










Pflanzengesellschaft des Jahres 2023: Die Strandlingsrasen (*Littorelletea uniflorae* p.p.)

Plant Community of the Year 2023: Vegetation of amphibious plants in nutrient-poor waters (*Littorelletea uniflorae* p.p.)

Dominique Remy¹ * , Sabine Tischew² , Hartmut Dierschke³ ,
Thilo Heinken⁴ , Norbert Hölzel⁵ , Erwin Bergmeier³ ,
Simone Schneider^{6, 7} , Karsten Horn⁸  & Werner Härdtle⁹ 

¹Universität Osnabrück, FB5, AG Ökologie, Barbarastraße 13, 49076 Osnabrück, Germany;
²Hochschule Anhalt, FB Landwirtschaft, Ökotropologie und Landschaftsentwicklung, Strenzfelder Allee 28, 06406 Bernburg, Germany; ³Georg-August-Universität Göttingen, Albrecht-von-Haller Institut für Pflanzenwissenschaften, Abteilung für Vegetationsanalyse und Phytodiversität, Untere Karspüle 2, 37073 Göttingen, Germany; ⁴Universität Potsdam, Institut für Biochemie und Biologie, Maulbeerallee 3, 14469 Potsdam, Germany; ⁵Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Institut für Landschaftsökologie, Heisenbergstr. 2, 48149 Münster, Germany; ⁶Naturschutzsyndikat SICONA, 12, rue de Capellen, 8393 Olm, Luxemburg; ⁷Nationalmuseum für Naturgeschichte, 25, rue Münster, 2160 Luxemburg, Luxemburg; ⁸Büro für angewandte Geobotanik und Landschaftsökologie (BaGL), Frankenstraße 2, 91077 Dormitz, Germany; ⁹Leuphana Universität Lüneburg, Institut für Ökologie, Universitätsallee 1, 21335 Lüneburg, Germany
*Korrespondierender Autor, E-Mail: dremy@uos.de

Zusammenfassung

Um Themen des Schutzes von Pflanzengemeinschaften und ihrer Lebensräume wirksamer in der breiten Öffentlichkeit zu kommunizieren, wird seit 2019 von der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft (FlorSoz) die „Pflanzengesellschaft des Jahres“ ausgerufen und ein erläuternder Text veröffentlicht. Damit sollen politische und administrative Entscheidungs- und Umsetzungsprozesse zur Erhaltung der Vielfalt von Ökosystemen und Pflanzengesellschaften in Deutschland gezielt unterstützt werden. Für das Jahr 2023 wurde die amphibische Vegetation oligotropher Flachgewässer (Strandlings-Gesellschaften; *Littorelletea uniflorae* p.p.) ausgewählt. Sie gehören zu den durch Eutrophierung, Flächenrückgang und Klimawandel besonders bedrohten Pflanzengesellschaften Deutschlands. Es sind deshalb dringend Maßnahmen zum Schutz und zur Wiederherstellung notwendig. Dieser Artikel gibt einen kurzen Überblick zur naturschutzfachlichen Bedeutung von Strandlingsrasen, zu ihrer floristisch-soziologischen Erforschung und Gliederung, zu ihrer Ökologie sowie zu Ursachen ihres Rückgangs und geeigneten Erhaltungsmaßnahmen.

Abstract

In order to communicate issues relating to the protection of plant communities and their habitats more effectively to the general public, the Floristisch-Soziologische Arbeitsgemeinschaft (FlorSoz) has proclaimed a “Plant Community of the Year” since 2019 and an explanatory text is published. This is intended to point out communities that are critically endangered, to provide targeted support for

political and administrative decision-making and implementation processes for the conservation of the diversity of ecosystems and plant communities in Germany. For the year 2023, the vegetation of amphibious plants in nutrient-poor lowland waters (*Littorelletea uniflorae* p.p.) has been selected. Such vegetation of *Littorella* and related plant communities is threatened with extinction in Germany due to eutrophication, habitat loss and climate change. Protection and restoration measures are therefore urgently needed. This article provides a brief overview of the conservation significance of the *Littorelletea* vegetation, their floristic-sociological characteristics, main drivers for their decline and suitable countermeasures.

Keywords: Amphibious plant, aquatic vegetation, endangered biotope, Germany, isoetid plant, lake, *Littorella uniflora*, *Lobelia dortmanna*, mesotrophic, nature conservation, oligotrophic, pond, shore

1. Einleitung

Themen des Naturschutzes müssen stärker und öffentlichkeitswirksamer in die Gesellschaft und Politik getragen werden, damit sie bei künftigen Entscheidungsprozessen mehr Beachtung finden. Als ein wirksames Instrument dafür hat sich die Ernennung einzelner Arten wie der „Baum des Jahres“ oder „Vogel des Jahres“ erwiesen. Der Vorstand der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft (FlorSoz) hat deshalb beschlossen, ab 2019 eine „Pflanzengesellschaft des Jahres“ auszurufen, die besonderen Schutz verdient. Für das Jahr 2023 wurde die amphibische Vegetation in oligotrophen Flachgewässern (Strandlings-Gesellschaften; *Littorelletea uniflorae* p.p.) ausgewählt.

2. Warum die Strandlingsrasen als Pflanzengesellschaft des Jahres?

Die Strandlingsrasen gehören zur Vegetationsklasse der *Littorelletea uniflorae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946, die aus amphibischen bis subaquatischen, niedrigwüchsigen, ausdauernden Pioniergesellschaften besteht. Diese relativ artenarmen Gesellschaften haben hohe Ansprüche an Oligotrophie, also an eine extreme Nährstoffarmut und an eine moderate Gewässerdynamik. Sie sind inzwischen sehr selten, da sie durch intensive Landnutzung, Grundwasserabsenkung, Nährstoffeinträge und zunehmend auch durch den Klimawandel unter Druck geraten und verschwinden. Die Rote Liste der gefährdeten Biotoptypen Deutschlands (FINCK et al. 2017) weist die Gewässertypen, die Strandlingsrasen beherbergen können, als von vollständiger Vernichtung bedroht und zudem als schwer regenerierbar aus. Außerdem charakterisieren die Strandlingsrasen mit ihrer engen ökologischen Amplitude die hochgradig gefährdeten aquatischen Lebensraumtypen 3110 und 3130 der europäischen FFH-Richtlinie (EU 1992, SSYMANK et al. 2021).

3. Strandlingsrasen und ihre Verbreitung

Die bestimmenden Arten der Strandlingsrasen im engeren Sinne sind die Isoëtiden (Definition s. u.), wie der namengebende Europäische Strandling (*Littorella uniflora*), die Wasser-Lobelia (*Lobelia dortmanna*) und das Gewöhnliche Brachsenkraut (*Isoëtes lacustris*). Bereits BROCKHAUSEN (1900/1901) merkte an: „Auf den Mooren Norddeutschlands und Dänemarks bildet *Lobelia* gewöhnlich mit *Littorella* und *Isoëtes* einen Pflanzenverein“. Diese Arten haben zusammen mit dem Igelsporigen Brachsenkraut (*Isoëtes echinospora*) ein weitgehend gemeinsames Areal bzw. eine zirkumpolare (temperat-boreal) ozeanische Verbreitung (vgl. MEUSEL & JÄGER 1992) und ihr europäisches Hauptverbreitungsgebiet in Skandinavien (VÖGE 1989). Sie besiedeln oligotrophe, sehr klare und gleichzeitig teilweise

extrem CO₂-arme Gewässer (SMOLDERS et al. 2002). Von diesen Arten hat nur noch der etwas weniger anspruchsvolle Europäische Strandling nennenswerte Vorkommen, doch auch diese Art ist in Deutschland selten und stark gefährdet.

Strandlingsrasen bilden einen oft nur relativ schmalen, weitgehend nicht beschatteten Vegetationsstreifen knapp unterhalb und in der Wasserwechselzone am Ufer nährstoffarmer bis mäßig nährstoffreicher Klarwasserseen sowie Heide- und Moorgewässer, begrenzt von tieferem Wasser einerseits und Gebüsch, Mooren bzw. Röhrichten andererseits (Abb. 1a). In sehr flachen oder flacheinfallenden Gewässern können sie dagegen auch großflächig auftreten. Die Strandlingsrasen sind als Vegetation unscheinbar, da von den kennzeichnenden Arten nur sechs auffälligere Blüten oder Blütenstände ausbilden, wie u.a. die Lobelie (Abb. 1b). Es dominieren unauffällige lockere bis dichte, niedrigwüchsige Unterwasserrasen mit grasartigen und isoëtiden Wuchsformen. Typische Beispiele der *Littorelletea*-Vegetation und ihrer Schichtung zeigen die Profildarstellungen von VAHLE (2003). Die Isoëtiden bilden als gemeinsames Merkmal relativ stabile und ausdauernde Grundrosetten aus schmalblättrigen bis nadel- oder pfriemförmigen Blättern mit ausgeprägten Aerenchymen aus. Diese Wuchsform ist als Anpassung an die jahreszeitlichen, ausgeprägten Wasserspiegelschwankungen zu verstehen, die längere Überflutung im Winterhalbjahr, wie auch längere Trockenphasen im Spätsommer hervorrufen. In den Trockenphasen können sich Arten wie *Littorella uniflora* (Abb. 2a) oder *Lobelia dortmanna* generativ vermehren. Nach JOHN et al. (2011) gelangt *Littorella uniflora* erst nach einer Trockenphase von mehr als zehn Wochen zur Samenreife. Einige Arten, wie auch der Strandling, breiten sich außerdem durch klonales Wachstum über Ausläufer vegetativ aus und sind dadurch von den Wasserspiegelschwankungen weniger abhängig.

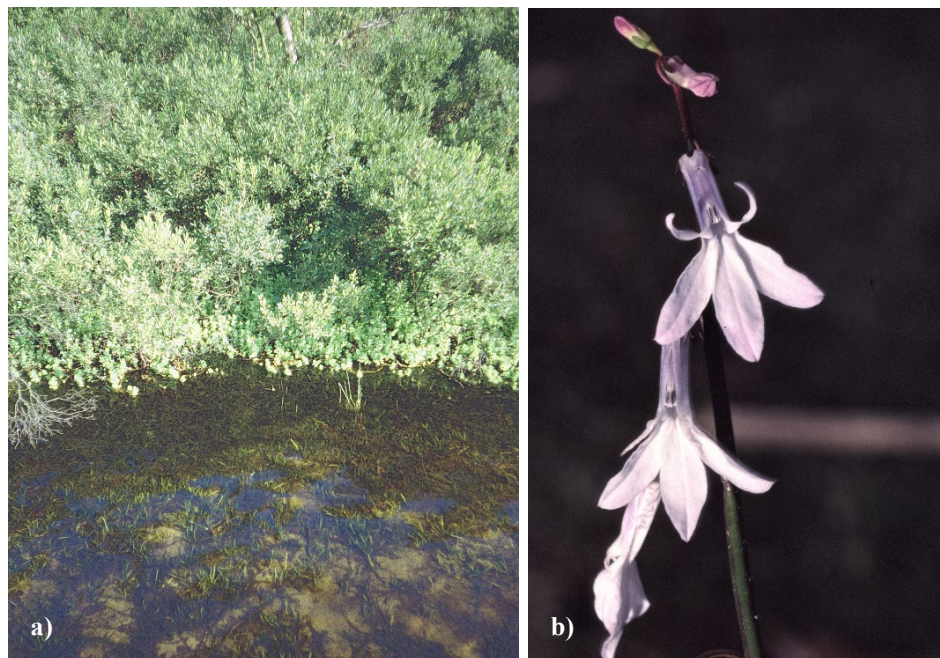


Abb. 1. a) Lockere submerse *Littorella uniflora* Rasen im Kontakt zu einem *Myrica gale* Gebüsch (Erdfallsee, NSG HI. Meer) (Foto: D. Remy, 1999). **b)** Blüten von *Lobelia dortmanna* (Foto: A. Kratochwil, 2002).

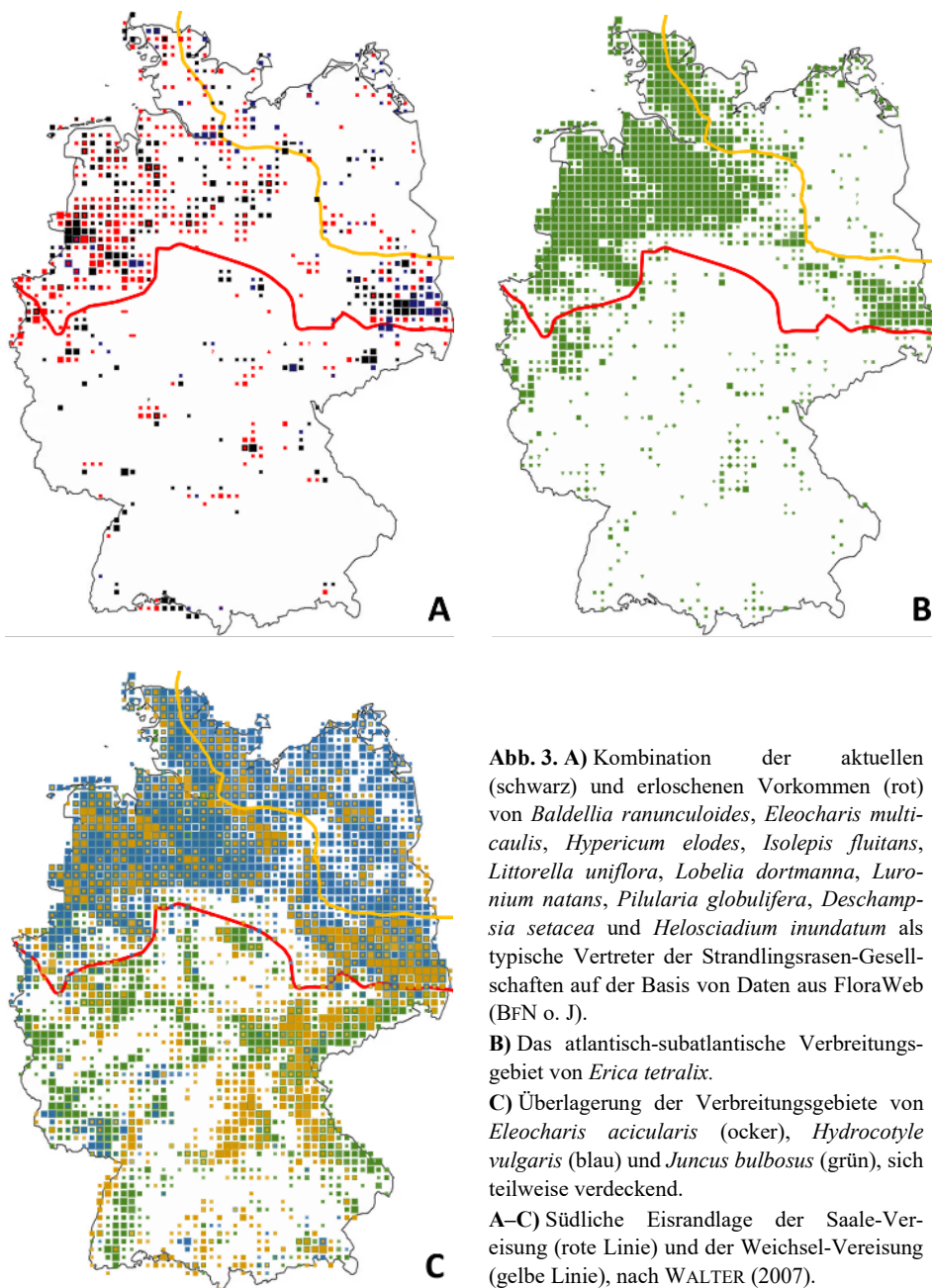


Abb. 2. a) *Littorella uniflora* blühend (Foto: D. Remy). **b)** *Eleocharis acicularis*-Dominanzbestand auf einem durch Wasservögel eutrophierten Standort am Gülper See (Untere Havelniederung) (Foto: J. Heimann, 09.08.2022).

Die produktionschwachen Strandlingsrasen dominierten früher das flache, amphibische Litoral oligotropher, basenarmer aber meist nur schwach saurer, da CO₂-armer Gewässer (POTT 1983). Sie besiedeln überwiegend sandigen bis kiesigen Rohboden (Protopedon) oder seltener auch nährstoffarme torfige Substrate. In Deutschland sind die ehemals verbreiteten Vorkommen mit den charakteristischen Arten überwiegend im kühl-ozeanisch geprägten Tiefland im Nordwesten sowie östlich der Elbe im Grenzgebiet zwischen Brandenburg und Sachsen konzentriert, der ehemals von Heide- und Moorflächen geprägten „Lausitzer Insel“ (MILTZER 1942). Neben den klimatischen Einflüssen spielen die nährstoffarmen, sauren quartären Sande der Altmoränenlandschaften als Ausgangssubstrat eine wichtige Rolle. Diese befinden sich überwiegend zwischen der südlichsten Eisrandlage der Saale-Vereisung und der maximalen Eisrandlage der Weichsel-Vereisung (WALTER 2007; vgl. Abb. 3). Sie beherbergen wesentliche Teile der erloschenen und rezenten Vorkommen des von MÄKIRINTA (1989) mittels numerischer Methoden bestätigten Artenkerns der *Littorelletea*. Daneben gibt es kleinere Vorkommen, die in die montane und subalpine Stufe sowie bis in (sub)kontinentale Bereiche vorstoßen. Bezeichnenderweise deckt sich das überwiegend sommerkühle und niederschlagsreiche atlantisch-subatlantische Areal von *Erica tetralix* in Deutschland weitgehend mit dem Hauptvorkommen der wichtigsten Vertreter der Strandlingsrasen. Die Glockenheide und die Isoëtiden meiden zudem die von Lehm geprägten und damit eher etwas nährstoffreicheren Bereiche der Altmoränenlandschaften und die lößbedeckten Randlagen der angrenzenden Mittelgebirge (Abb. 3a, b). Einige andere Kennarten aus der Klasse der *Littorelletea*, wie *Eleocharis acicularis* (Abb. 2b), *Hydrocotyle vulgaris* oder *Juncus bulbosus*, haben dagegen eine weniger enge Bindung an Klima und Substrat (Abb. 3c) und sind auch weniger gefährdet (s. Tab. 1). Teilweise kommen diese, wie *Myriophyllum alterniflorum* und *Potamogeton polygonifolius*, auch in oligotraphenten Wasserpflanzen-Gesellschaften der *Potamogetonetea* vor. Ihre Verbreitungsgebiete in Deutschland zeigen damit auch eine geringere Bindung an die von Isoëtiden dominierten Strandlingsrasen im engeren Sinne. So können diese Arten, allerdings auch der Strandling selbst, durchaus etwas nährstoffreichere, also mesotrophe Gewässer über silikatischem oder karbonatischem Ausgangsgestein besiedeln, solange ausreichend häufige oder ausgeprägte Wasserspiegelschwankungen das Vordringen konkurrierender Arten verhindern. Heutzutage finden Strandlingsrasen Sekundärlebensräume im Uferbereich künstlicher Gewässer, wie Tagebaurestseen, Trinkwassertalsperren, Bergbauteiche oder extensiv genutzte Fischteiche.

4. Soziologische Gliederung und aktuelle Vorkommen

Eine Diskussion der Untergliederung der Klasse der *Littorelletea uniflorae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946 bzw. der Ordnung *Littorelletalia uniflorae* Koch ex Tx. 1937 ist nicht Gegenstand dieses Beitrages, ebenso wenig die Abgrenzung gegenüber den Zwergbinsen-Gesellschaften. Nach MUCINA et al. (2016) und BERGMIEIER (2020) werden auch die oligotraphenten Wasserschlauch-Gesellschaften (*Utricularietea intermedio-minoris* Pietsch 1965) einbezogen. Wir orientieren uns weitgehend an älteren Darstellungen von DIERBEN (1975), PIETSCH (1977), SCHAMINÉE et al. (1992), POTT (1995) sowie DE FOUCAULT (2010) und fokussieren dabei hauptsächlich auf die von Isoëtiden geprägten Syntaxa, wohlwissend, dass die Pflanzengesellschaften vielfach aus einem Konglomerat helophytischer, amphibischer und aquatischer Arten unterschiedlichster Wuchsformen bestehen. So ist anzumerken, dass die hier als *Littorelletea* zusammengefassten Gesellschaften und ihre Kennarten in der als Eulitoral bezeichneten amphibischen Zone schwerpunktmäßig durchaus



leicht ökologisch unterschiedliche Standorte einnehmen. Ein Teil der Kennarten besiedelt das Geolitoral, also den Bereich zwischen der Hochwassermarke und dem mittleren bis niedrigen Wasserstand. Andere Kennarten, wie die Brachsenkräuter, findet man dagegen eher im Hydrolitoral, also in der nur sporadisch trockenfallenden Zone und auch noch im oberen Bereich des unmittelbar anschließenden, ständig wasserbedeckten Sublitorals bis in

etwa 2 Meter Tiefe. Hier kommt es zu Vergesellschaftungen mit Makrophyten wie *Myriophyllum alterniflorum*. Diese Situation führt nicht selten zu Vegetationsaufnahmen, die Durchdringungen von helophytischen und amphibischen bzw. amphibischen und aquatischen Gesellschaften repräsentieren und eine Abgrenzung bzw. Zuordnung der Assoziationen erschweren.

Die hier behandelten Gesellschaften lassen sich im Wesentlichen vier Verbänden zuordnen (s. auch MUCINA et al. 2016, BERGMEIER 2020):

- *Littorellion uniflorae* Koch ex Klika 1935 – Amphibische Strandlings-Uferrasen mäßig nährstoffarmer flacher Gewässer des temperaten und borealen Europas.
- *Lobelion dortmannae* Vanden Berghen 1964 – Atlantisch geprägte amphibische Wasser-Lobelien- und Brachsenkraut-Vegetation nährstoffarmer und extrem klarer Gewässer.
- *Hyperico elodis-Sparganion* Br.-Bl. et Tx. ex Oberd. 1957 – Atlantisch geprägte amphibische Wassernabel-Igelschlauch-Ufervegetation mäßig nährstoffarmer Gewässer.
- *Deschampsion littoralis* Oberd. et Dierßen in Dierßen 1975 – Pionierartige Ufer-schmielen-Vegetation des eher trockenen Geolitorals großer Seen am Alpenrand, z. B. am Bodensee.

Wie der Gefährdungsgrad der beteiligten Arten vermuten lässt (Tab. 1), sind zumindest etwa kennartenreichere Ausbildungen der Pflanzengesellschaften der *Littorelletea* extrem gefährdet und entsprechend selten in der heutigen Landschaft zu finden. Am ehesten treten noch Dominanzgesellschaften in Erscheinung, entweder als Erstbesiedler nährstoffarmer, sandiger Ufer oder als Abbaustadien von Strandlingsrasen. Solche Abbaustadien, die dann u. U. auch schon zu anderen Vegetationseinheiten vermitteln, bildet die *Juncus bulbosus*-Gesellschaft (*Ranunculo flammulae-Juncetum bulbosi* Oberdorfer 1957). Die Zwiebel-Binse mit ihrer vergleichsweise weiten ökologischen Amplitude verträgt Versauerung und kann zusammen mit Torfmoosen zur Vegetation der dystrophen Moorschlenken überleiten. Ebenso können sich großflächige Rasen des Strandlings z. B. an extensiv bewirtschafteten Teichufer (FISCHER & KILLMANN 2018) oder an alten Talsperren im Oberharz (WEGENER 1968, TEICKE & BAUMANN 2010) ausbilden. Für den Dechsendorfer Weiher bei Erlangen nannte REINSCH (1858) seinerzeit *Littorella uniflora* als häufigste Pflanze, die im Flachwasser große, dichte Bestände bildete so „dass man im Wasser herumgehend wie auf einer Wiese“ ging (FRANKE 1986). Solche weitgehend monotypischen Bestände, wie auch am Bültsee (Abb. 4a) bilden eine Art Dauerpionierstadium, die *Littorella uniflora*-Gesellschaft (*Eleocharito-Littorelletum uniflorae* Chouard 1924), die als Rumpfgesellschaft zu werten ist (POTT 1995). Die etwas weitere ökologische Amplitude des Strandlings lässt auch Vorkommen in basenreicheren Gewässern zu, wie dem Schöhsee in Schleswig-Holstein (GARNIEL 2002) oder zusammen mit *Juncus bulbosus* in Dünentälern der Nordseeinseln (PETERSEN 2000). Solche Dominanzgesellschaften sind nicht nur im Tiefland vertreten, sondern auch außerhalb des atlantischen Klimabereichs in den montanen Lagen der silikatischen Mittelgebirge. Vorkommen der *Littorella uniflora*-Gesellschaft gab oder gibt es im Bereich der Westerwälder Seenplatte, im Bereich des Vogelsbergs, in der Wahnbach-Talsperre im Bergischen Land (DIEKJOBST 1986), im Weinfelder Maar (STELZER 2003) und im südlichen Hoch-Schwarzwald sowie ebenso am Bodensee.

Zu den heute seltenen und gefährdeten Ausprägungen der Strandlingsrasen mit Isoëtiden oder Grasartigen gehören die folgenden Pflanzengesellschaften, deren Kennarten der Tabelle 1 zu entnehmen sind. Die atlantisch boreal verbreitete Brachsenkraut-Wasser-Lobelien-Gesellschaft (*Isoëto-Lobelietum* R. Tx. 1937; *Lobelion dortmannae*) ist inzwischen

Tabelle 1. Kennarten der *Littorelletea* und ihr aktueller Gefährdungsstatus.

* POTT (1995) & MUCINA et al. (2016), ** Daten aus FloraWeb (BfN o.J.), *** LUGV BRANDENBURG (2011).

Kennarten+C1:H22	<i>Littorelletea uniflorae</i> Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946 bzw. der Ordnung <i>Littorelletalia uniflorae</i> Koch ex Tx. 1937 Zuordnung der Kennarten *	Gefährdungs- kategorie**	Aktuelle Bestandsituation**	Langfristiger Bestandstrend**	Wuchsform***
<i>Baldellia ranunculoides</i> Igelschlauch	KC, VC <i>Hyperico elodis-Sparganion</i> Br.-Bl. et Tx. ex Oberd. 1957	2	ss	<<	
<i>Deschampsia rhenana</i> Bodensee-Schmiele	VC <i>Deschampsion litoralis</i> & AC <i>Eleocharitetum multicaulis</i>	1	es	<	grasartig
<i>Deschampsia setacea</i> Borstblatt-Schmiele	AC <i>Eleocharitetum multicaulis</i> Allorge 1922 em. R. Tx. 1937	2	es	<<	grasartig
<i>Eleocharis acicularis</i> Nadel-Sumpfsimse	VC <i>Littorellion uniflorae</i> Koch ex Klika 1935	V	mh	<	Isoetiden
<i>Eleocharis multicaulis</i> Vielstänglige Sumpfsimse	KC & AC <i>Eleocharitetum multicaulis</i> Allorge 1922 em. R. Tx. 1937	2	s	<<	grasartig
<i>Helosciadium inundatum</i> Untergetauchter Sumpfschirm	KC & <i>Apium inundatum</i> -Gesellschaft	2	s	<<	
<i>Hydrocotyle vulgaris</i> Gewöhnlicher Wassernabel	VC <i>Hyperico elodis-Sparganion</i> Br.-Bl. et Tx. ex Oberd. 1957	*	h	<	
<i>Hypericum elodes</i> Sumpf-Hartheu	VC <i>Hyperico elodis-Sparganion</i> Br.-Bl. et Tx. ex Oberd. 1957	2	ss	<<	
<i>Isoëtes echinospora</i> Igelsporiges Brachsenkraut	VC <i>Littorellion uniflorae</i> Koch ex Klika 1935 & AC <i>Isoëtetum echinosporae</i> W. Koch 1926	1	es	<	Isoetiden
<i>Isoëtes lacustris</i> Gewöhnliches Brachsenkraut	VC <i>Littorellion uniflorae</i> Koch ex Klika 1935 & AC <i>Isoëto-Lobelietum</i> R. Tx. 1937	2	ss	<<	Isoetiden
<i>Isolepis fluitans</i> Flutende Schuppensimse	AC <i>Scirpetum fluitantis</i>	2	s	<<	grasartig
<i>Juncus bulbosus</i> Zwiebel-Binse	KC & <i>Juncus bulbosus</i> -Gesellschaft	*	h	<	Isoetiden
<i>Littorella uniflora</i> Europäischer Strandling	KC & <i>Littorella uniflora</i> -Gesellschaft	2	s	<<	Isoetiden
<i>Lobelia dortmanna</i> Wasser-Lobelia	VC <i>Lobelion dortmannae</i> Vanden Berghen 1964 AC <i>Isoëto-Lobelietum</i> R. Tx. 1937	1	es	<<	Isoetiden
<i>Luronium natans</i> Schwimmendes Froschkraut	KC; Art im Anhang IV FFH-Richtlinie	2	s	<<	
<i>Myriophyllum alterniflorum</i> Wechselblütiges Tausendblatt	<i>Myriophyllum alterniflorum</i> -Rumpfgesellschaft	2	s	<<	
<i>Pilularia globulifera</i> Gewöhnlicher Pillenfarn	AC <i>Pilularietum globuliferae</i>	2	s	<<	Isoetiden
<i>Potamogeton polygonifolius</i> Knöterich-Laichkraut	KC	3	mh	<<	
<i>Ranunculus ololeucos</i> Reinweißer Wasser-Hahnenfuß	VC <i>Hyperico elodis-Sparganion</i> Br.-Bl. et Tx. ex Oberd. 1957 & AC <i>Ranunculetum ololeuci</i>	2	ss	<	
<i>Subularia aquatica</i> Pfriemenkresse	AC <i>Isoëtetum echinosporae</i> W. Koch 1926	0	ex	zuletzt 1973	Isoetiden

0 = ausgestorben oder verschollen, 1 = vom Aussterben bedroht, 2 = stark gefährdet, 3 = gefährdet, V = Vorwarnliste, * ungefährdet.

ex = ausgestorben oder verschollen, es = extrem selten, ss = sehr selten, s = selten, mh = mäßig häufig, h = häufig.

<< = starker Rückgang, < = mäßiger Rückgang

in Deutschland extrem selten, während sie beispielsweise an der Westküste von Schottland und Irland (FARMER 1989, ROBE & GRIFFITHS 1998) und in Süd-Skandinavien (VÖGE 1989, HORST et al. 1996) weiterhin verbreitet vorkommt. Vorkommen, die noch alle drei oder zumindest zwei Kennarten gleichzeitig enthalten, sind in Deutschland mittlerweile sehr selten. Der Ihsee bei Bad Segeberg ist inzwischen das einzige aktuelle Gewässer in



Abb. 4. a) *Littorella uniflora* bildete großflächige, geschlossene submerse Rasen im Bültsee (Foto: D. Remy, 1987). **b)** Blühender *Lobelia dortmanna* Bestand im „Saal“ bei Trauen, einem inzwischen ausgetrockneten Lobelien-Heideweiher auf dem Truppenübungsplatz Munster-Süd (Foto: H.-J. Hahn, 1987).

Schleswig-Holstein mit allen drei Arten (LENZEWSKI & JENSEN 2019). Das liegt u. a. an dem relativ kleinen südlichen Teilareal von *Lobelia dortmanna* (Abb. 4b) in Mitteleuropa. Es erstreckt sich im Westen von Belgien bzw. vom Mündungsgebiet der Maas nach Osten bis in die Höhe von Cuxhaven und nordwestlich einer Linie, die durch das nördliche Nieder-rheinische Tiefland und die Sandgebiete der Westfälischen Tieflandbucht verläuft. Weiter nordöstlich gibt es weitere zerstreute Vorkommen im Raum Hamburg und Schleswig-Holstein und dann erst wieder zwischen Oder und Weichsel (vgl. RÖMER 1913, VAHLE 1990, KLOSOWSKI 1994). Schon in den 1950er Jahren werden von RUNGE (1955) für Westfalen nur noch wenige Vorkommen genannt, ebenso von ALTEHAGE (1957) für das benachbarte Niedersachsen, wo die Art früher in nährstoffarmen Heidetümpeln nicht selten war. Aktuell ist die Art in Westfalen verschollen und es gibt nur noch wenige Nachweise in Niedersachsen und Schleswig-Holstein. Die zweite Kennart *Isoëtes lacustris* ist circumpolar verbreitet und hat in Deutschland ein disjunktes Areal, mit Vorkommen im norddeutschen Tiefland einerseits und in den Hochlagen des Schwarzwaldes andererseits, wo im Titisee und Feldsee noch größere Bestände vorkommen. Die wenigen rezenten Vorkommen der strukturell verwandten Brachsenkraut-Gesellschaft (*Isoëtetum echinosporae* W. Koch 1926) sind auf die Hochlagen des Südschwarzwaldes und dort auf den Titisee und Feldsee beschränkt (HORN & PÄTZOLD 1999). Sie wurden von LANG (1955) als spätglaziale Relikte eingestuft, was sich mit Nachweisen von *Isoëtes echinospora* für das Boreal in Sedimenten des Otterstedter Sees bei Bremen deckt (MÜLLER 1970). Durch die Besiedlung auch des Hydrolitorals bis in etwa 2 Meter Tiefe sind diese beiden Gesellschaften auch regelmäßig mit oligotraphenten Makrophyten, wie *Myriophyllum alterniflorum*, *Potamogeton gramineus*, *Sparganium angustifolium* oder Armleuchteralgen (*Chara* spp. und *Nitella* spp.) vergesellschaftet.

Während die Wasser-Lobelia und das Brachsenkraut heute weitestgehend fehlen, können verbliebene Bestände mit *Littorella uniflora* und *Eleocharis multicaulis* sowie *Hypericum elodes* (Abb. 5a, b) als Relikte der Brachsenkraut-Lobelien-Gesellschaft aufgefasst werden. Sie werden heute zum *Hyperico-Sparganium* gerechnet, wobei das Sumpf-Johanniskraut nur das obere Geolitoral besiedelt und damit häufig in direkter Konkurrenz zu den Röhrichten oder Gebüschern steht. Auch diese Bestände werden in Deutschland ohne weitere Schutzmaßnahmen in absehbarer Zeit komplett verschwinden oder bestenfalls in Richtung der oben genannten Dominanzgesellschaften abgebaut werden.

Zu diesem Verband gehören weitere von niedrigwüchsigen Isoëtiden bzw. Grasartigen geprägte Gesellschaften, die häufig oligo- aber auch mesotrophe und nicht extrem CO₂-arme Gewässer besiedeln und hier nur kurz Erwähnung finden sollen. Sie sind alle dem Geolitoral zuzuordnen und dann häufig von Arten der angrenzenden Röhrichte durchdrungen.

Die meist fast monotypisch von *Pilularia globulifera* aufgebaute Pillenfarn-Gesellschaft (*Pilularietum globuliferae* R. Tx. ex Th. Müller & Görs 1960) überzieht die Flachwasserzone oligo- bis mesotropher Gewässer als niedrigwüchsiges, fädiges oft flutendes Geflecht (POTT 1995) und kann auch als unbeständig auftretende Pioniervegetation junger Gewässer angesehen werden (Abb. 6a, b). Die Gesellschaft der Vielstängeligen Sumpfsimse (*Eleocharitetum multicaulis* Allorge 1922 em. R. Tx. 1937) erscheint in der Wasserwechselzone auch über Mudden oft als dichter Rasen oder niedriges Röhricht aus *Eleocharis multicaulis*, begleitet von *Deschampsia setacea*. Sie kann bei regelmäßig auftretenden und ausreichend langen Trockenphasen Dauerpionierstadien bilden (POTT 1995) oder geht bei Versauerung in Torfmoos-reiche Stadien über (KAPLAN 2005). Die ebenfalls niedrigwüchsige



Abb. 5. a) *Hypericum elodes* (NSG Hl. Meer) (Foto: D. Remy). **b)** *Hypericum elodes* Bestand in einem Heidesee im Gildehauser Venn (Foto: H. Dierschke, 1984).



Abb. 6 a) *Pilularia globulifera* submers bei Fürstenau, LK Osnabrück (Foto: D. Remy, 1996).
b) *Pilularia globulifera* mit Sporokarprien. Ehemalige Sandentnahme-Stelle bei Röhrach, Mittelfranken (Foto: K. Horn, 1997).

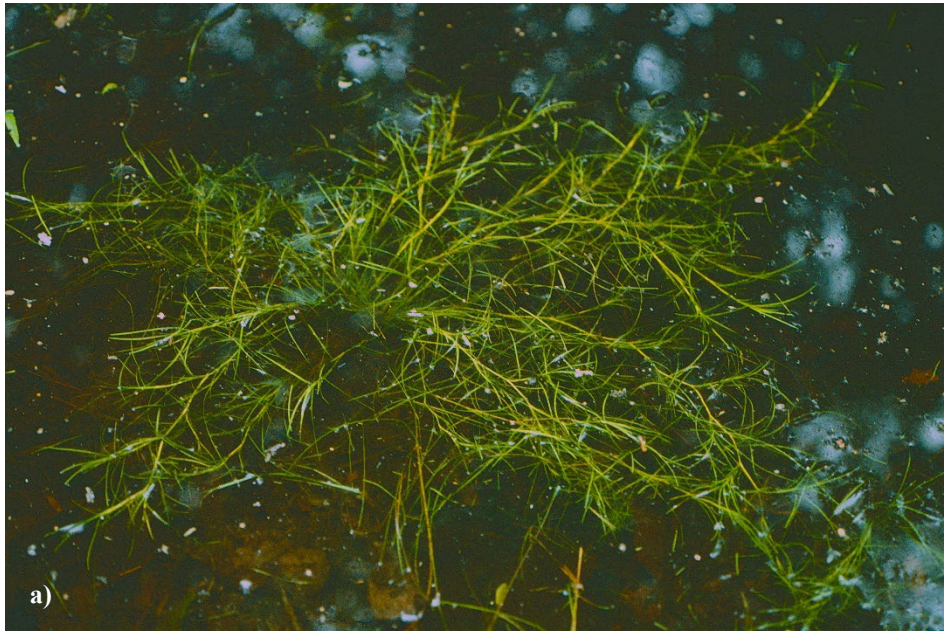


Abb. 7. a) *Isolepis fluitans* flutend in der Gellendorfer Mark Münsterland (Foto: H. Dierschke, 1983).
b) *Isolepis fluitans* „Röhrricht“ Gildehauser Venn (Foto: H. Dierschke, 1984).

Gesellschaft der Flutenden Schuppensimse, *Isolepis fluitans* (*Scirpetum fluitantis* Allorge 1922) besiedelt dys- bis mesotrophe Flachgewässer und verträgt auch leichte Strömung (Abb. 7a, b).

Submerse niedrige, sehr feine, teilweise sehr lockere bis teppichartig, dichte gelbgrüne Rasen kennzeichnen die Nadelsimsen-Gesellschaft (*Littorello-Eleocharitetum acicularis* Jouanne 1925; *Littorellion*), die im klaren Wasser über humosem Schlamm ein rein vegetatives Dauerstadium bilden kann. Die endemische Vegetation der Bodensee-Strandschmielen-Gesellschaft (*Deschampsietum rhenanae* Oberd. 1957; *Deschampsion littoralis*) besiedelt das oligotrophe, kiesige Eulitoral und ist im Gegensatz zu den übrigen Gesellschaften der Strandlingsrasen eher als helophytische Vegetation des oberen Geolitorals zu betrachten, die längere Überflutungsphasen erträgt und dadurch vor Konkurrenz geschützt ist.

5. Standort und Anpassungen

Die Besonderheiten der Standorte und die damit verbundene Gefährdung der Arten der *Littorelletea* hat eine Vielzahl standortkundlicher und ökophysiologischer Untersuchungen hervorgebracht. *Littorella uniflora* und *Lobelia dortmanna* verfügen über eine arbuskuläre Mykorrhiza, deren Dichte und Intensität mit der einer typischen Grünlandvegetation vergleichbar ist (NIELSEN et al. 2004). Die Mykorrhiza bei *Littorella uniflora* hat einen positiven Effekt auf die Speicherung von N und P in den Pflanzen bei sehr niedrigen Nährstoffkonzentrationen im umgebenden Wasser und fördert damit die Entwicklung der Biomasse (ANDERSEN & ANDERSEN 2006). Solche Symbiosen ermöglichen es Isoëtiden, besser und konkurrenzfrei auf dem nährstoffarmen Sediment oligotropher Gewässer zu wachsen. Der Humusgehalt von Sandrohböden in dynamischen Uferbereichen oligotropher Gewässer liegt unter 1 %. Dabei ist die Intensität der Mykorrhiza in oligotrophen Seen höher als in mesotrophen (MOORA et al. 2016).

Isoëtiden besiedeln hauptsächlich Sedimente mit geringem Redoxpotential (vgl. SAND-JENSEN et al. 2005) und haben, wie die meisten Helophyten und Schwimmblattpflanzen, ausgeprägte Aerenchyme, die bis in die Wurzeln reichen. Die ökophysiologische Besonderheit der Isoëtiden ist die Fähigkeit zur O₂-Abgabe über die gesamte Wurzeloberfläche in die umgebende Rhizosphäre, die so mit Sauerstoff angereicht wird. Die Freisetzung von O₂ aus den Wurzeln von *Littorella uniflora* oder *Lobelia dortmanna* stimuliert die Nitrifikation und die gekoppelte Nitrifikation-Denitrifikation. Damit kommt es in der Flachwasserzone oligotropher Gewässer in der Rhizosphäre der Isoëtiden zu einer Stickstoffmobilisation bei gleichzeitiger Denitrifikation nicht genutzten Stickstoffs (RISGAARD-PETERSEN & JENSEN 1997). So können diese Arten bei insgesamt sehr niedrigen Stickstoffkonzentrationen in den Gewässern Stickstoff mobilisieren, ohne dabei die Gesamtkonzentration an verfügbarem Stickstoff wesentlich zu erhöhen (vgl. SCHUURKES et al. 1986).

Lobelia dortmanna kann im Gegensatz zu anderen Makrophyten nur das im Wasser gelöste CO₂ aufnehmen (GESSNER 1959), was in kalkarmen Gewässern ein Problem sein kann, da es dort kein oder kaum ein Kalk-Kohlensäure-Gleichgewicht gibt, das CO₂ nachliefern könnte. Untersuchungen zur räumlich-zeitlichen Dynamik von O₂ und CO₂ in der Rhizosphäre von *L. dortmanna* ergaben dort tagsüber, also während der Photosynthese, im Sediment eine O₂-Freisetzung bei gleichzeitiger CO₂-Aufnahme. Durch die O₂-Freisetzung wird die mikrobielle CO₂-Abgabe und damit auch die Mineralisierung in der

Umgebung der Wurzeln stimuliert und damit das Angebot an anorganischem Kohlenstoff für die Photosynthese erhöht, indem ein CO₂-Reservoir in der Rhizosphäre aufgebaut wird (LENZEWSKI et al. 2018). Auch die Zunahme der Sprossbiomasse bei *Littorella uniflora* steht in engem Zusammenhang mit höheren CO₂ Konzentrationen im Porenwasser des Sediments (PULIDO et al. 2011).

Der Kohlenstoff wird auf unterschiedlichen Wegen fixiert. *Lobelia dortmanna* ist eine C3-Pflanze, während für *Littorella uniflora* und *Isoetes* ein CAM-ähnlicher Stoffwechselweg nachgewiesen wurde (BOSTON 1986, KEELEY 1998, PEDERSEN et al. 2018). Bei Hydrophyten verhindert der CAM-Stoffwechselweg eine Kohlenstofflimitierung der Photosynthese, während er in typischen CAM-Pflanzen arider Regionen der Wassereinsparung dient. Eine von den Tageszeiten abhängige Kohlenstofflimitierung tritt in nährstoff- und basenarmen, sauren Gewässern besonders zu Zeiten intensiver Photosynthese auf, da keine Nachlieferung von CO₂ aus gelöstem Calciumhydrogencarbonat erfolgen kann, wie es in kalkhaltigen Gewässern der Fall wäre. Auch stellen sandige Seesedimente, oft ein Protopedon, wenn sie aerob sind, nur wenig CO₂ zur Verfügung (POTT & REMY 2000).

6. Gefährdung und Rückgang

Bis in die vorindustrielle Zeit und besonders vor Beginn der Intensivierung der Landwirtschaft sowie vor der Intensivierung der Teichwirtschaft hatten viele Stillgewässer in den quartären Sandlandschaften, aber auch in den nichtkarbonatischen Mittelgebirgen, den Charakter nährstoffarmer Klarwasserseen oder -weiher. Die Anfälligkeit dieser oligotrophen Weichwasserseen für Eutrophierung, Versauerung, bis in die 1990er Jahre durch schwefelhaltige Abgase und heute noch immer durch nitrose Gase, und Nutzungsänderungen hat inzwischen großflächig zum Verschwinden der meisten Vorkommen dieser isoëtiden Pflanzengemeinschaften geführt. Nach LÜBBEN (1973) waren von den für den Westen Deutschlands belegten ehemals 68 Vorkommen der Wasser-Lobelia (*Lobelia dortmanna*) Anfang der 1970er Jahre nur noch etwa 10 Prozent existent. Aber auch schon PRAHL (1871/1872) berichtet über Verluste von *Isoetes*-Standorten in Schleswig durch Trockenlegung. Aktuell führt eine verstärkte Grundwasserförderung aus quartären Sanden in Teilen Nordwestdeutschlands zu einer weiteren Absenkung des Grundwasserspiegels und damit zu einer Gefährdung der Verbliebenen Heideweiher.

Besonders früh und empfindlich reagierte die Wasser-Lobelia auf Umweltveränderungen, deren ehemals durchaus große Bestände (vgl. u. a. BROCKHAUSEN (1900/1901) inzwischen fast völlig verschwunden sind. Bereits 1913/1914 schreibt BROCKHAUSEN: „Früher war *Lobelia* in unserem Gebiete (Umgebung von Rheine, Anmerkung der Verfasser) an vielen Stellen zu finden, – aber nun ist sie sehr selten geworden“. Nach vergleichenden Analysen von KLOSOWSKI (1994) ist das Wasser an den Standorten der Wasser-Lobelia extrem weich, oligotroph und sauerstoffreich. Eine Eutrophierung führt in einem ersten Schritt zu einem Rückgang der empfindlicheren Arten, wie *Lobelia dortmanna* oder *Isoetes lacustris*, während *Littorella uniflora* – die eine größere ökologische Amplitude aufweist –, weiterhin verarmte Bestände ausbilden kann, wie Untersuchungen u. a. von MÜLLER (1970), POTT (1982), DIENST et al. (1987), VÖGE (1995), KRASKA et al. (2013) oder aktuell KLIMASZYK et al. (2020) zeigen.

Der großflächige Rückgang der Strandlingsrasen zeichnete sich für Deutschland bereits in den frühen 1950er Jahren ab, als es im Zuge umfangreicher Meliorationsmaßnahmen zu Grundwasserabsenkungen in den Sandlandschaften Nordwestdeutschlands kam, worauf



Abb. 8. Das Froschkraut, *Luronium natans* (Foto: T. Heinken, 2012).

bereits ALTEHAGE (1957) hinweist. Das Froschkraut (*Luronium natans*), eine weitere Kennart der *Littorelletea* und Art des Anhangs II der FFH-Richtlinie (Abb. 8), zeigt alleine im Zeitraum der 1980er Jahre bis heute in Niedersachsen und Nordrhein-Westfalen deutliche Arealverluste (KAPLAN 2005, ZIMMERMANN et al. 2022). Inzwischen sind fast sämtliche Kennarten der *Littorelletea* in Deutschland in ihrem Bestand gefährdet, wie die Tabelle 1 und die aktuellen Listen der gefährdeten Arten und Pflanzengesellschaften zeigen (vgl. u. a. HELLBERG & CORDES 1990, METZING et al. 2018, BÖHNERT et al. 2021).

Nach ARTS (2002), der sich mit der Situation und dem Rückgang der Makrophyten der karbonatarmen Gewässer im gesamten atlantischen und boreo-atlantischen Raum beschäftigt hat, waren die dramatischsten Rückgänge bei Isoëtiden im westeuropäischen Tiefland zu verzeichnen. Er verbindet diese Situation u. a. auch mit der Gewässermorphologie; diese steht in engem Zusammenhang mit der Gewässergenese. Die westeuropäischen Gewässer im atlantischen Klimaraum befinden sich überwiegend in den Altmoränengebieten mit quartären Sanden. Sie entstanden oft nach Übernutzung der Wald- und Heideflächen in den dann windausgesetzten Sandlandschaften als flache, teilweise vermoorte Heidetümpel bzw. Ausblasungswannen (Abb. 9a). Es sind oft nur Tümpel oder Weiher, die wesentlich kleiner und flacher sind als die Seen der Jungmoränen- und Gebirgslandschaften Irlands, Schottlands und Skandinaviens. Bei solchen Kleingewässern treten Randeffekte stärker in den Vordergrund und ist eine vollständige Austrocknung wahrscheinlicher. Die mit der Aufgabe der extensiven Heidenutzung verbundene Wiederbewaldung vieler Ufer kann hier ganze Gewässer verschatten. Gleichzeitig verlanden kleinere Wasserkörper rascher (vgl. PARDEY 1996). Größere und tiefere oligotrophe Gewässer, also Seen im limnologischen Sinne, mit Strandlingsrasen sind in Deutschland eher selten. Einige entstanden im Zusammenhang mit Salztektonek als Erdfälle, wie das Große Sager Meer, der Ihlsee bei Bad



Abb. 9. a) Sommerliche Niedrigwasserphase mit trockenem Torfschlamm. Gildehauser Venn (Foto: D. Remy, 1996). **b)** Sommerliche Niedrigwasserphase mit trockenen Sandufern. Erdfallsee NSG HI. Meer (Foto: D. Remy, 2019).



Abb. 10. Der glazial entstandene Bültsee (Foto: D. Remy, 1987).

Segeberg, der Erdfallsee im NSG Heiliges Meer (Abb. 9b) oder im Bereich der Jungmoränenlandschaften als glaziale Bildungen (z.B. Toteislöcher), wie Wollingster See, Bültsee (Abb. 10) oder Garrensee. Natürliche, größere und tiefere Gewässer mit aktuellen oder historischen Strandlingsrasen sind außerdem Altwässer sandgeprägter Alluvionen oder auch einige Maare in der Eifel (WIRTGEN 1865, NÜCHEL 1980).

Auch in den größeren und tieferen Gewässern, wie dem Erdfallsee im NSG Heiliges Meer (NRW), ist eine Beschleunigung der Nährstoffanreicherung und ein rasches Vordringen von Schilf in die Strandlingsrasen (Abb. 11) zu beobachten (POTT et al. 1996); ähnlich wie am Bodensee, dem größten mitteleuropäischen Gewässer mit Strandling-Beständen (DIENST & OSTENDORP 2010). Lokal müssen für Gewässer, die sich im Bereich der großen Vogelzugkorridore befinden, auch zusätzliche Stickstoff- und Phosphat-Einträge durch Vögel in Betracht gezogen werden. Besonders Gänse nehmen heutzutage im intensiv genutzten Umfeld, besonders bei Maisanbau, proteinreiche Nahrung auf und setzen ihre Exkremente in den als Ruhezone genutzten Flachwasserbereichen oligotropher Seen ab, also im potentiellen Siedlungsbereich der Isoëtiden (vgl. HAHN et al. 2008, RÖNICKE et al. 2008, DESSBORN et al. 2016, HESSEN et al. 2017, MARIASH et al. 2018). Auf eine derartige Guano-trophierung durch Gänse in unmittelbarer Nähe von Strandlingsrasen des noch oligotrophen Erdfallsees im NSG „Heiliges Meer“ weisen Ergebnisse mehrjähriger Messungen hin (Remy, unpubliziert).

Ein nicht zu unterschätzender Aspekt für die starke Eutrophierung der Gewässer im nordwesteuropäischen Tiefland sind atmosphärische Nährstoffeinträge. Für die Gewässer in Irland und Schottland – beides Gebiete mit stark humidem, eu-atlantischem Klima – und teilweise auch im südlichen Skandinavien sind expositionsbedingt geringere N-Einträge aus Verbrennungsprozessen oder aus der Massentierhaltung zu erwarten als in Nordwestdeutschland, wo die vorherrschend westlichen Winde entsprechend belastete Luftmassen



Abb. 11. Inzwischen an der Stelle völlig verschwundene *Littorella uniflora* Rasen mit beginnendem Vordringen von *Phragmites australis* (Foto: D. Remy, 1996).

unmittelbar eintragen. Im westlichen Niedersachsen bzw. im deutsch-niederländischen Grenzgebiet wurden N-Depositionen von 20 bis über 40 kg ha⁻¹ a⁻¹ ermittelt (BULTJES et al. 2011, MOHR et al. 2015). In den durch intensive Viehzucht geprägten Gebieten Nordwestdeutschlands und der benachbarten Niederlande führen Einträge von Ammoniakverbindungen über die Atmosphäre neben der Eutrophierung außerdem auch zu einer Versauerung der karbonatarmen Gewässer (SCHUURKES et al. 1986). Eine Versauerung von sandoligotrophen Heideweihern kann zu einer Dominanz von *Juncus bulbosus* und von submersen Torfmoosen auf Kosten der Isoëtiden führen, wobei auch hier die Wasser-Lobelia zuerst verschwindet (vgl. URBAN 1999). Entsprechende Befunde gibt es für Nordwestdeutschland, die Niederlande und Belgien, wo eine sukzessive Dystrophierung, also eine Anreicherung von Huminstoffen und aufgeschwemmten Torfen, die Isoëtiden zu Gunsten eines *Sphagnum-Juncus bulbosus*-Stadiums verdrängte (vgl. u. a. SCHUURKES et al. 1986, DIERBEN 1973, ARTS & LEUVEN 1988, VAHLE 1990, WITTIG 1996, ARTS 2002, STELZER 2003). Ausschlaggebend scheint aber nicht der Säuregrad an sich zu sein, da in Südnorwegen *Lobelia dortmanna* und *Isoëtes lacustris* auch bei pH < 5 gefunden wurden (VÖGE 1989). In Gewässern mit episodisch auftretenden, länger anhaltenden Trockenphasen kann es nach Ausblasung der getrockneten Schlammauflage auch wieder zu einer Erholung der Vorkommen der empfindlicheren Arten kommen (vgl. RUNGE 1991).

Letztendlich begünstigt die Eutrophierung eine Ausbreitung eutraphenter, höherwüchsiger Arten, die die niedrigwüchsigen Isoëtiden verschatten und verdrängen. Dies zeigt sich auch am Bodensee, wo ehemals großflächige *Littorella uniflora*-Bestände in den letzten 100 Jahren durch dicht wachsende Schilfröhrichte an den ehemaligen Wuchsorten ersetzt wurden (DIENST & OSTENDORP 2010). Schon in mesotrophen Gewässern entwickeln sich

auf den Blättern von Isoëtiden dichte Epiphytengemeinschaften, wodurch die Photosyntheseleistung der Wirtspflanze saisonal reduziert und deren Tiefenverbreitung eingeschränkt werden kann (SAND-JENSEN & BORUM 1984).

Neben der Eutrophierung der Landschaft kann als ein weiterer wesentlicher Grund für den Rückgang der *Littorelletea* die grundlegend veränderte Nutzung der alten Kulturlandschaften seit Mitte des vorigen Jahrhunderts angenommen werden. Viele, wenn nicht sogar der überwiegende Teil der Vorkommen von *Littorelletea*-Gesellschaften in Nordwestdeutschland, siedelten in flachen Heidetümpeln bzw. Ausblasungswannen, die in den windausgesetzten, glazialen Sandlandschaften nach Übernutzung der ursprünglichen Wälder und der resultierenden, an Nährstoffen verarmten Heideflächen entstanden. Es kam hier entweder zu einer direkten Vernichtung der Gewässer durch Einebnung oder indirekt zum Verlust der Wuchsorte durch Beschattung, wenn sich nach Aufgabe der extensiven Nutzung der offenen Heidelandschaften im Uferbereich der Strandlingsgewässer geschlossene Gehölzstreifen aus Erlen oder Gagel etablieren konnten. Ein weiterer Aspekt ist die Veränderung der erforderlichen Dynamik im Uferbereich. Wenn im Laufe der Sukzession der Gagel-Strauch (*Myrica gale*) oder nach Eutrophierung das Schilfrohr (*Phragmites australis*) in das offene Sandlitoral vordringen, verringert sich die Brandungsdynamik durch reduzierten Wellenschlag. Es resultiert eine Akkumulation von feinem, dunklem Detritus (Abb. 12) sowie von zusammengeschwemmtem Falllaub. Die damit verbundene lokale Nährstoffanreicherung verstärkt die Konkurrenz zwischen den niedrigwüchsigen Isoëtiden und der höherwüchsigen Ufervegetation und führt damit zum Abbau der Strandlingsrasen. Vielfach sind gutwüchsige Vegetationsbestände der *Littorelletea* deshalb auf sandige Luv-Ufer beschränkt, wo kontinuierliche Wellenbewegung eine Anreicherung organischer



Abb. 12. Dunkle Detritus-Ablagerungen über hellem Protopedon am Nordufer des oligotrophen Erdfallsees (NSG Hl. Meer) (Foto: D. Remy, 1997).

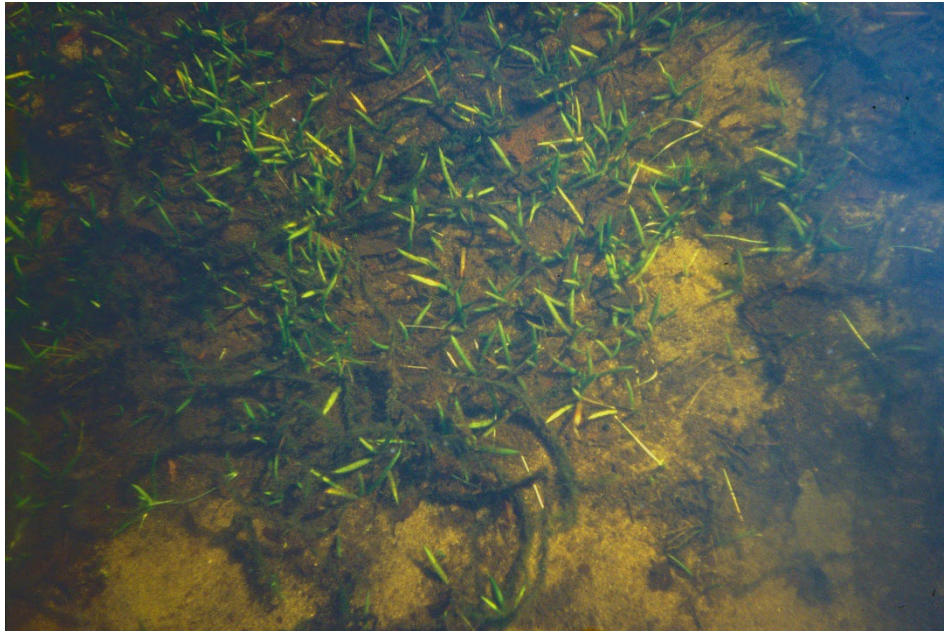


Abb. 13. *Littorella uniflora* submers auf Protopedon mit beginnender Ablagerung von Detritus zwischen und auf den Rosetten (Erdfällesee, NSG Hl. Meer) (Foto: D. Remy, 1998).

Substanzen verhindert bzw. die Mineralisation und Auswaschung fördert (vgl. LÜBBEN 1973). Oder es sind nur solche Ufer besiedelt, wo Laub und organische Auflagen in der Trockenphase mineralisiert bzw. ausgeblasen und damit umfangreichere Nährstoffeinträge durch dauernde Ablagerung organischer Substanz verhindert werden (GARVE 2007).

Eine Untersuchung von RAUN & PEDERSEN (2007) zeigt, dass *Littorella uniflora* bei einem hohen Anteil organischer Substanz in oder auf dem Sediment (Abb. 13) und damit verbundener extremer Sauerstoffarmut im Oberboden sehr viel kürzere Wurzeln ausbildet, was zu einer schwächeren Verankerung im Substrat und einem verringerten Gasaustausch zwischen Wurzel und Rhizosphäre führt. Die Anreicherung organischer Substanz infolge der Eutrophierung stellt also eine mehrfache Bedrohung für die Isoëtiden dar, da Wurzeln und Wachstum geschwächt werden und gleichzeitig das Wachstum hochwüchsiger Konkurrenten gefördert wird (BAASTRUP-SPOHR et al. 2016).

Hinzu tritt der aktuelle Klimawandel mit unterschiedlichen Auswirkungen. Primär ist an die damit verbundene Klimaerwärmung zu denken. Während sich wärmeliebende Arten zunehmend ausbreiten, geraten Arten kühlerer Klimate unter Druck, nehmen ab oder sind lokal bereits verschollen. Am Beispiel von *Hypericum elodes* wurden von CARTA (2014) mögliche Auswirkungen des Klimawandels auf die Verbreitung untersucht. Die Studie zeigt, dass das Sumpf-Johanniskraut klimaempfindlich reagiert, was nach Modellrechnungen zu einem Rückgang von ca. 58 % der bioklimatisch geeigneten Standorte bis 2050 führen könnte. *Isoëtes lacustris* (Abb. 14a) oder für in Mitteleuropa als spätglaziale Relikte anzusehende Arten wie *Isoëtes echinospora* (Abb. 14b) und *Subularia aquatica*, mit nördlichen, auch Teile der Arktis umfassenden Arealen (MEUSEL & JÄGER 1992), könnten durch die Klimaerwärmung noch stärker betroffen sein. Zwar sind die Strandlingsrasen an regelmäßige Wasserschwankungen angepasst, der aktuelle Klimawandel führt aber selbst im atlantischen



Abb. 14. a) Rasenartige, submerse *Isoetes lacustris* Bestände im Feldsee (Foto F. & R. Pätzold 1998 aus HORN & PÄTZOLD 1999). **b)** Locker stehende *Isoetes echinospora* Rosetten im Feldsee (Foto F. & R. Pätzold 1998 aus HORN & PÄTZOLD 1999).

Klimaraum vermehrt zu extremen und länger anhaltenden Trockenperioden, wodurch Uferzonen dann zu lange und zu tiefgründig austrocknen können. Der dem Klimawandel zugrunde liegende CO₂-Anstieg in der Atmosphäre könnte sich auch direkt auf die Isoëtiden auswirken, da diese an Gewässer mit limitierter Verfügbarkeit von gelöstem CO₂ angepasst sind. Mehr gelöstes CO₂ in von Natur aus karbonatarmen Gewässern könnte die Konkurrenzsituation zu Gunsten wuchskräftiger Makrophyten verschieben (MURPHY 2002).

Zu den genannten Ursachen für den Rückgang der Strandlingsrasen kommen auch noch weitere anthropo-zoogene hinzu, wie direkte Verluste potentieller Gewässerstandorte durch landwirtschaftliche Nutzung und Siedlungstätigkeit, Uferverbau, fehlende natürliche Wasserstandschwankungen sowie durch intensive Freizeitnutzung der Gewässerufer oder durch Fraßschäden (LENZEWSKI & JENSEN 2019). Auch sind Strandlingsrasen generell an klare Gewässer gebunden, so dass zumindest die Vitalität von *Littorella uniflora* unter bio- oder geogener Gewässertrübung leidet (vgl. SIELAND et al. 2008).

7. Naturschutz-, Pflege- und Entwicklungsmaßnahmen

Nährstoffarme Gewässer mit Strandlingsrasen unterliegen als naturnahe Kleingewässer dem gesetzlichen Schutz nach § 30 des Bundesnaturschutzgesetzes (DEUTSCHER BUNDESTAG 2009). Gleichzeitig sind sie charakteristische Bestandteile der Lebensraumtypen 3110 „Sehr nährstoff- und basenarme Stillgewässer mit Strandlings-Gesellschaften“ des Flach- und Hügellandes, mit aktuell etwa 20 Vorkommen (BFN/BMUB 2013) und 3130 „Nährstoffarme bis mäßig nährstoffreiche Stillgewässer mit Strandlings- oder Zwergbinsen-Gesellschaft“ der planaren bis subalpinen Stufe der kontinentalen und alpinen Region der Gebirge, mit aktuell 444 Vorkommen (BFN/BMUB 2013, SSYMANK et al. 2021). Sie gehören damit zu den geschützten Lebensräumen des Anhangs I der europäischen FFH-Richtlinie (EU 1992). Damit sollte der physische Verlust solcher Gewässer durch anthropogene Aktivitäten, wie Verfüllung oder Melioration, eigentlich unterbunden sein. Gleichzeitig sollten im Rahmen von Ausgleichsmaßnahmen neue, potentielle Strandlingsgewässer angelegt werden. Erhaltungs- bzw. Entwicklungsziel für verbliebene oder zu schaffende Vorkommen von Strandlingsrasen sind also Gewässer mit möglichst oligotrophem, basenarmem und klarem, aber nicht zu saurem Wasser über Sandrohböden. Die nicht beschatteten flach einfallenden Ufer müssen natürlichen oder nutzungsbedingten Wasserschwankungen mit Trockenphasen im Spätsommer unterliegen.

Da Nährstoffeinträge und Versauerung weiterhin erfolgen, müssen unterschiedliche Strategien zur Anwendung kommen. Während eine Verringerung atmosphärischer N-Einträge aus Verbrennungsprozessen und der Landwirtschaft nur im größeren Zusammenhang und auf politischer Ebene erreicht werden kann, können lokal durchaus erfolgreich Schutzmaßnahmen durchgeführt werden. Vorrangig sind hier Maßnahmen zur Verringerung diffuser Nährstoffeinträge aus angrenzenden Flächen, z.B. durch die Schaffung von Pufferzonen mit extensiver Nutzung (vgl. PEDERSEN et al. 2006). In den betroffenen Sandlandschaften muss unter Umständen ein größerer Wassereinzugsbereich berücksichtigt werden, da die quartären Sande sehr durchlässig sind. Gleichzeitig sind punktuelle Nährstoffeinträge durch direkte Zuflüsse zu unterbinden. Es gibt außerdem Hinweise auf eine nennenswerte Eutrophierung der Uferzonen oligotropher Stillgewässer durch Wasservögel (vgl. Abb. 2b). Hier wäre ein gezieltes Monitoring und Management der Vogelbestände besonders während der Zugzeiten erforderlich, z. B. durch Vergrämung (vgl. DIERBEN 1972).

Weiterhin ist die lebensraumtypische Dynamik des Wasserstands zu erhalten oder zu schaffen, so dass die Ufer oder Gewässerböden im Spätsommer jährlich oder zumindest im mehrjährigen Abstand trockenfallen können (TEICKE & BAUMANN 2010). Auch sollten ggf. organische Auflagen in den Uferbereichen entfernt oder eine gezielte Entschlammung unter Erhaltung von Regenerationsinseln durchgeführt werden. Eine periodische Absenkung des Wasserspiegels könnte auch als Sanierungsmaßnahme eingesetzt werden, wenn dadurch organische Substanz in der Trockenphase ausgeblasen oder mineralisiert und später ausgewaschen wird (BAASTRUP-SPOHR et al. 2016). Werden geeignete Uferbereiche durch angrenzende Gehölze beschattet oder durch sie die windinduzierte Uferdynamik durch Wellenschlag stark eingeschränkt, müsste eine Freistellung der Ufer durch Holzeinschlag erfolgen. Auch eine extensive Sommerbeweidung der Ufer und die Nutzung als Tränke kann zum Erhalt der erforderlichen Dynamik beitragen (VAHLE 1990, 1995).










Bei versauerten Gewässern sind nach weitgehender Entschlammung die Einleitung von nährstoffarmem und basenreichem Oberflächen- bzw. Grundwasser oder eine Kalkung des Einzugsgebiets denkbare Maßnahmen (vgl. LAZAREK 1986, BROUWER & ROELOFS 1998, BRANDRUD 2002, NLWKN 2011). KAPLAN (2005) weist darauf hin, dass bei versauerten Gewässern eine einmalige Pflegemaßnahme in der Regel nicht ausreichend sein wird.

Die Wiederansiedlung der kennzeichnenden Arten mit autochthonem Spendermaterial ist eine weitere Möglichkeit des Schutzes. So können Kleingewässer in Gebieten mit Restvorkommen oder vermuteten Diasporenreservoirs der betreffenden Kennarten neu angelegt werden. Viele Arten der *Littorelletea* bilden eine ausdauernde Samenbank, eine für von Austrocknung bedrohte Lebensräume sinnvolle Anpassung (KOHN 1993, KAPLAN 1998, ZEHM et al. 2008). Nach ARTS (1993) ist zumindest für *Lobelia dortmanna* und *Littorellan uniflora* mit einer Keimfähigkeit von über 30 Jahren zu rechnen. Solche Diasporenvorräte können bei einer Wiederherstellung zwischenzeitlich trockengefallener Heideweiher erfolgreich aktiviert werden (KAPLAN 2005). Zur Wiederansiedlung des Froschkrautes (*Luronium natans*) wurde in Niedersachsen in ein neuangelegtes Kleingewässer der Bodenaushub aus einem Graben eingebracht, der früher das Froschkraut beherbergte (ZIMMERMANN et al. 2022). Auch in Sekundärlebensräumen, wie den Tagebaurestgewässern der Oberlausitz kam es zu spontanen Wiederbesiedlungen (PIETSCH 1986). So wurden in jüngerer Zeit im Senftenbergersee Massenbestände von *Littorella uniflora* nachgewiesen (HANSPACH 2007). Über unterschiedlich erfolgreiche Wiederansiedlungsprojekte von *Isoetes* und *Littorella* bzw. Restaurierungsprojekte von Heideweihern berichten u. a. URBAN (2005), LENZEWSKI & JENSEN (2019) oder BUCHWALD & WILLEN (2019). Es zeigt sich allerdings auch, dass eine Wiederansiedlung von *Littorella* scheitern kann, wie ein Wiederansiedlungsversuch an Teichen im Markwald (Mittelfranken) zeigte (FRANKE & MARABINI 2014).

8. Fazit

Die Gefährdung der Strandlingsrasen im engeren Sinne ist also sehr vielfältig. Das Gros der Vorkommen ist inzwischen verschwunden und es ist unsicher, ob die verbliebenen Vorkommen bzw. die erforderlichen Standortbedingungen erhalten werden können, da die Intensivierung der Landnutzung, die Nährstoffeinträge und die Absenkung der Grundwasserspiegel, aber auch der Klimawandel weiter fortschreiten. Eine langfristige Erhaltung der Strandlingsrasen in Deutschland wäre dann ein Indikator für eine erfolgreiche Wende im Umgang mit unserer fragilen Umwelt.

ORCID*s*

Erwin Bergmeier  <https://orcid.org/0000-0002-6118-4611>
Hartmut Dierschke  <https://orcid.org/0000-0002-8955-926X>
Werner Härdtle  <https://orcid.org/0000-0002-5599-5792>
Thilo Heinken  <https://orcid.org/0000-0002-1681-5971>
Norbert Hölzel  <https://orcid.org/0000-0002-6367-3400>
Karsten Horn  <https://orcid.org/0000-0001-8358-6681>
Dominique Remy  <https://orcid.org/0000-0002-0735-5088>
Simone Schneider  <https://orcid.org/0000-0003-3761-2054>
Sabine Tischew  <https://orcid.org/0000-0001-6995-5188>

Literatur

- ALTEHAGE, C. (1957): Der „Ahlder Pool“ im Kreise Lingen als wichtige atlantische Florenstätte Nordwestdeutschlands. – Veröff. Naturwiss. Ver. Osnabrück 28: 22–32.
- ANDERSEN, F.O. & ANDERSEN, T. (2006): Effects of arbuscular mycorrhizae on biomass and nutrients in the aquatic plant *Littorella uniflora*. – Freshw. Biol. 51: 1623–1633.
- ARTS, G.H.P. (1993): Der Rückgang der Strandlings-Gesellschaften in den Niederlanden und Möglichkeiten der Biotop-Renaturierung. – Metelener Schriftenr. Naturschutz 4: 11–15.
- ARTS, G.H.P. (2002): Deterioration of atlantic soft water macrophyte communities by acidification, eutrophication and alkalisation. – Aquat. Bot. 73: 373–393.
- ARTS, G.H.P. & LEUVEN, R.S.E.W. (1988): Floristic changes in shallow soft waters in relation to underlying environmental factors. – Freshw. Biol. 20: 97–111.
- BAASTRUP-SPOHR, L., MÖLLER C.L. & SAND-JENSEN, K. (2016): Water-level fluctuations affect sediment properties, carbon flux and growth of the isoetid *Littorella uniflora* in oligotrophic lakes. – Freshw. Biol. 61: 301–315.
- BERGMEIER, E. (2020): Die Vegetation Deutschlands – eine vergleichende Übersicht der Klassen, Ordnungen und Verbände auf Grundlage der EuroVegChecklist. – Tuexenia 40: 19–32.
- BFN (o.J.): FloraWeb. – URL: <https://www.floraweb.de> [Zugriff am 09.05.2022].
- BFN/BMUB (2013): Nationaler Bericht Deutschlands nach Art. 17 FFH-Richtlinie, 2013; basierend auf Daten der Länder und des Bundes. Datengrundlage: Verbreitungsdaten der Bundesländer und des BfN. – URL: https://www.bfn.de/sites/default/files/MDB/documents/themen/natura2000/Nat_Bericht_2013/Lebensraumtypen/binnengewasser.pdf [Zugriff am 16.05.2022].
- BÖHNERT, W., KLEINKNECHT, U., BUTLER, K., RICHTER, F., SCHMIDT, P.A. & WINTER, S. (2021): Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Sachsens. – Sächsisches Landesamt für Umwelt, Landwirtschaft und Geologie, Dresden: 642 pp.
- BOSTON, H.L. (1986): A discussion of the adaptations for carbon acquisition in relation to the growth strategy of aquatic isoëtids. – Aquat. Bot. 26: 259–270.
- BRANDRUD, T.E. (2002): Effects of liming on aquatic macrophytes, with emphasis on Scandinavia. – Aquat. Bot. 73: 395–404.
- BROCKHAUSEN, H. (1900/1901): Die Flora und Fauna des Uffeler Moores. Ein Beitrag zur Tier- und Pflanzengeographie Westfalens. – Jahresber. Westfäl. Provinzial-Ver. Wiss. Kunst 29: 39–41.
- BROCKHAUSEN, H. (1913/1914): Vegetationsbilder aus der Umgegend von Rheine. – Jahresber. Westfäl. Provinzial-Ver. Wiss. Kunst 42: 158–171.
- BROUWER, E. & ROELOFS, J.G.M. (1998): Groundwater as an alternative for the supply of eutrophied surface water in nutrient poor, acid-sensitive softwater pools. – In: URBAN, K. & ROMAHN, K.S. (Eds.): Schutz und Erhaltung nährstoffarmer Stillgewässer am Beispiel des Wollingster Sees. – Mitt. Arbeitsgem. Geobot. Schleswig-Holst. Hamburg 57: 121–127.
- BUCHWALD, R. & WILLEN, M. (2019): Langjähriges Monitoring von Kennarten oligotropher Stillgewässer (*Lobelia dortmanna*, *Littorella uniflora*) sowie ausgewählter hydrochemischer und physikalischer Parameter im Wollingster See, Landkreis Cuxhaven. – Bremer Beitr. Naturk. Natursch. 9: 51–58.
- BUILTJES, P., BANZHAF, S., GAUGER, T., HENDRIKS, E., KERSCHBAUMER, A., KOENEN, M., NAGEL, H.-

- D., SCHAAP, M., SCHEUSCHNER, T. & SCHLUTOW, A. (2011): Erfassung, Prognose und Bewertung von Stoffeinträgen und ihren Wirkungen in Deutschland. – Zusammenfassender Abschlussbericht. UBA Texte 38/2011: 98 pp.
- CARTA, A. (2014): The Impact of Climate Change on *Hypericum elodes* L. (*Hypericaceae*). Distribution: Predicting Future Trends and Identifying Priorities. – Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem., Serie B, 121: 15–24.
- DE FOUCAULT, B. (2010): Contribution au prodrome des végétations de France: les *Littorelletea uniflorae* Braun-Blanq. & Tüxen ex Westhoff, Dijk, Passchier & Sissingh 1946. – J. Bot. Soc. France 52: 43–78.
- DESSBORN, L., HESSEL, R. & ELMBERG, J. (2016): Geese as vectors of nitrogen and phosphorus to freshwater systems. – Inland Waters 6: 111–122.
- DEUTSCHER BUNDESTAG (2009): Gesetz zur Neuregelung des Rechts des Naturschutzes und der Landschaftspflege vom 29. Juli 2009. – Bundesgesetzblatt Jahrgang 2006 Teil I Nr. 51: 2542–2579, Bundesanzeiger Verlag, Bonn.
- DIKJOBST, H. (1986): Präsenzschwankungen und Vergesellschaftung der *Elatine*-Arten an den Teichen der Westerwälder Seenplatte. – Abh. Westfäl. Mus. Naturkd. Münster 48: 243–261.
- DIENST, M. & OSTENDORP, W. (2010): „Baumanns Vegetation des Untersees – 100 Jahre danach“. AGBU e.V. – Aktuelles Thema Februar 2010 – URL: www.bodensee-ufer.de [Zugriff am 16.05.2022].
- DIENST, T., PEINTINGER, M. & BUCHWALD, R. (1987): Die Strandrasen des Bodensees (*Deschampsietum rhenanae* und *Littorello-Eleocharitetum acicularis*). Verbreitung, Ökologie, Gefährdung und Schutzmaßnahmen. – Veröff. Natursch. Landschaftspfl. Bad.-Württ. 62: 325–346.
- DIERBEN, K. (1972): Die Erhaltung westdeutscher Heidegewässer – ein Beitrag zur regionalen Naturschutzplanung. – Natur Landschaft 47: 166–167.
- DIERBEN, K. (1973): Die Vegetation des Gildehauser Venns (Kreis Grafschaft Bentheim). – Ber. Naturhist. Ges. Hannover, Bh. 8: 3–120.
- DIERBEN, K. (1975): *Littorelletea uniflorae*. – Prodrum der europäischen Pflanzengesellschaften. 2. Lieferung. – J. Cramer, Vaduz: 149 pp.
- EU (1992): Richtlinie 92/43/EWG des Rates vom 21. Mai 1992 zur Erhaltung der natürlichen Lebensräume sowie der wildlebenden Tiere und Pflanzen. – Amtsblatt der Europäischen Gemeinschaften ABI 35, L206: 7–50.
- FARMER, A.M. (1989): Biological Flora of the British Isles: *Lobelia dortmanna* L. – J. Ecol. 77: 1161–1173.
- FINCK, P., HEINZE, S., RATHS, U., RIECKEN, U. & SSYMANK, A. (2017): Rote Liste der gefährdeten Biotoptypen Deutschlands. – Naturschutz Biol. Vielfalt 156: 1–637.
- FISCHER, E. & KILLMANN, D. (2018): Schutz und Regeneration der gefährdeten Schlammbodenfluren (*Elatino-Eleocharition ovatae*) an der Westerwälder Seenplatte. – DBU-Abschlussbericht-AZ-32743-01.pdf: 72 pp. – URL: https://www.dbu.de/projekt_32743/01_db_2848.html [Zugriff am 18.02.2022].
- FRANKE, T. (1986): Pflanzengesellschaften der Fränkischen Teichlandschaft LXI. – Ber. Naturf. Ges. Bamberg, Bd. II: 192 pp.
- FRANKE, T. & MARABINI, J. (2014): Verschollen, aber nicht ausgestorben! Erfahrungen bei der Wiederherstellung eines oligo- bis mesotrophen Teich-Lebensraumes. – RegnitzFlora – Mitt. Ver. Erforsch. Flora des Regnitzgebietes 6: 55–58.
- GARNIEL, A. (2002): Diecksee-Studie – Gemeinsame Umsetzung von FFH-Richtlinie und Wasser-Rahmenrichtlinie am Beispiel des Diecksees im NATURA 2000-Gebiet DE 1828-301 „Suhrer See, Schöhsee, Diecksee und Umgebung“. – Kieler Institut für Landschaftsökologie: 124 pp.
- GARVE, E. (2007): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – Naturschutz Landschaftspfl. Nieders. 43: 1–507.
- GESSNER, F. (1959): Hydrobotanik II: Stoffhaushalt. – VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin: 701 pp.
- HAHN, S., BAUER, S. & KLAASEN, M. (2008): Quantification of allochthonous nutrient input into freshwater bodies by herbivorous waterbirds. – Freshw. Biol. 53: 181–193.
- HANSPACH, D. (2007): Zur Bestandsentwicklung des Froschkrautes, *Luronium natans* (L.) RAF., im Niederspreer Teichgebiet. – Ber. Naturforsch. Ges. Oberlausitz 15: 149–161.

- HELLBERG, F. & CORDES, H. (1990): Vergesellschaftung und Ökologie von *Littorelletea*-Arten im Raum Bremen unter besonderer Berücksichtigung der Niederungen des Bremer Beckens. – *Drosera* '90: 1–22.
- HESSEN, D.O., TOMBRE, I.M., VAN GEEST, G. & ALFSNES, K. (2017): Global change and ecosystem connectivity: How geese link fields of central Europe to eutrophication of Arctic freshwaters. – *Ambio* 46: 40–47.
- HORN, K. & PÄTZOLD, F. (1999): Aktuelle Bestandssituation und Gefährdung des Stachelsporigen Brachsenkrautes (*Isoëtes echinospora* Durieu) in Baden-Württemberg. – *Carolinaea* 57: 43–56.
- HORST, K., EVERS, U. & SCHIERHOLD, M. (1996): Zur Vegetation und Ökologie des Naturschutzgebietes Sager Meer im südlichen Oldenburg. – *Drosera* '80: 71–90.
- JOHN, H., CLAUS, S., WICHE, O., WINKLER, C., ACHTZIGER, R., RICHERT, E. & GÜNTHER, A. (2011): Naturschutzfachliche Erfolgskontrolle einer Maßnahme zur Förderung der Lebensgemeinschaften auf trockenengefallenen Teichböden im Bierwiesenteich bei Pfaffroda. – *Mitt. Naturschutzzinst. Freiberg* 6/7: 2–24.
- KAPLAN, K. (1998): Zur Bedeutung der Samenbanken für den Schutz der Pflanzenarten nährstoffarmer Stillgewässer. – *Mitt. AG Geobot. Schleswig-Holst. u. Hamburg* 57: 67–78.
- KAPLAN, K. (2005): Nährstoffarme Stillgewässer (Heideweiher) und ihre Pflanzenarten in Nordrhein-Westfalen - mit Untersuchungen zur aktuellen Bestandsentwicklung. – *Abh. Westfäl. Mus. Naturkd.* 67: 129–151.
- KEELEY, J.E. (1998): CAM Photosynthesis in Submerged Aquatic Plants. – *Bot. Rev.* 64: 121–175.
- KLIMASZYK, P., BOROWIAK, D., PIOTROWICZ, R., ROSÍNSKA, J., SZELAG-WASIELEWSKA, E. & KRASKA, M. (2020): The Effect of Human Impact on the Water Quality and Biocoenoses of the Soft Water Lake with Isoëtids: Lake Jelen, NW Poland. – *Water* 12: 945.
- KLOSOWSKI, S. (1994): Untersuchungen über Ökologie und Indikatorwert der Wasserpflanzengesellschaften in naturnahen Stillgewässern Polens. – *Tuexenia* 14: 297–334.
- KOHN, J. (1993): Zum Diasporenreservoir unterschiedlich beeinträchtigter nordwestdeutscher Flachgewässer. – *Metelener Schriftenr. Naturschutz* 4: 75–91.
- KRASKA, M., KLIMASZYK, P. & PIOTROWICZ, R. (2013): Anthropogenic changes in properties of the water and spatial structure of the vegetation of the Lobelia lake Lake Modre in the Bytów Lakeland. – *Oceanol. Hydrobiol. Stud.* 42: 302–313.
- LANG, G. (1955): Über spätquartäre Funde von *Isoëtes* und *Najas flexilis* im Schwarzwald. – *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 68: 24–27.
- LAZAREK, S. (1986): Responses of the *Lobelia dortmanna*-epiphyte complex to liming of an acidified lake. – *Aquat. Bot.* 25: 73–82.
- LENZEWSKI, N. & JENSEN, K. (2019) Abschlussbericht des Projektes „Maßnahmen zur Förderung und Entwicklung der Strandlingsrasen in schleswig-holsteinischen Seen“. – Universität Hamburg, Abschlussbericht: 78 pp. – URL: <https://www.umweltdaten.landsh.de> [Zugriff am 16.05.2022].
- LENZEWSKI, N., MUELLER, P., MEIER, R.J., LIEBSCH, G., JENSEN, K. & KOOP-JAKOBSEN, K. (2018): Dynamics of oxygen and carbon dioxide in rhizospheres of *Lobelia dortmanna* - a planar optode study of belowground gas exchange between plants and sediment. – *New Phytol.* 218: 131–141.
- LÜBBEN, U. (1973): Zur Verbreitung und Ökologie der Wasserlobelie (*Lobelia dortmanna* L.) in der Bundesrepublik Deutschland – *Mitt. Florist.-soz. Arbeitsgem. N.F.* 15–16: 28–40.
- LUGV BRANDENBURG (Ed.) (2011): Bestimmungsschlüssel für die aquatischen Makrophyten (Gefäßpflanzen, Armleuchteralgen und Moose) in Deutschland - Band 1 Bestimmungsschlüssel. – *Fachbeiträge des LUGV, Potsdam* 119: 166 pp.
- MÄKIRINTA, U. (1989): Classification of South Swedish Isoetid vegetation with the help of numerical methods. – *Vegetatio* 81: 145–157.
- MARIASH, H.L., SMITH, P.A. & MALLORY, M. (2018): Decadal Response of Arctic Freshwaters to Burgeoning Goose Populations. – *Ecosystems* 21: 1230–1243
- METZING, D., HOFBAUER, N., LUDWIG, G. & MATZKE-HAJEK, G. (2018): Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands. – *Naturschutz Biol. Vielfalt NaBiV* 70: 1–784.
- MEUSEL, H. & JÄGER, E.J. (Eds.) (1992): Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora, Band III. – Gustav Fischer Verlag, Jena: Textband: 333 pp., Kartenband: 688 pp.
- MILITZER, M. (1942): Das atlantische Florenelement in Sachsen. – *2. Jahresber. Arbeitsgem. sächsischer Bot. für das Jahr 1942*: 65–96.

- MOHR, K., SUDA, J., KROS, H., BRÜMMER, C., KUTSCH, W.L., HURKUCK, M., WOESNER, E. & WESSELING, W. (2015): Atmosphärische Stickstoffeinträge in Hochmoore Nordwestdeutschlands und Möglichkeiten ihrer Reduzierung – eine Fallstudie aus einer landwirtschaftlich intensiv genutzten Region. – Thünen Report 23: 1–95.
- MOORA, M., ÖPIK, M., DAVISON, J., JAIRUS, T., VASAR, M., ZOBEL, M., & ECKSTEIN, R.L. (2016): AM fungal communities inhabiting the roots of submerged aquatic plant *Lobelia dortmanna* are diverse and include a high proportion of novel taxa. – Mycorrhiza 26: 735–745.
- MUCINA, L., BÜLTMANN, H., DIERBEN, K., THEURILLAT, J.-P., RAUS, T. ... TICHÝ, L. (2016): Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. – Appl. Veg. Sci. 19 (suppl. 1): 3–264.
- MÜLLER, H. (1970): Ökologische Veränderungen im Otterstedter See im Laufe der Nacheiszeit. – Ber. Naturhist. Ges. Hannover 114: 33–47.
- MURPHY, K.J. (2002): Plant communities and plant diversity in softwater lakes of northern Europe. – Aquat. Bot. 73: 287–324.
- NIELSEN K.B., KJØLLER, R., OLSSON P.A., SCHWEIGERD, P.F., ANDERSEN, F.O. & ROSENDAHL, S. (2004): Colonisation and molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the aquatic plants *Littorella uniflora* and *Lobelia dortmanna* in southern Sweden. – Mycol. Res. 108: 616–625.
- NLWKN (NIEDERSÄCHSISCHER LANDESBETRIEB FÜR WASSERWIRTSCHAFT, KÜSTEN- UND NATURSCHUTZ) (Hrsg.) (2011): Vollzugshinweise zum Schutz der FFH-Lebensraumtypen sowie weiterer Biotoptypen mit landesweiter Bedeutung in Niedersachsen. – Sehr nährstoff- und basenarme Stillgewässer der Sandebenen mit Strandlings-Gesellschaften (Stand: Nov. 2011). – Niedersächsische Strategie zum Arten- und Biotopschutz, Hannover, 14 pp. – URL: <http://www.nlwkn.niedersachsen.de> [Zugriff am 05.05.2022].
- NÜCHEL, G. (1980): Zur Vegetation des Laacher Sees. – Mitt. Pollichia 68: 156–165.
- PARDEY, A. (1996): Artenschutzgewässer in der Westfälischen Bucht – Darstellung ihrer Vegetationsentwicklung und Schutzeffizienz als einer nach fünf Jahren durchgeführten Wiederholungskartierung (1989–1994). – Decheniana 149: 21–33.
- PEDERSEN, O., ANDERSEN, T., IKEJIMA, K., HOSSAIN, MD Z. & ANDERSEN, F.O. (2006): A multidisciplinary approach to understanding the recent and historical occurrence of the freshwater plant, *Littorella uniflora*. – Freshw. Biol. 51: 865–877.
- PEDERSEN, O., COLMER, T.D., GARCIA-ROBLEDO, E. & REVSBECH, N.P. (2018): CO₂ and O₂ dynamics in leaves of aquatic plants with C₃ or CAM photosynthesis – application of a novel CO₂ MICROSENSOR. – Ann. Bot. 122: 605–615.
- PETERSEN, J. (2000): Die Dünenalvegetation der Wattenmeer-Inseln in der südlichen Nordsee: Eine pflanzensoziologische und ökologische Vergleichsuntersuchung unter Berücksichtigung von Nutzung und Naturschutz. – Husum Druck- und Verlagsgesellschaft, Husum: 205 pp.
- PIETSCH, W. (1977): Beitrag zur Soziologie und Ökologie der europäischen *Littorelletea*- und *Utricularietea*-Gesellschaften. – Feddes Repert. 88: 141–245.
- PIETSCH, W. (1986): Soziologisches und ökologisches Verhalten von *Luronium natans* (L.) Rafin und *Potamogeton polygonifolius* Pourr. in der Lausitz. – Abh. Westfäl. Mus. Naturkd. 48: 26–280.
- POTT, R. (1982): *Littorelletea*-Gesellschaften in der Westfälischen Bucht. – Tuexenia 2: 31–45.
- POTT, R. (1983): Die Vegetationsabfolgen unterschiedlicher Gewässertypen Nordwestdeutschlands und ihre Abhängigkeit vom Nährstoffgehalt des Wassers. – Phytocoenologia 11: 407–430.
- POTT, R. (1995): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. 2. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 622 pp.
- POTT, R., PUST, J. & HOFMANN, K. (1996): Trophiedifferenzierungen von Stillgewässern im Naturschutzgebiet „Heiliges Meer“ und deren Auswirkungen auf die Vegetation - erste Ergebnisse. – Abh. Westfäl. Mus. Naturkd. 58: 3–60.
- POTT, R. & REMY, D. (2000): Ökosysteme Mitteleuropas aus geobotanischer Sicht: Gewässer des Binnenlandes. – Ulmer, Stuttgart: 255 pp.
- PRAHL, P. (1871/1872): Ueber die *Isoëtes*-Standorte in Schleswig. – Verhandl. Bot. Ver. Berlin Brandenburg 14: 150–151.
- PULIDO, C., LUCASSEN, E.C.H.E.T., PEDERSEN, O. & ROELOFS, J.M. (2011): Influence of quantity and lability of sediment organic matter on the biomass of two isoëtids, *Littorella uniflora* and *Echinodorus repens*. – Freshw. Biol. 56: 939–951.
- RAUN, A.-M. L. & PEDERSEN, O. (2007): Organic sediments sometimes adversely affect root-formation of aquatic plants. – Aquat. Gard. 20: 7–12.

- REINSCH, P. (1858): Der Bischofsee bei Dechsendorf in dem Florengebiet von Erlangen. – Flora 41: 739–744.
- RISGAARD-PETERSEN, N. & JENSEN, K. (1997): Nitrification and denitrification in the rhizosphere of the aquatic macrophyte *Lobelia dortmanna* L. – Limnol. Oceanogr. 42: 529–537.
- ROBE, W.E. & GRIFFITHS, H. (1998): Adaptations for an amphibious life: changes in leaf morphology, growth rate, carbon and nitrogen investment, and reproduction during adjustment to emersion by the freshwater macrophyte *Littorella uniflora*. – New Phytol. 140: 9–23.
- RÖMER, F. (1913): Botanische Wanderungen durch Hinterpommern im Jahre 1912. – Verhandl. Bot. Ver. Berlin Brandenburg 55: 87–105.
- RÖNICKE, H., DOERFFER, R., SIEWERS, H., BÜTTNER, O., LINDENSCHMIDT, K.E., HERZSPRUNG, P., BEYER, M. & RUPP, H. (2008): Phosphorus input by nordic geese to the eutrophic Lake Arendsee, Germany. – Fundam. Appl. Limnol. 172: 111–119.
- RUNGE, F. (1955): Die Flora Westfalens. – Westf. Vereinsdruckerei, Münster: 573 pp.
- RUNGE, F. (1991): Die Pflanzengesellschaften des Naturschutzgebietes „Heiliges Mee“ und ihre Änderungen in den letzten 90 Jahren. – Beih. Natur und Heimat: 89 pp.
- 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.
- SAND-JENSEN, K., PEDERSEN, O., BINZER, T. & BORUM, J. (2005): Contrasting Oxygen Dynamics in the Freshwater Isoetid *Lobelia dortmanna* and the Marine Seagrass *Zostera marina*. – Ann. Bot. 96: 613–623.
- SCHAMINÉE, J.H.J., WESTHOFF, V. & ARTS, G.H.P. (1992): Die Strandlingesellschaften (*Littorelletea* Br.-Bl. et Tx. 43) der Niederlande, in europäischem Rahmen gefaßt. – Phytocoenologia 20: 529–558.
- SCHUURKES, J.A.A.R., KOK C.J. & DEN HARTOG, C. (1986): Ammonium and nitrate uptake by aquatic plants from poorly buffered and acidified waters. – Aquat. Bot. 24: 131–146.
- SIELAND, R., TAUTENHAHN, K., JOHN, H., MEIBNER, K. & ACHTZIGER, R. (2008): Zeitliche Entwicklung des Strandlings (*Littorella uniflora*) und der Gewässertrübung in vier Bergwerksteichen südlich von Freiberg im Jahre 2006. – Mitt. Naturschutzzinst. Freiberg 4: 46–61.
- SMOLDERS, A.J.P., LUCASSEN, E.C.H.E.T. & ROELOFS, J.G.M. (2002): The isoetid environment: biogeochemistry and threats. – Aquat. Bot. 73: 325–350.
- SSYMANK, A., ELLWANGER, G., ERSFELD, M., FERNER, J., LEHRKE, S., MÜLLER, C., RATHS, U., RÖHLING, M. & VISCHER-LEOPOLD, M. (2021): Das europäische Schutzgebietssystem Natura 2000. – Naturschutz Biol. Vielfalt 172: 1–799.
- STELZER, D. (2003): Makrophyten als Bioindikatoren zur leitbildbezogenen Seebewertung – Ein Beitrag zur Umsetzung der Wasserrahmenrichtlinie in Deutschland. – Dissertation TU München, München: 141 pp.
- TEICKE, J. & BAUMANN, K. (2010): Talsperrenbetrieb für den Naturschutz. – Wasser Wirtsch. 4: 42–44.
- URBAN, K. (1999): Plastizität bei Pflanzenarten der Heideweiher. – Mitt. Bad. Landesver. Naturkd. Natursch. 17: 309–321.
- URBAN, K.E. (2005): Plant species dynamics during restoration of heath ponds in northwestern Germany. – Phytocoenologia 35: 511–532.
- VAHLE, H.-C. (1990): Grundlagen zum Schutz der Vegetation oligotropher Stillgewässer in Nordwestdeutschland. – Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachsen 22: 1–159.
- VAHLE, H.-C. (1995): Oligotrophe Heideweiher als anthropogene Ökosysteme. – Natur und Landschaft 70: 295–301.
- VAHLE, H.-C. (2003): Gestaltbiologie von Pflanzengesellschaften in ökologischer und dynamischer Hinsicht. – Martina-Galunder-Verlag, Nümbrecht: 234 pp.
- VÖGE, M. (1989): Tauchuntersuchungen an Isoëtiden in einigen sauren Seen Südnorwegens. – Tuexenia 9: 29–37.
- VÖGE, M. (1995): Veränderungen der Makrophytenvegetation des Großensees bei Hamburg. – Drosera `95: 45–52.
- WALTER, R. (2007): Geologie von Mitteleuropa. 7. Aufl. – Schweizerbart, Stuttgart: 511 pp.
- WEGENER, U. (1968): Neuer Nachweis einer Strandlingesellschaft (*Littorelletum uniflora* Knapp 1948) am Oberen Kiliansteich im Harz. – Naturkundl. Jahresber. Mus. Heineanum 3: 6–7.
- WIRTGEN, P. (1865): Ueber die Vegetation der hohen und der vulkanischen Eifel. – Verhandl. Naturhist. Ver. Preuss. Rheinlande 22: 63–291.

- WITTIG, R. (1996): Schutz der Vegetation temporärer Heideweiler durch Biotop-Neuschaffung - Sukzessionsstudien zu Chance und Grenzen des Biotopenschutzes. – Natursch. Landschaftsplan. 28: 112–117.
- ZEHM, A., BRACKEL, W. VON & MITLACHER, K. (2008): Hochgradig bedrohte Strandrasenarten. Artenhilfsprogramm am bayerischen Bodenseeufer unter besonderer Berücksichtigung der Diasporenbank. – Natursch. Landschaftsplan. 40: 73–80.
- ZIMMERMANN, M., GREIN, M. MEYER-SPETHMANN, U. & TÄUBER, T. (2022): Historische Fundorte des Schwimmenden Froschkrauts (*Luronium natans* (L.) Raf.) im nördlichen Niedersachsen. – Inform. Natursch. Niedersachsen 41: 38–46.