzentration bereits hemmend wirkt. *Typha* kann unter anäroben Bedingungen Äthylalkohol bilden und bis 3% Alkohol ohne Schaden ertragen (LAING 1940, 1941). Verbreiteter dürfte die anärobe Atmung unter Bildung der ungiftigen Apfelsäure sein. CRAWFORD und TYLER (1969) beobachteten unter sauerstoffarmen Bedingungen im Gegensatz zu Pflanzen trockener Böden bei *Juncus effusus*, *Carex lasiocarpa* und *Senecio aquaticus* in den Wurzeln eine Anhäufung von Apfelsäure, die später unter dem Einfluss von Sauerstoff zu CO₂ abgebaut wird. Dieses Vermögen scheint vor allem für wechsellasse Böden günstig zu sein.

Zahlreiche Pflanzen nasser Standorte wurzeln nur oberflächlich und nützen die dort etwas sauerstoffreicheren Bodenschichten aus. Diese Pflanzen sind weniger spezialisiert und wachsen oft auch in nicht vernässten Böden oder besitzen nah verwandte Arten an nicht vernässten Standorten. Nach METSÄVAINIO (1931) wurzeln in Mooren 50% der Arten nie tiefer als 15 cm, und LÖTSCHERT (1964) fand in einzelnen baumlosen Hochmooren unterhalb 3 cm Tiefe nur noch tote

Wurzeln. Wenn aber die Wurzeln an der Oberfläche bleiben, kann das Nährstoffpotential des Bodens nur zum kleinsten Teil ausgenutzt werden. YERLY (1970) mass beispielsweise in Hochmooren unterhalb 1,5 m Tiefe ganz erhebliche Stickstoffmengen, die nicht oder nur durch vereinzelte Tiefwurzler ausgenutzt werden können. Bei oberflächlicher Wurzelung besteht für die Pflanze auch eine akute Austrocknungsgefahr.

Selbstverständlich können die Pflanzen in bezug auf ihr Verhalten gegenüber dem Sauerstoffmangel nicht streng in diese 3 Gruppen (Durchlüftungsspezialisten, Atmungsspezialisten, Flachwurzler) eingeteilt werden, da oft mehrere Einrichtungen miteinander kombiniert sind. So kann bei vielen Pflanzen, die normalerweise nicht auf vernässten Böden gedeihen, beobachtet werden, dass sie unter Sauerstoffmangel befähigt sind, vermehrt Lufthöhlen in Rhizomen und Wurzeln zu bilden. Andererseits können etwa *Salix*-Arten sowohl tiefe Wurzeln mit Luftkanälen als auch an der sauerstoffreicheren Wasseroberfläche ausge dehnte zusätzliche Wurzelsysteme bilden. Die Möglichkeit der Ausnützung geringer Sauerstoffkonzentrationen und der teilweise anäroben Atmung findet sich nicht nur bei Tiefwurzlern, sondern oft auch bei Flachwurzlern.

Nährstoffarmut

In zahlreichen Gesellschaften nasser Standorte bildet die Nährstoffarmut einen wesentlichen Extremfaktor. Die Pflanze muss die Fähigkeit haben, Nährstoffe noch in geringen Mengen auszunützen. Dieses Vermögen geht meist parallel mit einer allgemeinen Drosselung der Lebensvorgänge, mit *langsamem Wachstum*. Verschiedene Arten verhalten sich in dieser Beziehung verschieden. Als Beispiel seien 2 Arten aus der Familie der *Lemnaceae* erwähnt, die leicht unter kontrollierbaren Bedingungen zu halten sind (LANDOLT 1957). *Lemna gibba* wächst im allgemeinen rasch, aber bei niederen Nährstoffkonzentrationen wird die Vermehrung gering; *Wolffia arrhiza* vermag nicht so rasch zu wachsen, dafür aber noch bei sehr niederen Konzentrationen (Verhältnis der Wachstumsraten in normaler Hutnerlösung 5:3, in 100facher Verdünnung 3:5). Entsprechend ist *Lemna gibba* bei hohen Konzentrationen, *Wolffia arrhiza* bei niederen Konzentrationen konkurrenzfähig und in der Natur anzutreffen; das wirkt sich auch etwa in Gewässern aus, die zu Beginn der Vegetationsperiode nährstoffreich sind und später verarmen: Massenentwicklung von *Lemna gibba* wird abgelöst durch Massenentwicklung von *Wolffia arrhiza*. Wodurch das verschiedene physiologische Verhalten bedingt ist, wissen wir nicht.

Landpflanzen, die auf nährstoffarmen Böden wachsen, sind in der Regel *xeromorph gebaut*; sie besitzen eine dickere Kutikula, mehr Sklerenchym, kleine Blattflächen, die vorwiegend längs der Hauptnerven angeordnet sind (mehr Hauptgefäße pro Blattoberfläche), und mehr Spaltöffnungen pro Blattoberfläche. Dadurch ist eine raschere Wasserversorgung der Blattoberfläche gewährleistet, und die kutikuläre Transpiration wird zugunsten der stomatären herab-

gesetzt. Es mag erstaunen, dass die in Mooren vebreiteten xeromorphen Strukturen eindeutig mit der Nährstoffarmut und besonders der Stickstoffarmut in Beziehung stehen. Die Theorie von SCHIMPER über die physiologische Trockenheit der Moore konnte nicht bestätigt werden, spielen doch weder die Humussäuren noch die kühlen Bodentemperaturen eine grosse Rolle bei der Wasseraufnahme. Dagegen wurde von MÜLLER-STOLL (1947) gezeigt, dass bei vielen Pflanzen, die auf stickstoffarmen Böden wachsen, die xeromorphen Strukturen durch Stickstoffdüngung zum Verschwinden gebracht werden können.

Die xeromorphen Einrichtungen ermöglichen der Pflanze, den Wasserhaushalt zu regulieren, vermehrt zu transpirieren und dadurch vermehrt Nährionen aufzunehmen. Bei Pflanzen aus Mooren und Riedwiesen lässt sich allerdings die durch Trockenheit und die durch Stickstoffarmut bedingte Xeromorphie nicht genau trennen. Gerade die sehr oberflächlich wurzelnden Pflanzen müssen periodisch oder auch nur gelegentlich einmal unter sehr trockenen Bedingungen leben können. Die Fähigkeit, xeromorphe Strukturen bilden zu können, ist für viele Pflanzen Voraussetzung, dass sie in Streuwiesen und Mooren gedeihen können. Gegenüber verwandten Arten weisen Pflanzen nährstoffarmer Nassstandorte fast immer vermehrt Xeromorphiemerkmale auf (z.B. *Centaurea Jacea* L. in Fettwiesen, *C. angustifolia* Schrank in mageren Wiesen).

Bei der Artengruppe der *Cardamine pratensis* kann die normale Fettwiesensippe auch auf nährstoffreiche Nassböden übergehen. Auf nährstoffärmeren Nassböden ist sie dagegen gegenüber Sippen mit xeromorpheren Strukturen nicht konkurrenzfähig und kaum anzutreffen. Dort findet man Sippen mit zahlreichen kleinen Teilblättern. Umgekehrt gibt es in Fettwiesen meist nur Sippen, die unter günstigen Bedingungen grossflächige Blätter ausbilden können.

Niederes pH

Neben der Nährstoff- und der Sauerstoffarmut in sauren Moorböden muss auf die bei niederem pH hohe Löslichkeit einiger toxisch wirkender Stoffe hingewiesen werden, insbesondere auf Aluminium- und Manganionen. SPARKLING hat 1967 gezeigt, dass *Schoenus nigricans*, der nur selten in sauren Mooren wächst, bereits mit Aluminiumkonzentrationen von 0,55 mg/l zu 50% im Wurzelwachstum behindert wird, während die in sauren Mooren verbreitete *Molinia coerulea* erst bei 20mal höherer Konzentration gleichermassen reagiert.

Die physiologischen Grundlagen zum Verständnis der artmässigen Zusammensetzung von Nassbodengesellschaften sind heute noch recht mangelhaft. Bedeutend weiter sind wir in der soziologischen und standortkundlichen Forschung; aber auch hier bleibt noch einiges zu tun. Der vorliegende Band versucht, einige solcher Lücken zu schliessen, und will die Erforschung weiterer offener Fragen auf dem Gebiet der Nassbodenvegetation anregen.

Literatur

- COULT, D. A., 1964: Observation on gas movement in the rhizome of *Menyanthes trifoliata* L., with comments on the role of the endodermis. *J. Exp. Bot.* 15, 205–218.
- CRAWFORD, R. M. M., und TYLER, P. D., 1969: Organic acid metabolism in relation to flooding tolerance in roots. *J. Ecol.* 57, 235–244.
- FIRBAS, F., 1931: Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. *Jb. Wiss. Bot.* 74, 457–696.
- HAVRANEK, W., 1972: Über die Bedeutung der Bodentemperatur für die Photosynthese und Transpiration junger Forstpflanzen und für die Stoffproduktion an der Waldgrenze. *Angew. Botanik* 46, 101–116.
- LAING, H. E., 1940: Respiration of the rhizomes of *Nuphar advenum* and other water plants. *Am. J. Bot.* 27, 574–581.
- 1941: Effect of concentration of oxygen and pressure of water upon growth of rhizomes of semi-submerged water plants. *Bot. Gaz.* 102, 712–724.
- LANDOLT, E., 1957: Physiologische und ökologische Untersuchungen an Lemnaceen. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 67, 271–410.
- LÖTSCHERT, W., 1964: Vegetation, Trophiegrad und pflanzengeographische Stellung des Salemer Moores. *Beitr. Biol. Pflanzen* 40, 65–111.
- 1969: Pflanzen an Grenzstandorten. Fischer, Stuttgart, 167 S.
- METSÄVAINIO, K., 1931: Untersuchungen über das Wurzelsystem der Moorpflanzen. *Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo* 1, 417 S.
- MÜLLER-STOLL, W. R., 1947: Der Einfluss der Ernährung auf die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen. *Planta* 35, 225–251.
- SCHMEIDL, H., 1965: Oberflächentemperaturen in Hochmooren. *Wetter und Leben* 17, 87–97.
- SCULTHORPE, C. D., 1967: The biology of aquatic vascular plants. Arnold, London, 610 S.
- SPARLING, J. H., 1967: The occurrence of *Schoenus nigricans* in blanket bogs. *J. Ecol.* 55, 1–31.
- YERLY, M., 1970: Ecologie comparée des prairies marécageuses dans les Préalpes de la Suisse occidentale. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel*, 44, 119 S.