

Kleinräumige Vegetationskomplexe am Rande des Wattenmeeres: einige symmorphologische und bioökologische Merkmale

- Angelika Schwabe, Freiburg i.Br. -

Abstract

Small-Scale Vegetation Complexes Bordering the Wadden Sea: Some Symmorphological and Biocoenological Characteristics.

Certain aspects of diversity in the salt marsh vegetation are presented in this paper, firstly a diversity of growth forms and secondly a small-scale diversity involving the creek-fringe vegetation.

For species of the Chenopodiaceae a diversity of growth forms can be noted if different habitats such as salt pans, creek fringes, sand plains are compared. Even in winter some of the therophytic *Salicornia* species keep their specific architecture and have a trophic function for birds, such as *Acanthis flavirostris* or *Plectrophenax nivalis*.

In the same habitats a structural homioiogy can often be observed e.g. as regards the branching patterns of *Artemisia maritima*, *Halimione portulacoides* and *Suaeda flexilis*.

A diversity of vegetation units can be found at the edges of creeks. Here an edaphic diversity created by sedimentation events such as storm floods carrying sand or floods carrying mud leads to habitat pattern. Specific growth forms and micro-vegetation complexes are restricted to eroded banks such as individuals of *Halimione portulacoides* with an alcove-like growth allowing small animals (e.g. Amphipoda) which drift away with the tidal outflow to be „saved“. Some flower-visiting insects, such as *Colletes halophilus* VERHOEFF (Hymenoptera Apoidea), use the specific vegetation mosaic of the creek fringes as food autotope, and sandy habitats, such as the *Sagino-Cochlearietum*, as nest autotope.

The typical „limes convergens“ situation (ecotone in a strict sense) of the salt marsh vegetation is not fully realized as regards the mosaic of creek-fringe vegetation. The high diversity of animals and the continua between, e.g., the *Halimionetum portulacoidis* and *Artemisietum maritimae* show transitions to the „limes divergens“ (ecocline) situation.

1. Einführung

Reinhold TÜXEN hat die Watten-Landschaften in seinen Vorträgen als solche der „Millimeter-Formung“ beschrieben, die sich von den reliefstärkeren Dünen- und Felsküstengebieten durch ihre Ebenheit scharf abgrenzen.

August THIENEMANN formulierte im Jahre 1920 sein 2. bioökologisches Grundprinzip in der folgenden Weise: „Je mehr sich die Lebensbedingungen eines Biotops vom Normalen und für die meisten Organismen Optimalen entfernen, um so artenärmer wird die Biozönose, um so charakteristischer wird sie, in um so größerem Individuenreichtum treten die einzelnen Arten auf“.

Zweifellos stellen *Salicornietum dolichostachyae*- oder *Puccinellietum maritimae*-Landschaften Modelle dar, auf die die Grundprinzipien der „Millimeter-Landschaft“ und der artenarmen und individuenreichen Biozönosen in idealer Weise zutreffen.

Man sollte neben individuenreichen Populationen stenöker Arten am Randes des Wattenmeeres auch, wie WESTHOFF in einer gedankenreichen Arbeit auf dem Rintelner Symposium 1968 (publ. 1974) ausführte, grobkörnige Anordnungsmuster der Vegetation mit scharfen äußeren Grenzen vom Typ des „limes convergens“ finden. In einem abschließenden Kapitel soll

geprüft werden, inwieweit das Kleinmosaik am Rande des Wattenmeeres, das in der folgenden Arbeit näher behandelt wird, dem „limes convergens“-Typ gehorcht.

Trotz der Uniformitäten, die zu erwarten sind, läßt sich in den wenigen durch den Menschen nicht oder kaum beeinflussten Gebieten am Rande des Wattenmeeres lokal eine bemerkenswerte standörtliche Vielfalt auf kleinem Raum beobachten. Diese Tatsache, die als Ausnahmeerscheinung in der Salzrasen-Vegetation zu betrachten ist, ist sowohl von TÜXEN (z.B. TÜXEN et al. 1957) als auch von WESTHOFF (z.B. 1947, WESTHOFF & DEN HELD 1969) erkannt worden.

Für die hier gemeinte Vielgestaltigkeit sind Geofaktoren verantwortlich zu machen, die nicht biologischen Gesetzen gehorchen sondern physikalischen und im Zusammenspiel zwischen hydrologischen Wirkungen (Sedimentation, Abrasion, Strömungshaushalt) und äolischen Einflüssen die Wattenlandschaft kleinräumig gestalten können. Solche „Modellierungen“ können bereits als Rieselmarken („Priele en miniature“) im Watt beobachtet werden (s. z.B. REINECK 1970) und zeigen als Priele, als Großformen des Wattes, zahlreiche geomorphologische Merkmale von Fließgewässer-Ufern (Prallhang, Gleithang u.a.). Die Formen des Eulitorals vermögen sich als Erosionspriele in das Supralitoral der Salzrasen einzuschneiden.

Als weitere Zeugen der Dynamik von Sturm und Wasser gibt es Auskolkungen in den Salzrasen, die zur Entstehung von Salzpflanzen führen, Flugsand-Überwehungen in den Salzrasen oder auch Überschlickungen auf Flugsandplatten. Die vielfältig wirkenden Geo-Faktoren auf kleinem Raum lassen eine Mannigfaltigkeit an Kleinlebensräumen und - unmittelbar damit verbunden - eine Wuchsformenmannigfaltigkeit entstehen.

Zunächst sollen Aspekte der Wuchsformenmannigfaltigkeit hervorgehoben werden (Kap. 2), im Anschluß daran folgen Analysen des Standortmosaiks (Kap. 3).

2. Wuchsformenmannigfaltigkeit auf kleinem Raum bei standörtlichen Differenzierungen und Anpassungssyndrome bei Küsten-Chenopodiaceen

Die standörtliche Bindung verschiedener *Salicornia*-Sippen ist bekannt, sie wurde z.B. schon von WESTHOFF (1947) als „ecotopic differentiation“ und „step on the way of the formation of species“ hervorgehoben: sie soll im folgenden unter dem Gesichtspunkt der kleinräumigen Mannigfaltigkeit betrachtet werden.

Die bereits erwähnten überschlickten und somit tonreichen Vertiefungen im *Puccinellietum maritimae* stellen durch Meerwasser-Stagnation nach hohen Fluten und Verdunstung mit ihren charakteristischen Trockenrissen „Salzpflanzen en miniature“ dar und werden von der diploiden *Salicornia ramosissima* besiedelt (Abb. 1). Diese Standorte erinnern schon physiognomisch an Salzlacken, wie sie z.B. im pannonischen Raum am Neusiedler See zu finden sind; im pontisch-pannonischen Raum liegt auch ein Mannigfaltigkeitszentrum der Chenopodiaceen. Die kurzährigen, sich im Herbst karminrot durch Betacyane verfärbenden Scheinähren stecken in einem kleinen „Köcher“, der noch nach Absterben der Pflanzen zu sehen ist (Abb. 1, 2). Dieser hat wahrscheinlich eine biomechanische Funktion, indem er den nur durch einen geringen Sklerenchym-Anteil gestützten Scheinähren an ihrer Basis zusätzlichen Halt verschafft (PD Dr. C. MATTHECK, Karlsruhe, mdl. Mitt.). Die abgestorbenen Pflanzen bleiben oft bis zum Frühjahr aufrecht stehen und bilden einen eigenen strukturellen Winteraspekt. Obwohl in der Literatur (s. z.B. AELLEN 1959 ff., KÖNIG 1960) angegeben wird, daß die Samen recht rasch im Herbst ausgestreut werden, fanden wir vielfach in mehreren Jahren im Januar noch größere Mengen in den Scheinähren, verborgen unter dem „Deckel“ der abgestorbenen Blütenhülle (Abb.2). Diese Scheinähren entlassen ihre Samen nach und nach; sie bleiben in der regel „stabil“ und können auch durch körnerfressende Vögel, z.B. Berghänflinge (*Acanthis flavirostris*), Ohrenlerchen (*Eremophila alpestris*), Schneammern (*Plectrophenax nivalis*) „abgeerntet“ werden, so daß im Winteraspekt die abgestorbenen Individuen noch eine trophische Funktion haben.

Sicher war das Längerwerden der Scheinähren mit dem Weg der diploiden Ausgangssippe in den amphibischen Lebensraum des Wattenmeer-Eulitorals verbunden; das Sklerenchym

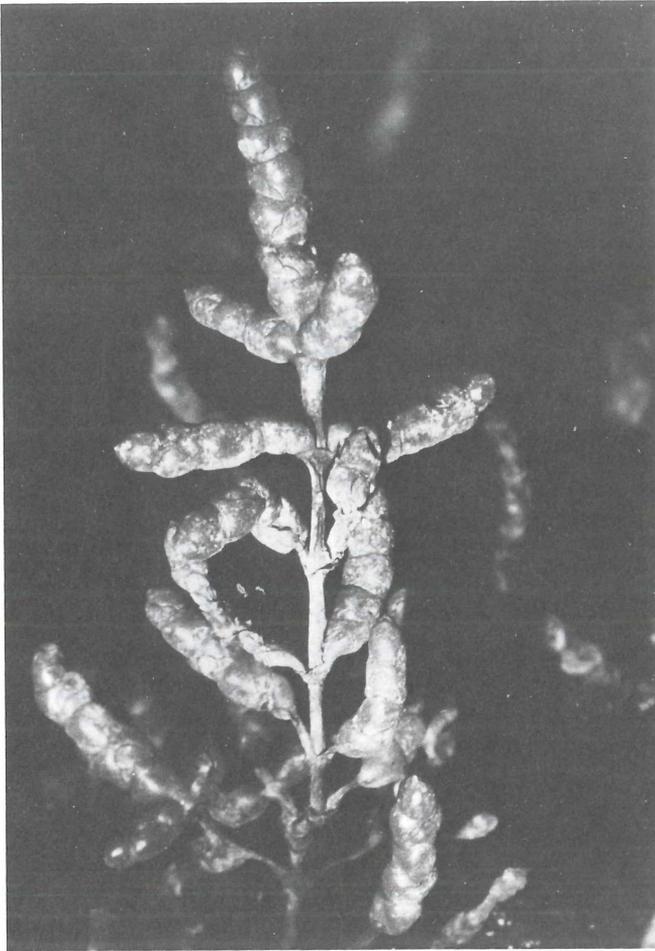


Abb. 1: Habitus von *Salicornia ramosissima* s.str. im Herbst. Die Scheinähren sind bei diesem Individuum karminrot verfärbt, der „Köcher“ an der Basis der fertilen Scheinähren ist erkennbar; (Hallig Nordstrand, Okt. 1982).

wurde bei der tetraploiden *Salicornia dolichostachya* bedeutend verstärkt, der „Köcher“ reduziert.

Ein struktureller Winteraspekt ist in geschützten Buchten zu beobachten; an exponierteren Stellen jedoch kippen die Pflanzen nach den ersten Sturmfluten, beladen mit Grünalgen-Decken um oder Sturm und Wellenschlag reiben sie bis auf Sklerenchymreste auf (Abb.2). Dieses wird durch die starke Zunahme von *Enteromorpha*- und *Ulva*-Arten in den letzten Jahrzehnten (RANWELL 1972, WESTHOFF 1985) begünstigt. Bereits GILLNER (1960) gibt die rasche Zerstörung des *Salicornia dolichostachya*-Aspektes im Herbst für die schwedischen Westküste an: „Es ist auffallend, wie schnell *Salicornia strictissima* zu Beginn des Herbstes am Wasserstrand abgebrochen wird“ (p. 62). In geschützten Buchten können die vertrockneten Scheinähren mit Samen darin bis zum Frühjahr überdauern. Sie haben dann Bedeutung als Nahrungsgrundlage z.B. für den Berghänfling (BUB & HINSCHKE 1962) sowie für Ohrenlerchen, Schneeammern u.a. (KÖNIG 1960 und eigene Beobachtungen).

Auch nach modernen cytotoxonomischen und morphologischen Untersuchungen sind *Salicornia dolichostachya* und *S. ramosissima* (= *brachystachya*) 2 gut trennbare Arten (HUISKES et al. 1985).

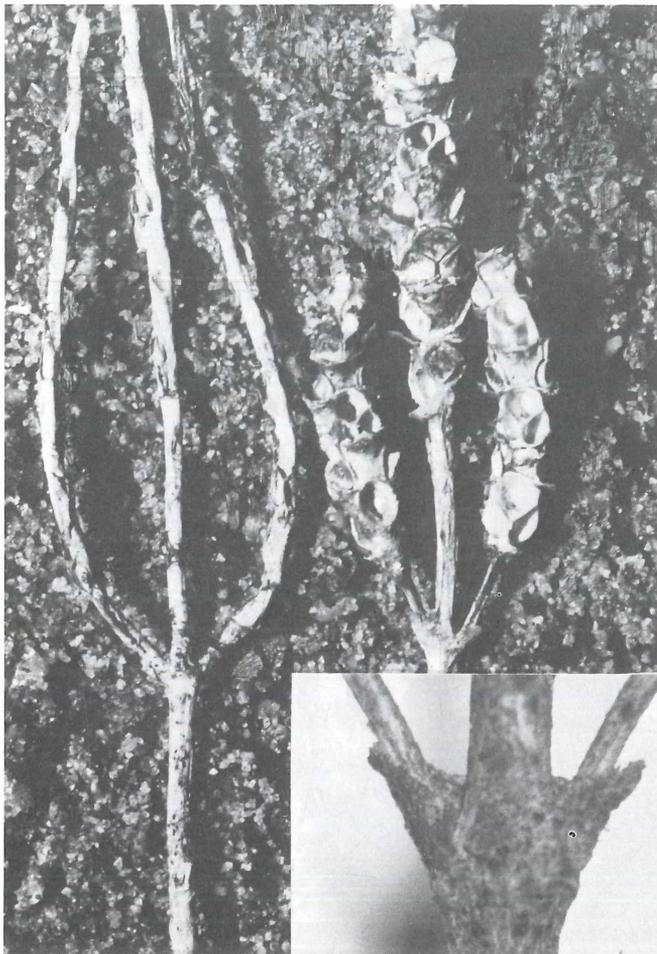


Abb. 2: Habitus von *Salicornia ramosissima* s.str.- (rechts) und *Salicornia dolichostachya* s.str.-Scheinähren (links) nach den ersten schweren Winter-Sturmfluten. Die Samen von *S.ramosissima* sind z.T. noch enthalten, z.T. ausgestreut; der „Köcher“ (s. Text) liegt an der Basis der Scheinähren (rechts unten vergrößert dargestellt: maximale Breite 4 mm). *Salicornia dolichostachya* enthält in diesem Zustand nur noch wenige Samen in den eingetrockneten Scheinähren; (Texel, Jan. 1991).

Beide *Salicornia*-Sippen haben auch den „Sprung“ in einen der extremsten Lebensräume geschafft: Flugsandplaten und verwandte Lebensräume. Mit ihren über 7 cm langen Scheinähren, die sich „stromlinienförmig“ legen, besiedelt *Salicornia dolichostachya* ssp. *decumbens* (Abb.3) die Flugsandplaten und baut dort das *Salicornietum decumbentis* auf. Bei sehr starkem „Sandstrahlgebläse“ kommt es aber auch bei dieser Flugsand-Sippe zu Epidermisschäden, verbunden mit Einkrümmung der endständigen Scheinähren.

*Salicornia*decumbens* keimt bei entsprechender Samen-Verdriftung und 1–2 mm starker Überschlückung, die als Keimbett dient. Ihre Vorkommen fluktuieren in starkem Maße, so konnte z.B. bereits G.F.W. MEYER die Pflanze 1822 auf Norderney nachweisen (Beleg im Göttinger Herbar, s. KÖNIG 1960), wir fanden *Salicornia*decumbens* auf einer Exkursion mit R. TÜXEN 1972 auf dieser Insel; die Pflanze tauchte, nachdem sie dort mehrere Jahre nicht mehr nachgewiesen werden konnte, im Jahre 1990 wieder auf (C. HOHBOM, mdl. Mitt.).

Salicornia ramosissima bildet z.B. in Sandbetten, die von der Strandseite her eingebrochen und überschlickt worden sind, aber auch auf überschlickten Flugsandplaten prostrate Formen.

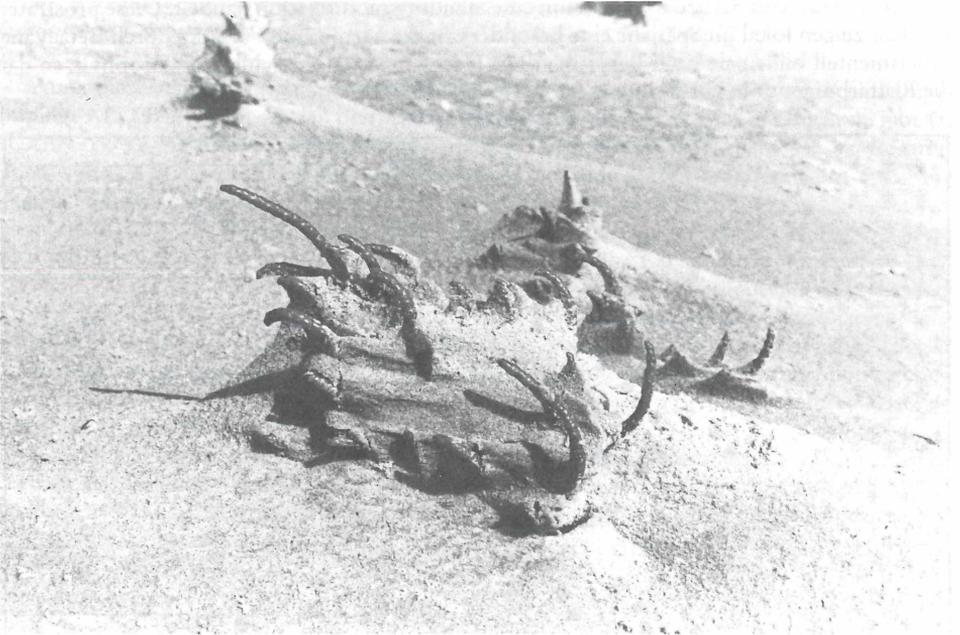


Abb. 3: *Salicornia dolichostachya* ssp. *decumbens* auf einer Flugsandplate der Insel Norderney; (Aug. 1972).

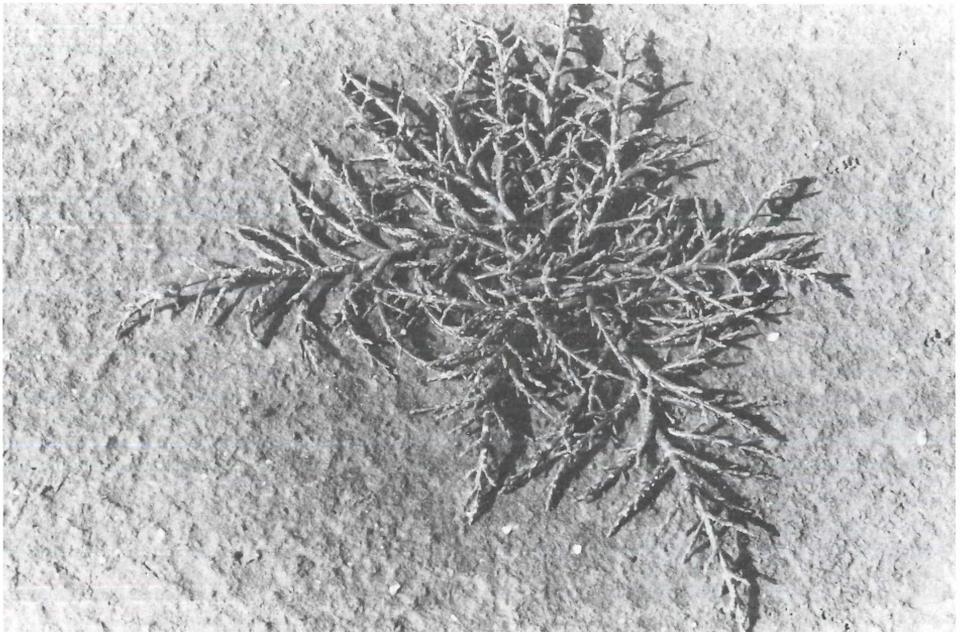


Abb. 4: *Salicornia ramosissima* f. *prostrata* auf überschlickter Flugsandplate der Insel Trischen; (Aug. 1974).

KÖNIG (1960) wies nach, daß es sich um eine Standortmodifikation handelt. Diese prostraten Formen zeigen lokal im Spätjahr eine besonders starke karminrote Färbung durch Betacyane; experimentell bilden sie nach Besprühen mit Harnstoff wieder reichlich Chlorophyll, so daß die Rotfärbung nur bei N-Mangel besteht (HOFFMANN & SACHERT 1967).

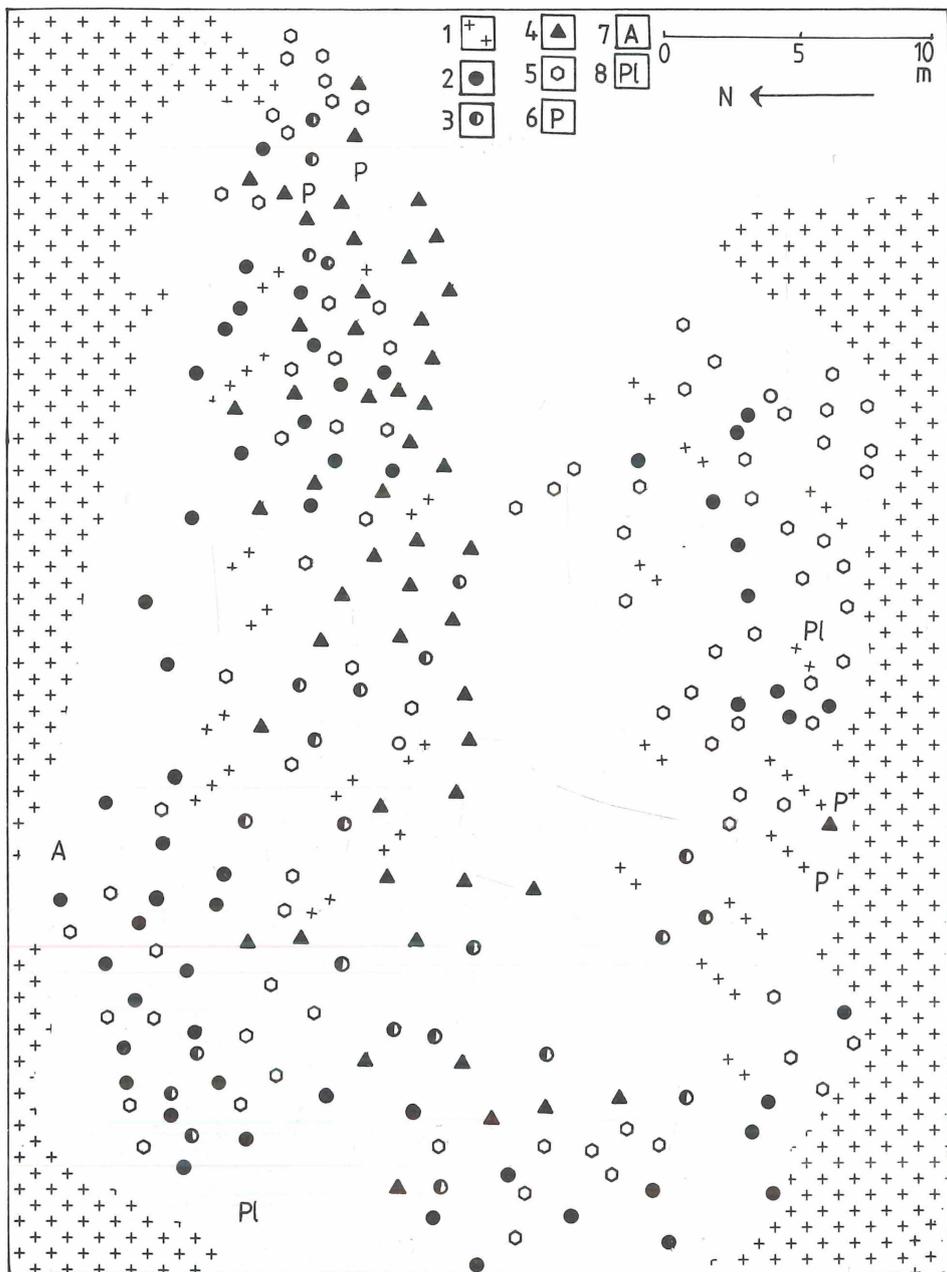


Abb. 5: Feinkartierung einer wenig überschlickten Flugsandplate auf der Insel Trischen (1: *Agropyron junceum*, 2: *Salicornia ramosissima* s.str., 3: *Salicornia ramosissima* f.prostrata, 4: *Salicornia dolichostachya* ssp. *decumbens*, 5: *Suaeda maritima* s.l., 6: *Puccinellia maritima* s.l., 7: *Aster tripolium*, steril, 8: *Plantago maritima*); (Aug. 1970, SCHWABE n.p.).

Im Bereich wenig überschlickter Sandplatten treten *Salicornia*decumbens* und *Salicornia ramosissima* f. *prostrata* häufig zusammen auf (Abb. 4, 5).

Auch die Gattung *Suaeda*, mit nach Meinung des verstorbenen Chenopodiaceen-Monographen AELLEN aus Basel der perfidesten Systematik, die es bei Chenopodiaceen gibt (s. TÜXEN 1974), vermochte neben den Salzpflanzen, wo *Suaeda maritima* s.str. vorkommt, einen weiteren Standort zu erobern; sie weist entsprechende Anpassungssyndrome auf. Eine als „*Suaeda macrocarpa* Moq.“ bezeichnete Sippe besiedelt spezifisch Spülsaumstandorte vor allem am Rande von Prieln und hat einen hochwüchsigen, langgliedrigen Habitus. Dieser wird z.B. bei GARCKE (1972) als typisch für *Suaeda maritima* abgebildet. Wir sind zu dem Ergebnis gekommen, daß die makrokarpen Pflanzen in ihren morphologischen Eigenschaften der von FOCKE (1873) bereits beschriebenen *Suaeda maritima* ssp. *flexilis* entspricht (SCHWABE & KRATOCHWIL 1984), s. Abb. 6 a, b. Auch die Abbildungen von BOUCAUD (1972, Fig. 3) und von TÜXEN (1974, Abb. 20, 21) stimmen mit diesem morphologischen Typ überein (die Abb. 20 bei TÜXEN 1974 stammt von einem Prielrand der Insel Trischen und stellt *Suaeda*flexilis* dar).

Es gibt bei morphologisch sonst identischen Individuen makrokarpe und mikrokarpe Formen, das Samenmerkmal ist nicht konstant einem Formenkreis zuzuordnen (SCHWABE & KRATOCHWIL i.c.). So ist „*Suaeda macrocarpa*“ weder als eigene Kleinart oder Subspecies noch

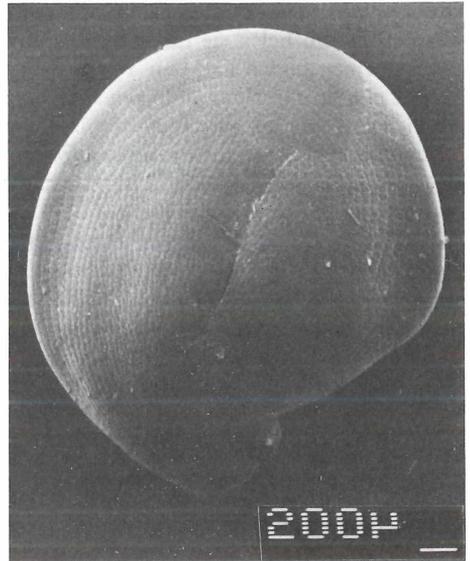
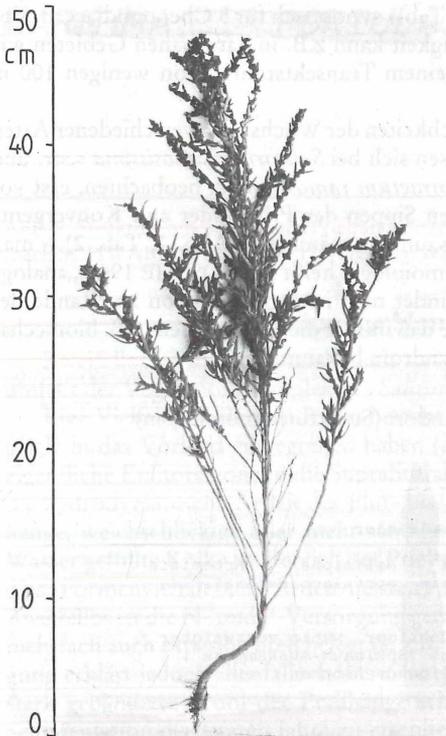


Abb. 6 a,b: Habitus von *Suaeda*flexilis* und dazugehörige Samen, die den angegebenen Maßen von „*Suaeda*macrocarpa*“ entsprechen (nach SCHWABE & KRATOCHWIL 1984).

als Varietät aufrecht zu erhalten. Die „Sippe“ wird z.T. sogar bei neueren ökophysiologischen Arbeiten ausgeschieden, so z.B. von BOUCAUD & BILLARD (1985).

Diasporen-Dimorphismen sind z.B. von *Salicornia patula*, hier verbunden mit Dormanz (kleinere Samen) oder fehlender Dormanz (größere Samen) bekannt geworden (BERGER 1985) und auch von *Chenopodium*-Arten. Der Samen-Dimorphismus wird als Anpassungsstrategie zur Erhöhung des Keimerfolges an „safe sites“ (z.B. zeitliche Differenzierung) interpretiert (BERGER l.c.).

Es besteht bei dem komplizierten Formenkreis der *Suaeda*-Sippen noch ein großer Forschungsbedarf, vor allem unter Einbeziehung von Keimversuchen und Anzuchten in Gezeitenbecken.

Tab. 1: Kleinräumige Wuchsformen-Mannigfaltigkeit einiger Küsten-Chenopodiaceen bei standörtlicher Differenzierung.

Sippe	<i>Salicornia ramosissima</i> s.str.	<i>Salicornia dolichostachya</i> s.str.	<i>Salicornia dolichostachya</i> ssp. <i>decumbens</i>	<i>Suaeda maritima</i> s.str.	<i>Suaeda maritima</i> ssp. <i>flexilis</i> "S. <i>macrocarpa</i> "
Stand- örtl. Schwerp.	Salzpfannen innerhalb d. <i>Puccin.maritimae</i>	Eulitoral d. Wattenmeeres	Flugsand- platten	Salz- pfannen	Prielränder
Chromos.	2n = 18	2n = 36	2n = 36	2n = 36	2n = 36
Wuchs- form	stark ver- zweigt, kurze Schein- ähren	geringe Ver- zweigung, längliche Scheinähren	geringe Ver- zweigung, stark ver- dickte, lange Scheinähren	stark ver- zweigt, kurzgliedrig, niedrigwüch- sig, oft prostrat	geringe Verzwei- gung, aufsteigend- hochwüchsige "Äst- chen"

Die Wuchsformen-Mannigfaltigkeit ist in der Tab.1 synoptisch für 5 Chenopodiaceen-Sippen zusammengestellt worden. Diese Vielgestaltigkeit kann z.B. in naturnahen Gebieten wie der Vogelsinsel Trischen (SCHWABE 1972) auf einem Transektstreifen von wenigen 100 m Länge angetroffen werden.

Der Mannigfaltigkeit gegenüber stehen Ähnlichkeiten der Wuchsform verschiedener Arten am selben standörtlichen Typ (Tab. 2). Diese lassen sich bei *Salicornia ramosissima* s.str. und *Suaeda maritima* s.str., den Kennarten des *Salicornietum ramosissimae*, beobachten; erst vor wenigen Jahren fielen sie uns bei nitrophytischen Sippen der Prielränder auf. Konvergente Wuchsformen bilden hier den Typus der „Spülsaum-Auskämmer“ (Abb. 7, Tab. 2) – man könnte von Strukturhomoiologien sprechen (Homoiologie heißt nach OSCHKE 1966 „analoge Ähnlichkeit“ homologer Strukturen). Vielfach findet man in der Vegetation am Rande des Wattenmeeres solche Anpassungssyndrome, ohne daß immer die Kausalitäten (z.B. biomechanische Gründe) für ein spezifisches Anpassungssyndrom bekannt sind.

Tab. 2: Konvergente Wuchsformen am selben Standort (Strukturhomoiologien).

Standort	Salzpfannen		Prielränder		
	<i>Salicornia ramosissima</i>	<i>Suaeda maritima</i> s.str.	<i>Suaeda</i> * <i>flexilis</i>	Halimione portulacoides	Artemisia <i>maritima</i>
Wuchs- form- Typ	niedrigwüchsiger, ver- zweigter, kurzgliedriger Typ, oft niederliegend		hochwüchsiger, wenig verzweigter Typ des "Spülsaum-Auskämmer", aufsteigende Ästchen		

ELLISON & NIKLAS (1988) klassifizierten die standortsabhängige Wuchsform von *Salicornia europaea* s.l. mit einem Computer-Modell und bewerteten sie als optimal im Hinblick auf Lichtausnützung und Minimierung der Druckbelastung.

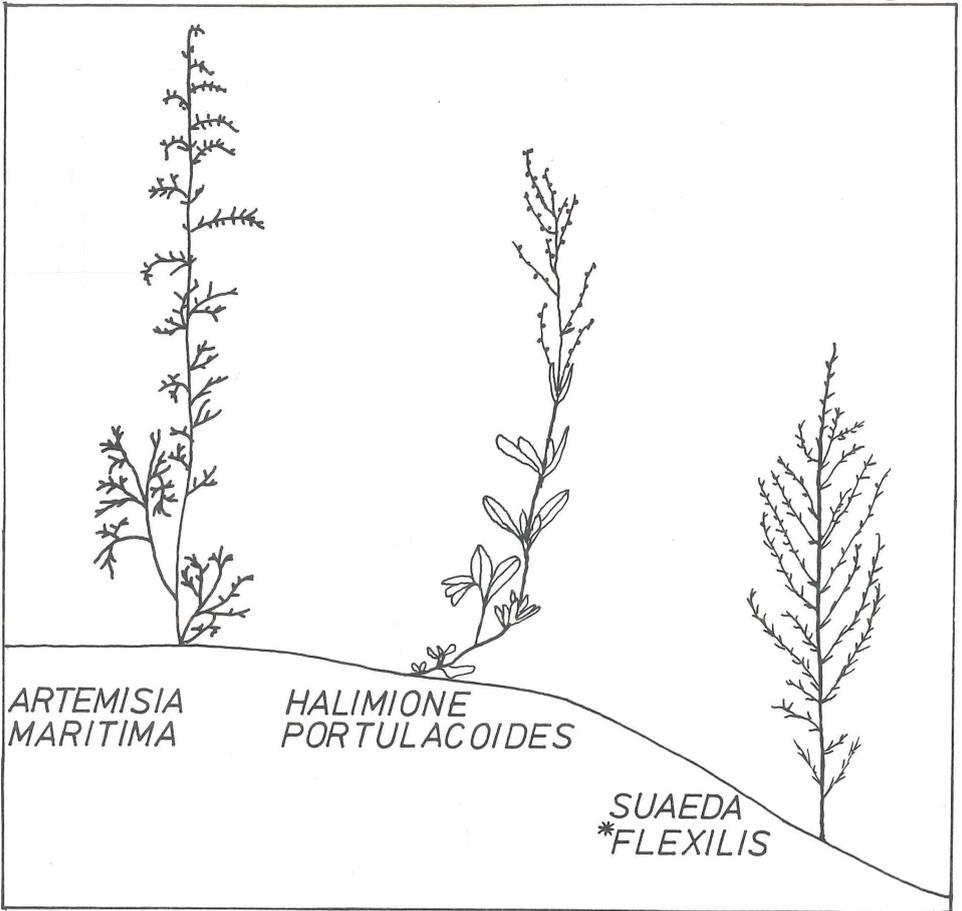


Abb. 7: Strukturhomoiologie am Prielrand: *Suaeda*flexilis*, *Halimione portulacoides*, *Artemisia maritima* (nach SCHWABE & KRATOCHWIL 1984, verändert).

2. Kleinräumige Mannigfaltigkeit von Habitaten

Zweifellos ist die Mannigfaltigkeit an Lebensräumen im Wattenmeer-Eulitoral gering, so umfaßt der Vegetationskomplex des *Salicornietum dolichostachyae* nur 2–3 Gesellschaften.

Eine Vielfalt auf kleinem Raum besteht jedoch im Bereich der Priele, die sich als Erosionspriele in das Vorland eingegraben haben (Abb. 8). Diese Großformen des Wattes tragen die eigentliche Eulitoralzone in die Supralitoralzone herein (s. Kap. 1). Hier gibt es bedingt durch die hydrodynamische Arbeit des Flut- und Ebbstroms Feinmodulationen der Ufer wie Prallhänge, weichschlickige oder mehr sandige Gleithänge, Sand- oder Schlickbänke, immer mit Wasser gefüllte Kolke im Bereich der Prielsohle am Zusammenfluß von Priel, Uferabbrüche: diese Formenvielfalt bietet in den meisten Fällen „Lizenzen“ für die Ansiedlung von Vegetation. Zweifellos ist die N- und P-Versorgung gerade auf den Uferwällen recht gut, dies wurde bereits mehrfach auch experimentell belegt (s. z.B. SCHERFOSE 1987). Die bessere Nährstoff-Versorgung erklärt jedoch allenfalls höhere Artenzahlen, nicht das gegliederte Feinmosaik. Das oft stark gebänderte Profil der Prallhänge erlaubt die „Sturmflutgeschichte“ und allgemein die Sedimentation der letzten Jahre zu erschließen. Dies wird durch die Abb.9 dokumentiert, die das Bodenprofil eines Priel-Prallhanges mit dem anschließenden Plateau vergleicht. Auch bei höher entwickelten Gesellschaften der Prielränder ist in den Bodenprofilen die Sturmflut-Schichtung noch ablesbar (Abb. 10).

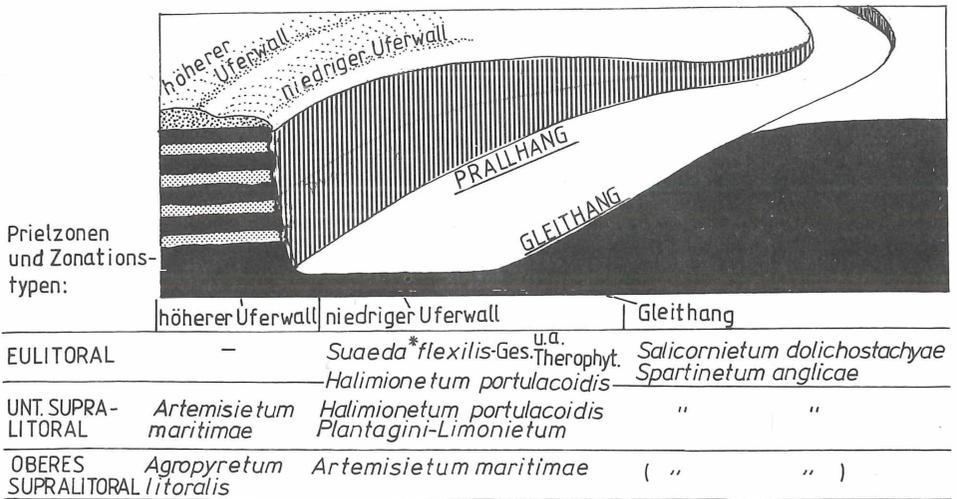


Abb. 8: Querschnitt durch einen idealisierten Priel und Vegetationszonierungen in Abhängigkeit von der MThw-Linie.

Allgemein läßt sich sagen, daß im Prielrandbereich die Schlick-, Sand- u.a. Sukzessionsserien, wie sie z.B. von ROOZEN & WESTHOFF (1985) und WESTHOFF (1987) erarbeitet worden sind, im kleinflächigen Wechsel, verbunden mit einem Substratwechsel, auftreten können.

Die erste botanische Würdigung der Prielränder stammt meines Wissens von W. CHRISTIANSEN, der den Begriff „Uferflora“ verwendete und 1927 über Priele der *Puccinellietum maritimae*-Zone schrieb (p. 32): „An ihren steilen Ufern hat sich in der Regel eine reichhaltige Flora angesiedelt. *Artemisia maritima*, *Statice limonium*, *Aster tripolium*, *Obione portulacoides* und *O. pedunculata*, *Cochlearia anglica* und *Triglochin maritima* machen den Rasen, ..., oft zu wahren Blumenbeeten.“

Im folgenden sollen einige Vegetationsmuster an natürlichen Prielsystemen verglichen werden:

Schlick- oder Schlick-/ Sandbänke der Prielsohle werden durch das *Salicornietum dolichostachyae* oder auch durch das *Spartinetum anglicae* besiedelt. Hier findet man im Mischwatt oft die „Häufchen“ und darunter die Wohngänge von *Bledius spectabilis* KRAATZ, einem Staphyliniden, der sich z.B. von Diatomeen ernährt und eine Bindung an solche Pionierstandorte zeigt. Die „Häufchen“ verraten in dem dunkel überschlickten Substrat die Farbe darunter liegender Sandpartien (Abb.11). *Bledius spectabilis* wurde von WALTER et al. (1982) auch an überschlickten, sandigen Standorten der „Strandvlakte“ auf Schiermonnikoog in einem „*Glaux*-stratum“ nachgewiesen.

Bledius spectabilis ist nur ein Beispiel für die Vielzahl an stenöken Tierarten am Rande des Wattenmeeres; es sei hierzu vor allem auf die Arbeiten von HEYDEMANN verwiesen (z.B. HEYDEMANN 1967, 1982, HEYDEMANN & MÜLLER-KARCH 1980).

Am Gleithang herrschen ebenfalls die beiden Pioniergesellschaften *Salicornietum dolichostachyae* und *Spartinetum anglicae*; zur eigentlichen Ufervegetation vermitteln oft *Suaeda*flexilis*-Bestände. Bei syndynamisch jungen Prielrändern kann die Therophytenvegetation, z.B. *Atriplex hastata* oder *Suaeda flexilis*, auch am Ufer beherrschend sein (Abb. 12).

Die *Suaeda*flexilis*-Ges. ist sehr verbreitet und kommt nach Einschätzung von KUHBIER (in litt.) auf allen ostfriesischen Inseln vor, sowie auch in der Ley-Bucht (sie wurde inzwischen auch von SCHERFOSE 1986 auf Spiekeroog nachgewiesen). Wir konnten die Gesellschaft im September 1984 auch auf Texel im Gebiet „De Schorren“ finden und die folgenden 2 Belegaufnahmen machen:

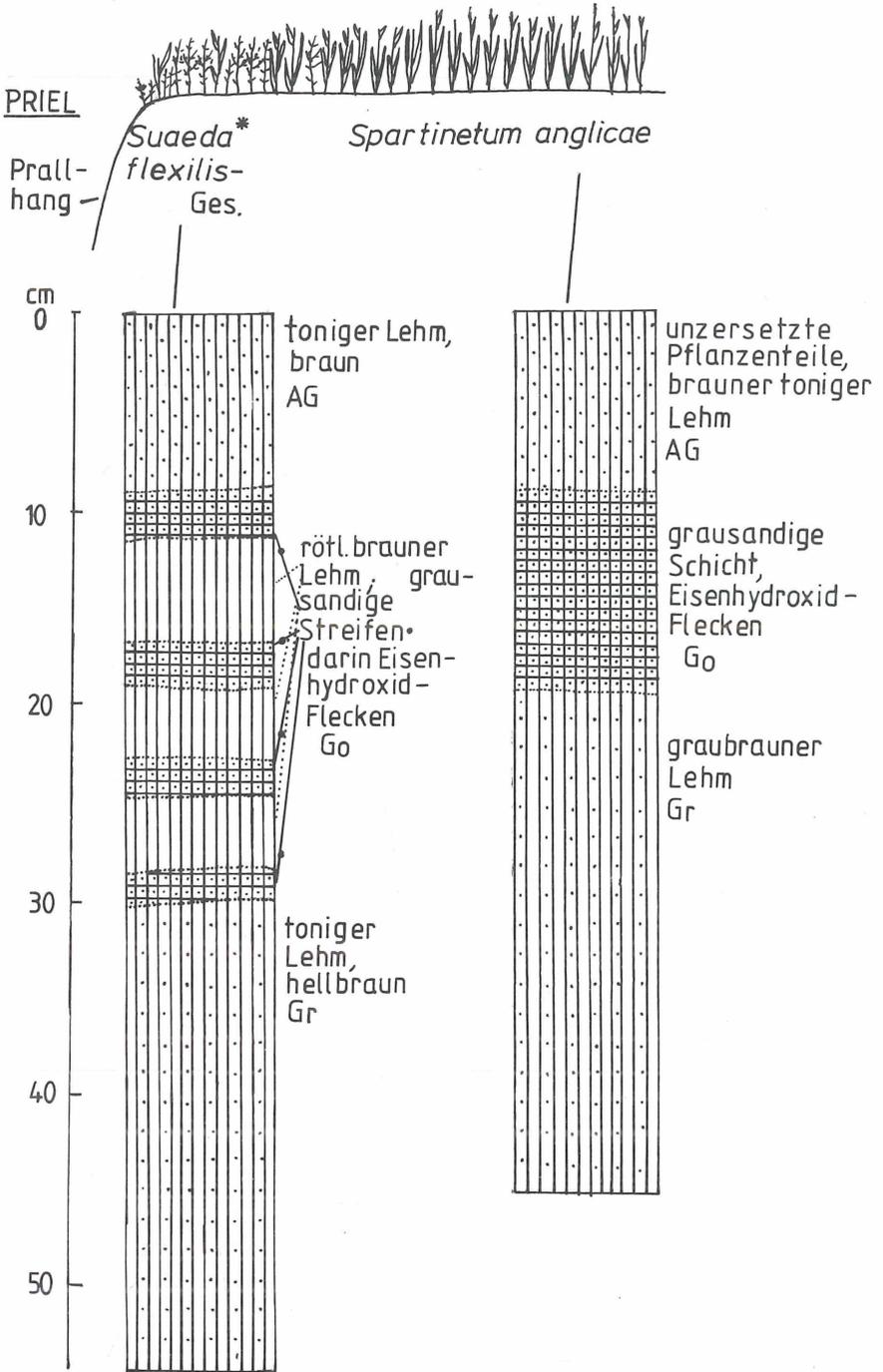


Abb. 9: Eng benachbarte Bodenprofile am Prielrand und in einem *Spartinetum*-Bestand (oberster Eulitoral-Bereich); (Trischen, Aug. 1970, SCHWABE n.p.).

*Halimionetum
portulacoidis*

*Artemisietum
maritimae*

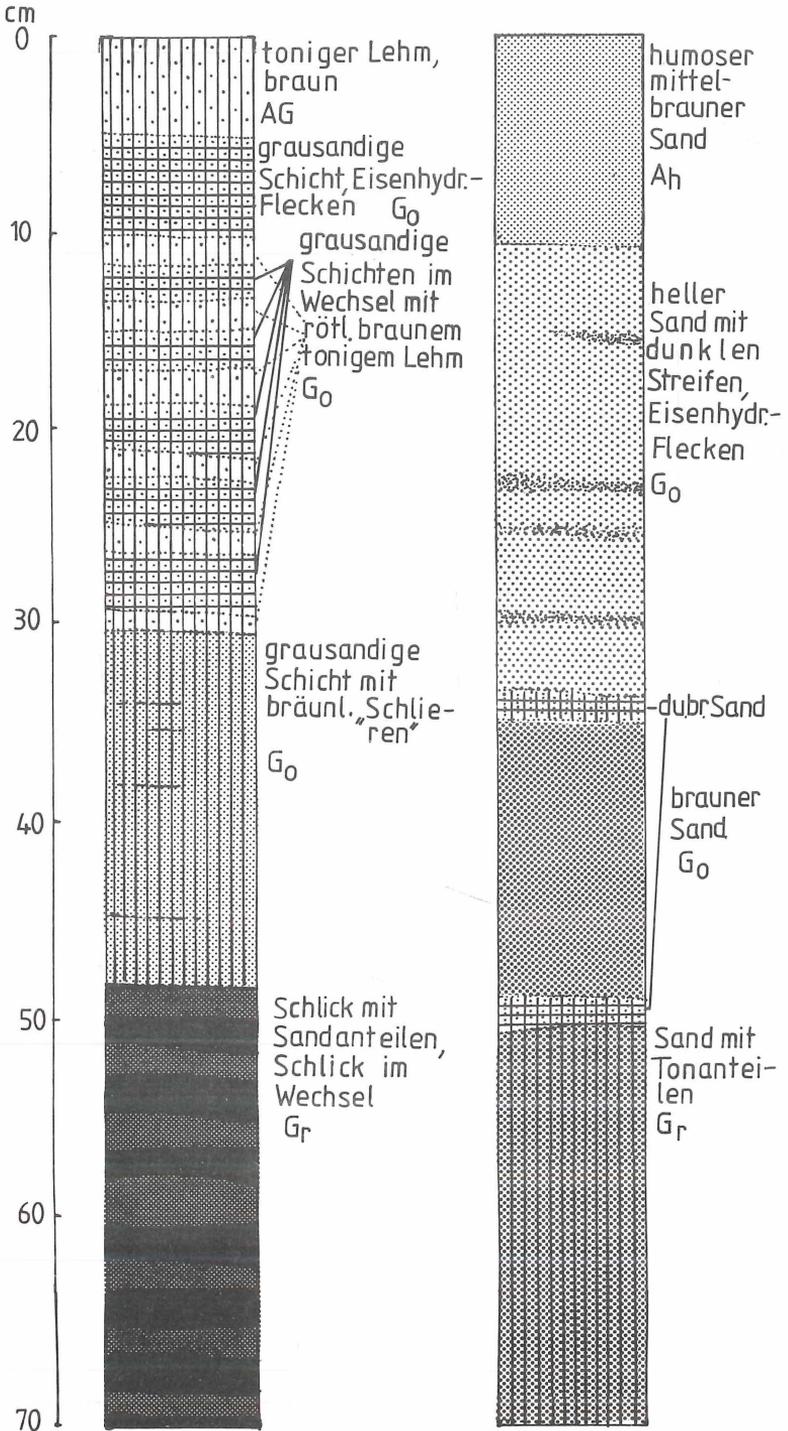


Abb. 10: Bodenprofile am Prielrand im unteren und oberen Supralitoral-Bereich; (Trischen, Aug. 1970, SCHWABE n.p.).

1. 95 % Vegetationsdeckung; *Suaeda*flexilis* 5.5, *Salicornia dolichostachya* s.str. 1.1, *Salicornia ramosissima* s.str. 2m.2, *Puccinellia maritima* +, *Halimione portulacoides* +;

2. 90 % Vegetationsdeckung; *Suaeda*flexilis* 5.5, *Halimione portulacoides* 1.1, *Salicornia ramosissima* s.str. 2a.2, *Aster tripolium* +. Trockenrisse der tonigen Auflage, darunter vorherrschend toniger Sand.

Die *Suaeda*flexilis*-Ges. wird bei genügender Aufhöhung rasch durch die Chamaephytenvegetation des *Halimionetum portulacoidis* ersetzt (Abb. 13 a-c); diese Entwicklungsrichtung konnte auch mit Dauerquadraten verfolgt werden (SCHWABE 1975, s. auch Tab. 3). Einzelne *Halimione*-Pflanzen schieben sich bereits wenig unter der MThw-Linie in die *Suaeda*flexilis*-Ges. (Abb. 12). Experimentelle Befunde von JENSEN (1985) belegen, daß bei *Halimione* ein positiver Zusammenhang zwischen NaCl-Toleranz und guter N-Versorgung besteht.

An den Prielkanten bildet sich bei fehlender Störung sehr rasch ein besonderer Strukturtyp der Vegetation: der der „überhängenden“ Chamae- oder Hemikryptophyten, z.B. von *Halimione portulacoides* (Abb. 13 c). Die Lizenz für diesen Erker-ähnlichen Wuchs besteht im Schlickküsten-Litoral nur an solchen Kanten. Die „Erker“-Pflanzen haben hier eine strukturelle Bedeutung z.B. für kleine Krebse, die mit dem Ebbstrom verdriften und sich hier „hochhangeln“ können; wir beobachteten dies für Detritus-fressende Amphipoden des *Halimionetum* (z.B. Gattung *Orchestia*).

In beweideten Vorländern werden diese Pflanzen durch das Vieh nicht erreicht und bilden hier überhängende Ufersäume.

Bereits CHRISTIANSEN (1927:32) gibt an, daß *Puccinellia maritima* lange Ausläufer über den Prielrand sendet und gerade hier zur Blüte kommt.

Auf Schlick-durchsetztem sandigen Substrat entwickelt sich bei fehlender Beweidung das *Plantagini-Limonietum*, so wie WESTHOFF & SEGAL (1961) es von Terschelling beschrieben haben und wie wir es an der Nahtstelle zwischen west- und ostfriesischen Inseln auf Borkum studierten (SCHWABE & KRATOCHWIL 1984). A. BEEFTINK (1985) belegte eine Nischendifferenzierung, die eine Koexistenz von *Limonium* (eher in Mikro-Depressionen) und *Plantago* (eher auf Mikro-Erhebungen) ermöglicht. *Plantago maritima* hat als Schlüsselart für viele Tiere, die monophag an der Pflanze leben, eine außerordentlich große Bedeutung; TH. TISCHLER (1985) erwähnt allein 8 monophage Käfer. *Limonium vulgare* braucht offenbar Sand-Anteile und fehlt auf reinem Schlick. EBER & VEENHUIS (1990) stellten fest, daß die Rhizome von *Limonium* bis 20 cm Bodentiefe reichen können und erst dann Speicher- und annuelle Absorptionswurzeln folgen. Für diese sehr spezifische unterirdische Wuchsform ist sicherlich zeitweilige Durchlüftung Voraussetzung; dies müßte noch experimentell-ökologisch untersucht werden. Die für eine Schlickküsten-Pflanze außergewöhnliche Wuchsform kann wohl als „Erbe“ aus dem Mannigfaltigkeitszentrum der Gattung *Limonium* im weiteren Mediterrangebiet betrachtet werden, wo der standörtliche Schwerpunkt in Gischt-bespritzten Felsspalten liegt.

Bei aktivem Abbruch entwickelt sich ein Prallhang, der - wenn er nicht zu stark geneigt ist - als Strukturelemente Abbruchschollen aufweist sowie an der Oberkante freigelegte unterirdische Sproßteile und Wurzeln z.B. von *Limonium* (Abb. 14, 15). Die freigelegten unterirdischen Sproßteile von *Limonium* stellen Merotope (Strukturhabitate) dar und haben im Verbreitungsgebiet von *Apion limonii* L., einem monophagen Curculioniden, eine Schlüsselstellung für das Tier, da nur sie zur Eiablage angestochen werden können (TH.TISCHLER 1985). Solche strukturellen Komponenten sind bekanntlich für die Tierwelt von großer Bedeutung (s. z.B. auch SCHÄFER 1970) und sollten auch bei Vegetationskomplex-Aufnahmen erfaßt werden. *Apion limonii* lebt in einem eigenen Mikro-Vegetationskomplex der Prallhänge, dem die Gleithang-Gesellschaften mit hoher Sicherheit fehlen. Wir haben diesen Typ bisher nur außerhalb des Verbreitungsgebietes des Käfers studieren können (Tab. 4), und möchten dazu anregen, diesen Vegetationskomplex bald auch im Gebiet der Halligen und nordfriesischen Inseln zu analysieren (s. die Verbreitungskarte bei TH.TISCHLER l.c.).

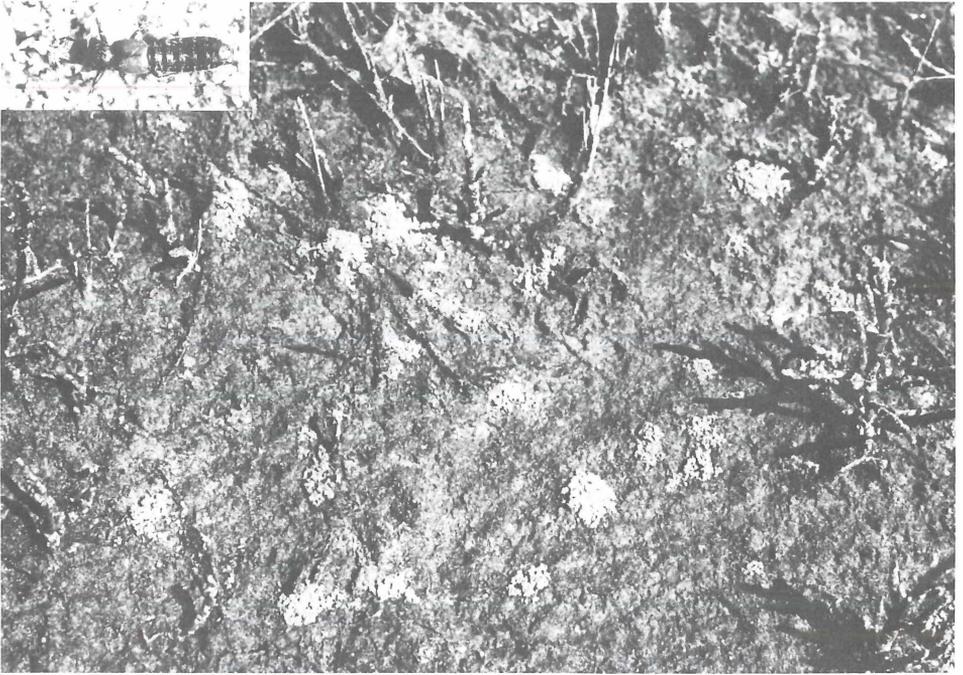


Abb. 11: Lebensraum von *Bledius spectabilis* (Staphylinidae) im *Salicornietum dolichostachyae* am Prielrand mit den kennzeichnenden „Häufchen“ der Wohngänge (im Bild heller, da sandreich) und dem vergrößerten Käfer oben links im Bild (Länge 7,8 mm); (Borkum, Sept. 1983).



Abb. 12: Prielrand im oberen Eulitoral-Bereich mit der *Suaeda flexilis*-Ges. und (kurz unterhalb der MThw-Linie) wenigen *Halimione portulacoides*-Pflanzen; (Trischen, Juli 1972).

1972



1973



1974

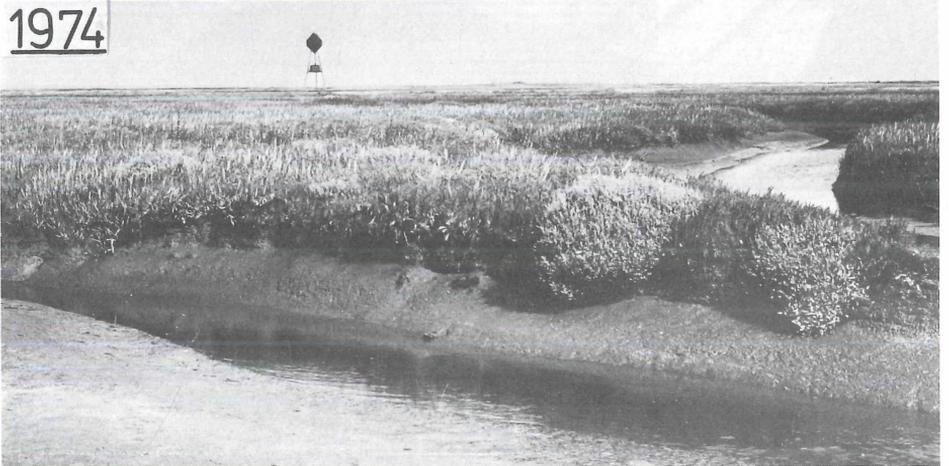


Abb. 13 a, b, c : Prielrand auf der Insel Trischen in den Jahren 1972-1974 mit der *Suaeda*flexilis*-Ges. (1972) und der Initialphase des *Halimionetum portulacoidis* (1974). 2 *Halimione portulacoides*-Individuen, die 1972 schon vorhanden waren, entwickelten bis zum Jahre 1974 typischen „Erkerwuchs“. Die Entwicklung der Kontaktvegetation wurde parallel mit einem Dauerquadrat (Pfeil, s. Tab.3) studiert.



Abb. 14: Abbruch am Prielrand in der *Limonium vulgare*-Fazies des *Puccinellietum maritimae*. Die Flächen werden extensiv durch Schafe beweidet; (Texel, Slufter, Sept. 1984).



Abb. 15: Abgebrochene Schollen am Prielrand mit freigelegten Rhizom- und Wurzel-Bereichen von *Limonium vulgare*; (Texel, Slufter, Sept. 1984).

Bei extensiver Beweidung der Prielufer wird das *Halimionetum* zugunsten eines *Puccinellietum maritimae* zurückgedrängt, das z.B. im extensiv mit Schafen beweideten „Sluf-ter“ auf Texel (überschlicktes Meereseinbruch-Gebiet auf der Strandseite) eine ausgesprochene Faziesbildung von *Limonium* zeigt; bei intensiver Schafbeweidung herrscht demgegenüber ein artenarmes *Puccinellietum*, das oft nur 2–3 Arten enthält und mit über 80 % Deckung ausschließlich von *Puccinellia maritima* bestimmt wird. Dies beherrscht große Teile des Vorlandes z.B. im Bereich der nordfriesischen Festlandsküste; die Bewirtschaftung wird jetzt z.T. im Sinne des Naturschutzes durch Extensivierungsmaßnahmen geändert.

Wenn die Priele weit in das Vorland greifen, entstehen neben niederen Uferwällen mit dem *Artemisietum maritimae* auch hohe Uferwälle, oft sichelförmig als sandige Streifen ausgebildet, die als charakteristische Vegetation mit dem *Agropyretum litoralis* bewachsen sind (Ch *Agropyron pungens*; s. dazu v.GLAHN 1986, 1987). Beide Gesellschaften haben Bedeutung als Nisthabitate für Vögel, so z.B. Rotschenkel (*Tringa totanus*), lokal sogar für die seltene Lachseeschwalbe (*Sterna nilotica*: Norderoog, im *Artemisietum maritimae*, s. Abb. 94 bei DIRCKSEN 1938).

Hier sind wir in natürlichen Vorländern kleinerer Inseln oder an den schmalen Ost- oder Westseiten der Inseln oft schon im Bereich des Dünenfußes, u.a. dem Lebensraum der von TÜXEN & WESTHOFF (1963) so eindrucksvoll beschriebenen Pendelgesellschaft der *Saginetea maritimae*, die nur bei hohen Wintersturmfluten durch das Salzwasser erreicht wird.

In diesen Übergangsfeldern Düne/ Watt bieten sich Lebensräume für Tiere, die charakteristische Vegetationskomplexe besiedeln. Dazu gehören Hymenopteren, die z.B. die Blüten des Prielrandmosaiks und der Salzrasen (*Limonium*, *Aster tripolium*) oder der *Agropyro-Rumicion*-Vegetation (*Inula britannica*, s. Abb. 16) nutzen (dort ihren Nahrungsautotop haben) und als Bodennister z.B. im *Sagino-Cochlearietum*, am Dünenfuß oder anderen sandreichen Stellen ihren Nistautotop. Eine endemische Art unter den apoïden Hymenopteren der Nordsee-Küsten (Doggerland-Art, s. z.B. HAESELER 1978) ist *Colletes halophilus* VERHOEFF (Abb. 16).



Abb. 16: Für die Doggerland-Art *Colletes halophilus* (Hymenoptera Apoidea) bieten vielfach Compositen der Halo- und Hygroserie (hier im Bild: *Inula britannica*) die Nahrungsgrundlage; der Nistautotop liegt z.B. am Dünenfuß.

Die Verbreitungskarte von HAESELER (1987, Abb. 19.1) mit sehr lückigen Vorkommen im Bereich der westfriesischen Inseln ist durch Nachweise auf der Insel Texel (KRATOCHWIL n.p.) zu ergänzen.

Tab. 3: Entwicklung eines Dauerquadrates nahe dem Prielrand (s. Abb. 13 a-c) auf der Insel Trischen.

Jahr	1970	71	72	73	74
Vegetationsbedeckung (%)	90	95	90	90	85
Artenzahl	5	6	6	5	6
<i>Suaeda*flexilis</i>	3.2	4.3	3.2	2.1	2.1
<i>Puccinellia maritima</i>	2.2	2.2	2.2	3.2	3.2
<i>Spartina townsendii</i>	1.1	1.1	+	+	+
<i>Aster tripolium</i>	+	+	2.2	2.2	3.2
<i>Atriplex hastata</i>	2.2	2.2	2.2	.	.
<i>Salicornia ramosissima</i> s.str.	.	r	+	2.1	2.2
<i>Halimione portulacoides</i>	1.2

Bodenaufhöhung 1970-74: 3 cm

Tab. 4: Mikro-Vegetationskomplexe der Gleit- und Prallhänge im Gebiet „Slufter“/ Texel, jeweils 50-100 m-Abschnitte.

Lfd.Nr.	Vegetationsbedeckung (%)	Gleithang			Prallhang				
		80	70	80	60	70	70	60	70
Zahl der Einheiten		6	6	6	6	8	6	6	7
D Gleit- hang	<i>Salicornietum dolichostachyae</i>	2b	3	3
	<i>Spartinetum townsendii</i>	+
D Prall- hang	<i>Puccinellietum maritimae</i> , Opt.phase, <i>Limonium</i> -Fazies, Abbruch	.	1	+	3	2a	2b	2a	2b
	<i>Artemisietum maritimae</i>	.	.	.	+	2a	2a	2a	1
D Überg. Düne	<i>Agropyretum juncei</i>	2a
Sonst. perenn. Veg. typen	<i>Halimionetum portulacoidis</i>	2b	2a	2a	2a	2a	3	2b	2b
	<i>Puccinellietum maritimae</i> , optim.	3	2b	2b	2a	2b	2a	.	2a
	<i>Puccinellietum maritimae</i> , initial	2a	2a	2a	2a	2a	.	2a	.
	<i>Juncus maritimus</i> -Best.	+	.	.	.
	<i>Puccinellietum mar.festucetosum</i>	2a	.
Sonst. Therophy- ten-Best.	<i>Salicornietum ramosissimae</i> ohne <i>Suaeda maritima</i> s.str.	2a	1	.	2a	3	2m	+	+
	<i>Suaeda maritima</i> s.str.-Vorkommen	.	.	+	.	+	+	.	+
Substrat:		vorwiegend Schlick			vorwiegend Sand			Sand	

Diese erst ab Ende August fliegende Seidenbiene hat eine Vorliebe für Compositen (wir fanden sie auf Borkum an *Aster tripolium*, auf Texel an *Inula britannica*); sie besiedelt in der Regel einen Vegetationskomplex. Andere Küsten-spezifische Arten wie z.B. *Bombus muscorum* (FABRICIUS) nutzen ebenfalls Fazies-bildende Salzrasen-Pflanzen, wie z.B. *Limonium vulgare* als Nahrungsgrundlage (s. dazu SCHWABE & KRATOCHWIL 1984).

Der Winteraspekt der Prielränder zeigt im Eulitoral nach den ersten schweren Winterfluten zumeist kaum mehr Überbleibsel von Therophyten, die in der Regel bereits als noch lebende, pralle Individuen umfallen und verschwemmt werden. Das wintergrüne *Halimionetum* mit wenigen rosabraun-verfärbten überalterten Blättern verleiht dem Standort einen grauen Schimmer, der durch die Überschlickung noch verstärkt wird. Das *Artemisietum maritimae* hat bereits im Spätwinter austreibende Knospen an der Basis der vertrockneten alten Sproßachsen, die jedoch nicht aspektbildend sind. *Halimione portulacoides* kann in sehr kalten Wintern zurückfrieren, und es kommt zu Fluktuationen, die in einigen Fällen zum „Raumgewinn“ von *Artemisia maritima* führen. Nach wenigen Jahren kann *Halimione* dann den Platz „zurückerobern“. Dies belegten W.G.BEEFTINK et al. (1978), W.G.BEEFTINK (1985) und RUNGE (1984).

Keimlingswellen von *Suaeda* und *Salicornia dolichostachya* beobachteten wir z.B. an „safe sites“, z.B. Schrumpfungsrissen im Ton, die bei Nipptiden entstehen und in deren

Schrumpfungsrinnen Hunderte von *Salicornia*- und *Suaeda*-Keimlingen zu finden sind (Abb. 17) oder auch in Wagenspuren am Wattenrand. Bei dem Bild von WOHLBERG (s. z.B. ELLENBERG 1986, Abb.289), wo Samen direkt aus den im Schlick vergrabenen Strünken der vorjährigen Pflanze keimen, dürfte es sich um eine recht geschützte Stelle handeln (s. Kap.2). In Buchten oder in Inselschutzwatten Nordfrieslands und auch z.B. in der Leybucht (LINKE 1937, wiedergegeben bei TÜXEN 1974) beobachtet man den letzteren Fall häufig. Auch aus dem Dee-Ästuar in Schottland ist eine Keimung „in situ“ bekannt (BALL & BROWN, zit. bei RANWELL 1972:101).



Abb. 17: „Safe site“ für *Suaeda cf. flexilis*-Keimlinge: Schrumpfungsrisse in der oberen Eulitoral-Zone bei Nipptide (Texel, „De Schorren“, April 1987; die Strünke der Altpflanzen waren noch erkennbar).

Die allogene Ablagerung von alten Fruchtständen, die noch Samen enthalten, konnten wir im Falle von *Limonium* unmittelbar beobachten. Sie wurden nach einer schweren Januar-Sturmflut zu Tausenden im Slufter (Texel) weggerissen und dann auf der Strandseite im Spülsaum abgelagert. Dort fraßen gezielt mehrere Trupps von Schneeammern (*Plectrophenax nivalis*) an ihnen.

Die kleinräumige Vielfalt der Prielrandvegetation läßt sich zusammenfassend vor allem durch die geomorphologische Vielseitigkeit der vertikalen Komponente erklären. Die Lage des Priel-Abschnittes in einer bestimmten Zone (z.B. Eulitoral, unteres, oberes Supralitoral), also die horizontale Blickrichtung auf bestimmte Anordnungsmuster, wirkt dabei modifizierend, indem hier je nach Lage zur Mittelhochwasserlinie in einem bestimmten Sukzessionsstadium Schluß ist, z.B. auf der Stufe des *Halimionetum*. Je nach Tiefe des Priels und standörtlicher Vielfalt kann fast die gesamte Palette der Prielrandvegetation im oberen Supralitoral vorhanden sein, diese schmilzt im Eulitoral auf wenige Gesellschaften zusammen (Abb. 18).

Wie unterscheiden sich natürliche Prielläufe im uneingedeichten Vorland von künstlichen Gräben (Gruppen, Grüppeln)?

Durch die Aushebung der Gruppen wird physiognomisch an beiden Ufern eine Struktur geschaffen, die dem Prallhang scheinbar entspricht, gleichzeitig erzeugt man durch den aufgeschütteten Aushub einen „künstlichen“ Uferwall aus kleinem Material, wie er bei einem

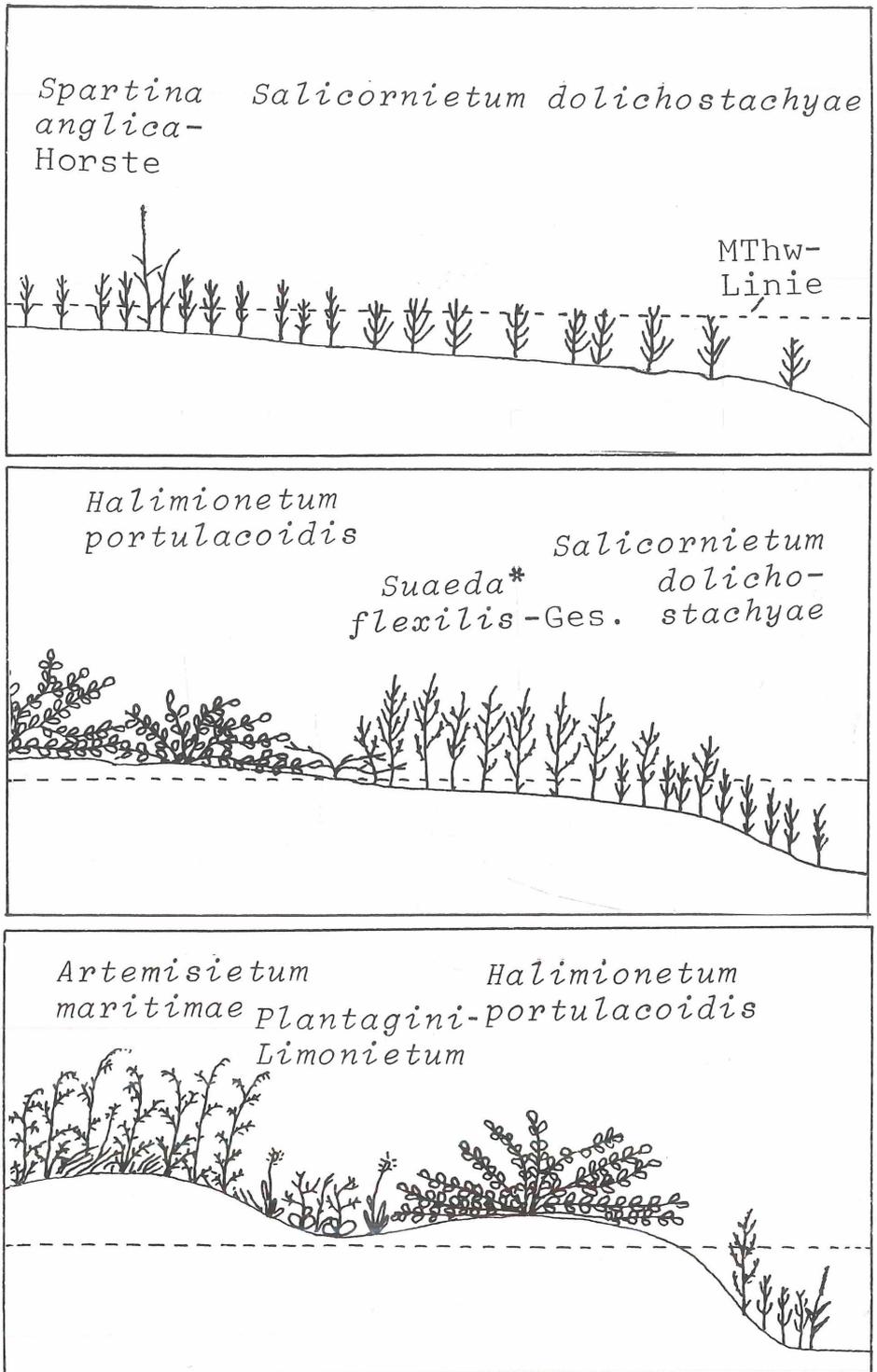


Abb. 18: Schematisiertes Profil der horizontalen (oben: Eulitoral, Mitte: unteres Supralitoral, unten: oberes Supralitoral) und vertikalen Differenzierung von unbeweideten Prielrändern im Bereich der ostfriesischen Inseln (s. dazu auch Abb. 8).

so kleinen Graben in der Natur nicht vorkommt. Dieses hat zur Folge, daß für die Sedimentation (Beruhigung des Flutstroms und Wirkung als Sedimentfallen, besonders in Verbindung mit Lahnungen und Bühnen) „Quasi-Gleithangbedingungen“ herrschen. Somit stellt sich auch als Pionierv egetation das *Salicornietum dolichostachyae* ein (Abb. 19). Der „künstliche“ Uferwall wird bei stärkerer Schafbeweidung z.B. im Gebiet der Hamburger Hallig (Nordfriesland) durch ein an Arten verarmtes *Juncetum gerardii* besiedelt, das z.T.



Abb. 19: Künstlicher Graben, der als Sedimentfalle wirkt, mit „Gleithang-Bedingungen“ und der typischen Zonierung: *Salicornietum dolichostachyae* und *Suaeda*flexilis*-Ges. Es schließt ein *Spartinetum townsendii* mit farbenprächtigem *Aster tripolium*-Blühaspekt an; (Leybucht, Aug. 1972).

Trifolium repens enthält, bei schwächerer Beweidung durch *Artemisietum maritimae* oder *Agropyretum litoralis*.

Das Aufwerfen des Substrates stellt einen schweren ökologischen Eingriff dar, der sich z.B. auf biotopeigene Käferzönosen des *Puccinellietum maritimae* negativ auswirkt; so werden z.B. die Ausschlüpfraten von *Phyllobios vespertinus* F. (Curculionidae) um 97% gesenkt (TH. TISCHLER 1985).

3. Gesetzmäßigkeiten der fluviatilen Uferformung und ihrer pflanzlichen Besiedlung (Exkurs)

Wenn man natürliche Prielläufe in den Vorländern mit naturnahen Bachläufen, z.B. an weitgehend natürlich waldfreien, vermoorten Bächen des Ostschwarzwaldes vergleicht (Abb. 20, 21), gibt es trotz der gravierenden ökologischen Unterschiede (Salz-/ Süßwasser, periodisches Trockenfallen i.Tagesrhythmus usw.) in beiden Fällen bedingt durch die gestaltformende Arbeit des fließenden Wassers standörtliche Lizenzen, die sowohl bei Prielen als auch bei Fließgewässern entstehen. Die Anzahl der Vegetationseinheiten entspricht den „Lizenzen“ wie z.B. Sediment-Akkumulation am Ufer, Abbruch u.a. und kann in beiden Fällen durchaus gleich sein (Abb. 20, 21).

Beiden Typen gemeinsam ist die Bedeutung von Singularitäten z.B. bei Hochwasser-Ereignissen; Zufälligkeiten bei der Ansiedlung oder Erosion sind oft kaum berechenbar. Singularitäten erschweren allgemein für beide Typen das Berechnen von Modellen.



Abb. 20: Prielrand mit *Salicornietum dolichostachyae*, *Halimionetum portulacoidis*, *Puccinellietum maritimae*, *Artemisietum maritimae*; (Hallig Nordstrand, Sept. 1982).



Abb. 21: Bachrand im Ostschwarzwald mit *Agrostis*prorepens*-Ges., *Glycerietum fluitantis*, *Pbalaridetum arundinaceae* und *Caricion fuscae*-Fragmenten; (Donau-Quellzufluß, Juli 1987). (Weitere Erläuterungen, s.Text.)

4. Prielrand-Bereiche und ihre Bewertung in einem ecotone-ecocline-Konzept

Können die hier vorgestellten kleinräumigen Vegetationskomplexe als „Ökotone i.e.S.“ als „limes convergens-Typen“ sensu WESTHOFF betrachtet werden? In der Tab. 5 sind die gegensätzlichen Ecktypen, wie sie mehrfach von WESTHOFF und seinen Schülern formuliert worden sind (z.B. WESTHOFF 1974, VAN LEEUWEN 1970, WESTHOFF & VAN DER MAAREL 1973) zusammengestellt. Viele Merkmale des „Ökoton-Konzeptes“ treffen zweifellos sehr gut auf die Prielrand-Vegetation zu. Der einfachste Fall, daß z.B. ein Uferbereich aus homogenem Material besteht und nur der Wasserstand variiert, wie VAN DER MAAREL (1990) es als klaren limes convergens-Fall angibt, ist jedoch bei den Prielrändern kaum realisiert, so daß es

Tab. 5: Merkmale von Ökotonen s.str. und Ökoklinen (zusammengesellt nach Angaben von WESTHOFF und seinen Schülern, s. Text).

	<u>Ökoton s.str.</u> (ecotone) "limes convergens" Konzentrationsber.	<u>Öko(Coeno)kline</u> (ecocline) "limes divergens" Dispersionsbereich
intern	- geringe räumliche Diff. der Textur - "variety in time" - artenarm, individuenreich - geringe Stabilität	-grosse räumliche Diff. der Textur - "variety in space" - artenreich, individuenarm - hohe Stabilität
extern	- deutliche Grenzen	- Übergänge
Arten-diversität	- geringer intern als extern oder intermediär	- höher intern als extern

hier auch substratbedingte scharfe innere Grenzen geben kann. Eine exemplarische Transekt-darstellung von einem häufigeren Typ zeigt (Abb. 22), daß wir im Bereich der MThw-Linie ein Diskontinuum haben, im Übergangsfeld Halimionetum portulacoidis/ Artemisietum maritima allmähliche Übergänge. Beide Grenztypen treffen sich kleinräumig an einem Prielrand. Zum Teil läßt sich auch ein ecocline-spezifischer „edgeeffect“ feststellen, schon physiognomisch entsteht der Eindruck von Saumstreifen (Abb. 23). Die von zoologischer Seite postulierte hohe Artendiversität dieser Randzonen, die ecocline-spezifisch ist (s.z.B. HEYDEMANN & MÜLLER-KARCH 1980, HEYDEMANN 1982), müßte noch weiter auf dem pflanzensoziologischen und Vegetationskomplex-Raster spezifiziert werden. Die „dann und wann“-Lage, die große Dynamik, der diese Standorte, die nicht von räumlicher sondern nur von zeitlicher Konstanz sind, unterliegen, bleiben als limes convergens-Merkmale; es können jedoch am Prielrand durchaus auch Übergänge zum „limes divergens“-Typ festgestellt werden.

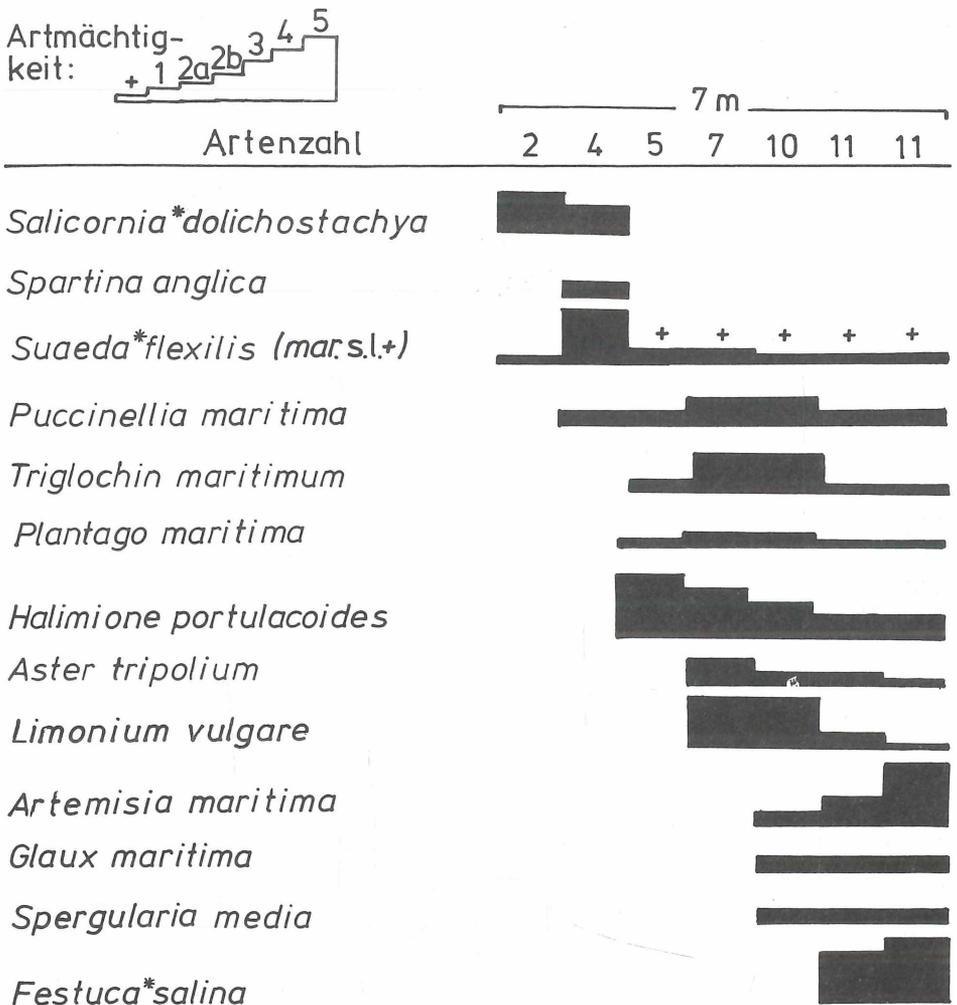


Abb. 22: Exemplarische Transekt-Darstellung am Prielrand; (Borkum, Sept. 1986, SCHWABE n.p.).

Danksagung

Sehr herzlich sei Herrn Priv.-Doz. Dr. C. Mattheck (Inst. für Material- u. Festkörperforschung, Kernforschungszentrum Karlsruhe) für seine Beratung in biomechanischen Fragen gedankt. Mein Dank gilt ebenfalls H. KUHBIER (Überseemuseum Bremen), der bei Determination und Herbarvergleich von *Suaeda*-Individuen half, ferner das Luftbild (Abb. 23) zur Verfügung stellte und uns Frischmaterial von Chenopodiaceen übersandte.

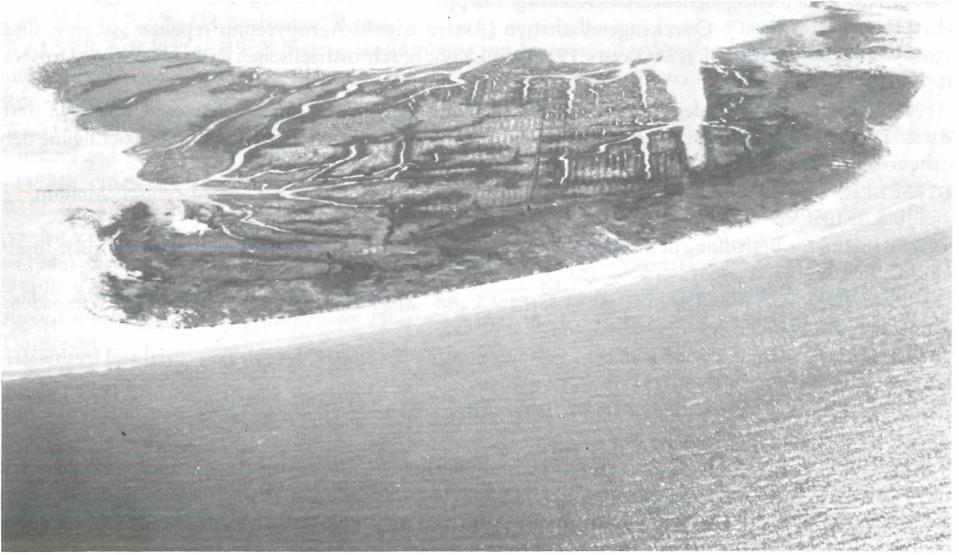


Abb. 23: Luftbild der Insel Trischen mit dem Prielsystem und „Saumstreifen“ an den Prielrändern; (Aufn. von H.KUHBIER, Mai 1987, mit frdl. Genehmigung des Autors).

Literatur

- AELLEN, P. (1959 ff.): *Chenopodiaceae*. - In Hegi, G. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. - II (2), 2.Aufl. Berlin und Hamburg.
- BEEFTINK, A. (1985): Interactions between *Limonium vulgare* and *Plantago maritima* in the Plantagini-Limonietum on the Boschplaat, Terschelling, The Netherlands. - *Vegetatio* 61: 33-44. Dordrecht.
- BEEFTINK, W.G. (1985): Vegetation study as a generator for population biological and physiological research on salt marshes. - *Vegetatio* 62: 469-486. Dordrecht.
- et al. (1978): Aspects of population dynamics in *Halimione portulacoides* communities. - *Vegetatio* 36 (1): 31-43. The Hague.
- BERGER, A. (1965): Seed dimorphism and germination behaviour in *Salicornia patula*. - *Vegetatio* 61: 137-143. Dordrecht.
- BOUCAUD, J. (1972): Auto-écologie et étude expérimentale des exigences éco-physiologiques de *Suaeda maritima* (L.) DUM., var. *macrocarpa* MOQ. et var. *flexilis* FOCKE. - *Oecol.Plant.* 7 (2): 99-123.
- & Billard, J.P. (1985): Nitrogen nutrition in the estuarine zone: the case of *Suaeda maritima* var. *macrocarpa*. - *Vegetatio* 62: 303-308. Dordrecht.
- BUB, H. & HINSCHKE, A. (1982): Zum Nahrungspflanzen-Komplex des Berghänflings (*Acanthis flavirostris*). - *Hercynia* 19 (3): 322-362. Leipzig.
- CHRISTIANSEN, W. (1927): Die Außendeichsvegetation von Schleswig-Holstein mit besonderer Berücksichtigung von Föhr. - *Föhrer Heimatbücher*: 26-52.
- DIRCKSEN, R. (1938): Die Insel der Vögel. - Essen. 112 pp.
- EBER, W. & VEENHUIS, B. (1990): Natalität und Mortalität bei *Limonium vulgare*. - In: SCHMID, B. & STÖCKLIN, J. (Edit.) *Populationsbiologie der Pflanzen*: 62-73. Basel.
- ELLENBERG, H. (1986): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht*. - Stuttgart. 4.Aufl. 991 pp.
- ELLISON, A.M. & NIKLAS, K.J. (1988): Branching patterns of *Salicornia europaea* (*Chenopodiaceae*) at different successional stages: a comparison of theoretical and real plants. - *Amer.J.Bot.* 75(4): 501-512.
- FOCKE, W.O. (1873): Beiträge zur Kenntnis der Flora der ostfriesischen Inseln. - *Abh.Naturwiss.Ver.Bremen* 3: 305-323. Bremen.

- GARCKE, A. (1972): Illustrierte Flora, Deutschland und angrenzende Gebiete. (Edit. Weihe, K.v. et al.) – Berlin und Hamburg. 1606 pp.
- GILLNER, V. (1960): Vegetations- und Standorts-Untersuchungen in den Strandwiesen der schwedischen Westküste. – Acta phytogeogr.succ.43. Göteborg. 198 pp.
- GLAHN, H. von (1986): Queckengesellschaften (*Astero tripolii*-*Agropyretum repentis* ass. nov. und *Agropyretum litoralis* Br.-Bl. et De Leeuw 1936) im oldenburgisch-ostfriesischen Küstenbereich. – *Drosera* '86(2): 119–131. Oldenburg.
- (1987): Zur Bestimmung der in Norddeutschland vorkommenden Quecken (Arten, Unterarten und Bastarde der Gattung *Agropyron* s.l.) nach vegetativen Merkmalen unter besonderer Berücksichtigung der Küstenregion. – *Drosera* '87(1): 1–27. Oldenburg.
- HAESLER, V. (1978): Zur Fauna der aculeaten Hymenopteren der Nordseeinsel Mellum. – *Zool.Jb.Syst.*105: 368–385. Jena.
- (1987): Insekten – Besiedlung der Insel Mellum. – In: Gerdes, G. et al. (Edit.) Mellum. Portrait einer Insel: 266–280. Frankfurt a.M.
- HEYDEMANN, B. (1967): Die biologische Grenze Land - Meer im Bereich der Salzwiesen. – Wiesbaden. Frankfurt a.M. 199 pp.
- (1982): Ecology of the arthropods of the lower salt marsh. – In: Smit, C.J. et al. Terrestrial and freshwater fauna of the wadden sea area: 10/35–10/57. Rotterdam.
- & MÜLLER-KARCH, J. (1980): Biologischer Atlas Schleswig-Holstein. Lebensgemeinschaften des Landes. – Neumünster. 263 pp.
- HOFFMANN, P. & SACHERT, H. (1967): Der Einfluß von Harnstoff auf die Entwicklung von *Salicornia brachystachya* G.F.W. Meyer – ein Beitrag zum Halophytenproblem. – *Ber.Dtsch.Bot.Ges.* 80(7): 437–446.
- HUISKES, A.H.L. et al. (1985): Cytotaxonomic status and morphological characterization of *Salicornia dolichostachya* and *Salicornia brachystachya*. – *Acta Bot. Neerl.* 34(3): 271–282.
- JENSEN, A. (1985): On the ecophysiology of *Halimione portulacoides*. – *Vegetatio* 61: 231–240. Dordrecht.
- KÖNIG, D. (1960): Beiträge zur Kenntnis der deutschen Salicornien. – *Mitt.Flor.-soz.Arbeitsgem. N.F.* 8: 5–58. Stolzenau/ Weser.
- LEEUWEN, Chr.G. van (1970): Raum-zeitliche Beziehungen in der Vegetation. – In: Tüxen, R. (Edit.) Gesellschaftsmorphologie (Strukturforschung). – *Ber.Int.Sympos.Int.Ver.Vegetationsk.* 1966: 63–68. Den Haag.
- MAAREL, E. van der (1990): Ecotones and ecoclines are different. – *J.Veg.Science* 1: 135–138. Uppsala.
- OSCHE, G. (1966): Grundzüge der allgemeinen Phylogenetik. – *Handbuch d.Biologie III/ 2*: 817–906. Frankfurt.
- RANWELL, D.S. (1972): Ecology of salt marshes and sand dunes. – London. 258 pp.
- REINECK, H.E. (1970): Das Watt. Ablagerungs- und Lebensraum. Frankfurt a. M. 142 pp.
- ROOZEN, A.J.M. & WESTHOFF, V. (1985): A study on long-term salt-marsh succession using permanent plots. – *Vegetatio* 61: 23–32. Dordrecht.
- RUNGE, F. (1984): Dauerquadrat-Untersuchungen von Küsten-Gesellschaften. – *Tuexenia* 4: 153–161. Göttingen.
- SCHÄFER, M. (1970): Einfluß der Raumstruktur in Landschaften der Meeresküste auf das Verteilungsmuster der Tierwelt. – *Zool.Jahrb.Syst.*97: 55–124.
- SCHERFOSE, V. (1986): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Spiekeroog I. – *Tuexenia* 6: 219–248. Göttingen.
- (1987): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Spiekeroog II. – *Tuexenia* 7: 173–198. Göttingen.
- SCHWABE, A. (1972): Vegetationsuntersuchungen in den Salzwiesen der Nordseeinsel Trischen. – *Abhandl. Landesmus. Naturk. Münster* 34(4): 9–22. Münster/ Westf. (mit Vegetationskarte).
- (1975): Dauerquadrat-Beobachtungen in den Salzwiesen der Nordseeinsel Trischen. – *Mitt.flor.-soz.Arbeitsgem. N.F.* 18: 111–128. Todenmann – Göttingen.
- & KRATOCHWIL, A. (1984): Vegetationskundliche und blütenökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Borkum. – *Tuexenia* 4: 125–152. Göttingen.
- TISCHLER, Th. (1985): Freiland-experimentelle Untersuchungen zur Ökologie und Biologie phytophager Käfer (Coleoptera: Chrysomelidae, Curculionidae) im Litoral der Nordseeküste. – *Faun.-ökol.Mitt. Suppl.*6. Kiel. 180 pp.
- THIENEMANN, A. (1920): Die Grundlagen der Biocoenotik und Monards faunistische Prinzipien. – *Festschr. Zschokke, Nr.4*: 1–14. Basel.

- TÜXEN, R. (1974): Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. 2.Aufl., Lief. 1. - Lehre. 207 pp.
- & WESTHOFF, V. (1963): *Saginetea maritimae*, eine Gesellschaftsgruppe im wechselhalinen Grenzbe-
reich der europäischen Meeresküsten. - *Mitt.Flor.-soz.Arbeitsgem. N.F.* 10: 116-127. Stolzenau/ Weser.
- et al. (1957): Die Pflanzengesellschaften des Außendeichslandes von Neuwerk. - *Mitt.Flor.-soz.Arbeits-
gem. N.F.* 6/ 7: 205-234. Stolzenau/ Weser.
- WALTER, K.R.E. et al. (1982): Strategies and population dynamics of arthropod species from coastal plains
and green beaches. - In: Smit, C.J. et al. *Terrestrial and freshwater fauna of the wadden sea*: 101-127.
Rotterdam.
- WESTHOFF, V. (1947): The vegetation of dunes and salt marshes on the Dutch islands of Terschelling,
Vlieland and Texel. - s'Gravenhaage. 131 pp.
- (1974): Stufen und Formen von Vegetationsgrenzen und ihre methodische Annäherung. - In: SOMMER,
W.H. & Tüxen, R. (Edit.) *Tatsachen und Probleme der Grenzen in der Vegetation. Ber.Int.Sympos.
Int.Ver.Vegetationsk.1968*: 45-64. Lehre.
- (1985): Nature management in coastal areas of Western Europe. - *Vegetatio* 62: 523-532. Dordrecht.
- (1987): Salt marsh communities of three West Frisian Islands, with some notes on their long term
succession during half a century. - in: Huiskes, S.H.L. et al. *Vegetation between land and sea*: 16-40.
Dordrecht.
- & DEN HELD, A.J. (1969): *Plantengemeenschappen in Nederland*. - Zutphen. 324 pp.
- & VAN DER MAAREL, E. (1973): The Braun-Blanquet approach. - In: Whittaker, H. (Edit.)
Handbook of Vegetation Science 5: 617-726. The Hague.
- & SEGAL, V. (1961): *Cursus vegetatiekunde* 12.-17.juni op Terschelling. - Hugo de Vries-lab. Amster-
dam. 23 pp.

*

Die Nomenklatur der Gefäßpflanzen richtet sich nach Rothmaler, W. (1976): *Exkursionsflora. Kritischer
Band*. - Berlin. 4. Aufl. 811 pp.

SCHWABE-KRATOCHWIL, ANGELIKA, PD DR.
Lehrstuhl für Geobotanik
Universität Freiburg
Schänzlestraße 1
D - 7800 Freiburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Schwabe [Kratochwil] Angelika

Artikel/Article: [Kleinräumige Vegetationskomplexe am Rande des Wattenmeeres: einige symmorphologische und bioökologische Merkmale 241-267](#)