

Systematik und Ökologie der *Bolboschoenus*- und der *Phragmites*-Brackwasserröhrichte der vorpommerschen Boddenküste (Ostsee)

H. Krisch

Abstract: Based on 87 phytosociological relevés and taking into account the undoubtedly different ecophysiological constitution of reed-forming taxa, the reeds of brackish waters (*Bolboschoenion*) are divided into the Halo-*Bolboschoenetum* and the Astero-*Phragmitetum*, each with 3 subassociations. This arrangement is supported by the results of research on production biology and population analysis. Since *Schoenoplectus* as well as *Bolboschoenus* on the one hand and *Phragmites* on the other hand show clearly different competitive abilities, it is not decisive in the long term which reed-forming taxon by chance grows first on a site. The brackish reeds below the median water level only partly indicate a process of filling-up, but frequently they persist in an available location as quasi-stationary reeds or they regress under the prevailing conditions. In principle the stress of wave action is the limiting factor for the occurrence of reeds, however, grazing cattle destroy the reeds even below the median water level. Regarding the stress by nutrients we refer to the results of other investigations on the bodden coast.

1. Einleitung

Röhrichte sind zwar floristisch arm, stellen aber einen besonderen und sehr bedeutenden Lebensraum dar, dessen Schutzbedürftigkeit inzwischen erkannt worden ist (WILMANN 1989). Wasserröhrichte und Ufervegetation mindern den landseitigen Nährstoffeintrag, und eine Ernte der Biomasse kann dem Kreislauf Nährstoffe entziehen; vielerorts kommt es aber zu einem Röhrichtschwund. Diese Rolle der Röhrichte als Puffer und Bioindikator veranlaßte Biologen und Geographen der Universität Greifswald, die Ökologie der Röhrichte unter den besonderen Bedingungen des Standortes Küste zu untersuchen. Ergänzend dazu waren phytocoenologische Analysen unerläßlich, weil sie die Ergebnisse ökologischer Forschungen verallgemeinerungsfähig und übertragbar machen und die Kartierung ökologischer Raumeinheiten wesentlich befördern.

Der Verfasser legt hiermit einen überarbeiteten und erweiterten Abschnitt aus seiner Habilitationsschrift vor, die als solche nur in hektographierter Form existiert (KRISCH 1987).

1.1. Untersuchungsgebiet und Methoden

Die Boddenküste ist eine gezeitenfreie Küste; ständige aperiodische Wasserstandsschwankungen hängen von den Windverhältnissen ab. Das Litoral wird gegliedert nach DU RIETZ (1950), jedoch zusätzlich ein Mittelwasserbereich ausgeschieden, womit sich für die Zone der Röhrichte folgende Einteilung ergibt:

+ 50 cm NN	überflutet an ...	
	mittleres Geolitoral	23
+ 30 cm NN	unteres Geolitoral	91
+ 10 cm NN	Mittelwasserbereich	249
- 10 cm NN	oberes Hydrolitoral	337
- 30 cm NN	mittleres Hydrolitoral	358
- 50 cm NN	... Tagen im Jahr	

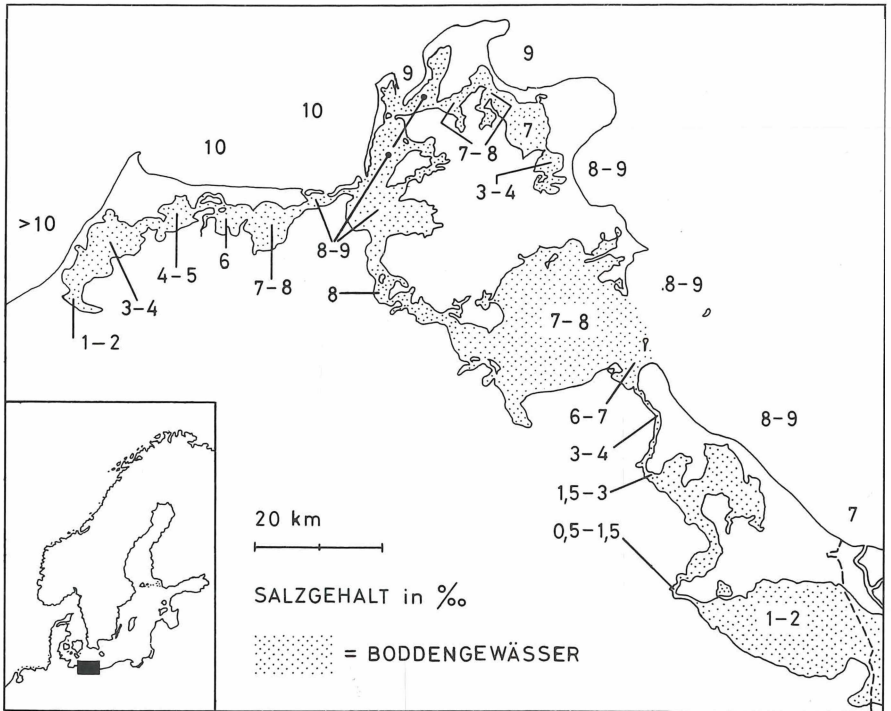


Fig. 1: Die Lage des Untersuchungsgebietes „Boddenküste“ an der Ostsee (Nebenkarte) und die Salzgehalte der Ostsee und der Bodden (‰ über Oberflächenwasser).

Über Lage und Ausdehnung des Untersuchungsgebietes unterrichtet Fig. 1, in der außerdem die langjährigen Mittel des Salzgehaltes des Oberflächenwassers der einzelnen Bodden, welches das Geolitoral episodisch überflutet, eingetragen sind. Der Salzgehalt in den Boddenwassern ändert sich mit den Wasserströmungen (Triftströme, Gefälleströme), die abhängig sind von der Morphologie des Gewässers, aber letzten Endes gesteuert werden vom Wind. Die Boddenwassern können auch als Ästuar aufgefaßt werden, weil der Einstrom salzhaltigeren Ostseewassers einerseits und die Zufuhr von Süßwasser (über mehrere Flüsse) andererseits zu kurzfristigen und teilweise beträchtlichen Schwankungen im Salzgehalt führen. Ein Boddenwassern ist um so salzärmer, je weniger es am Wasseraustausch mit der Ostsee teilhaben kann. Im allgemeinen liegt der Salzgehalt in den Wintermonaten höher als während des Sommers.

Die zahlreichen Untersuchungen zum Salzgehalt sind notwendigerweise immer räumlich und zeitlich mehr oder weniger begrenzt, so daß es nicht möglich ist, einen Mittelwert für jedes Boddenwassern aus dem Zeitraum anzugeben, in dem die Erhebungen an den Brackwasserröhrichten ausgeführt worden sind. Die Zahlen in Fig. 1 stützen sich auf die neueren Arbeiten von HÜBEL (1969), SCHNESE (1973), LINDNER (1978) und BACHOR (1990).

CORRENS & JAEGER (1982) berichten, daß der Salzgehalt in den nordrügensch Bodden gegenüber früheren Jahren deutlich angestiegen ist, was sie auf meeresklimatische Veränderungen und auf die Ausbaggerung von Fahrrinnen zurückführen. Auch in anderen Boddenwassern registrierten BACHOR & SCHÖPPE (1991) im Jahre 1990 deutlich übernormal hohe Salzgehalte.

Obwohl für das Verständnis der folgenden Ausführungen nicht unbedingt notwendig, sei zwecks weiterer Informationen über die allgemeinen Verhältnisse im Untersuchungsgebiet verwiesen auf KRISCH (1990). Erläuterungen zu den verwendeten Untersuchungsmethoden finden sich in der vorliegenden Arbeit an den entsprechenden Stellen.

In den Vegetationstabellen sind die Pflanzenarten geordnet nach ökologisch-soziologischen Artengruppen, wie sie KRISCH (1990) definierte; dort ist jede Sippe mit ihrem Autor aufgeführt. Die diagnostisch wichtigen Artengruppen der Röhrichte können auch der synthetischen Tab. 1 entnommen werden. Am Fuße der Tab. 2 bis 4 stehen die Angaben zur Herkunft jeder Vegetationsaufnahme in der Reihenfolge: Nummer der Aufnahme (in der Tabelle); Meßtischblatt/Quadrant; Name eines nahegelegenen Ortes (teilweise mit Himmelsrichtung), Rechts-Wert, Hoch-Wert, originale Aufnahme-Nummer (aus dem Gelände) mit Jahresangabe hinter dem Schrägstrich, Tag und Monat. Die mit einem * versehenen Aufnahmen wurden bereits in KRISCH (1974) veröffentlicht, dort jedoch ohne genaue Ortsangabe. Für die Graphiken (Fig. 4 bis 7) und für die Tab. 5 wurden außer den überwiegend eigenen Untersuchungsergebnissen auch Werte aus NUKLIES & PFÜLLER (1972), KAMMERER &

Tab. 1: Brackwasserröhrichte der Boddenküste

Einheit	A	B	C	D	E	F	G	H	I	K
Zahl der Aufnahmen	6	6	10	10	14	11	8	5	11	6
mittlere Artenzahl	3	3	4	5	3	4	6	7	6	8
-- <i>Cladophora spec. *)</i>	41
<i>Enteromorpha spec. *)</i>	42
<i>Vaucheria spec.</i>	22
07 <i>Atriplex calotheca</i>	2+
<i>Atriplex triangularis</i>	52	51	42	41	21
12 <i>Schoenopl. tabernaemont.</i>	..	52	22	42	22°
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	53	53	54	54	51°	..	41°
<i>Phragmites communis</i>	..	32°	..	51°	55	55	55	55	55	54
<i>Aster tripolium</i>	51	31	..	51	52	51
13 <i>Agrostis stolonifera</i>	52	52	42	51	52
<i>Agropyron repens</i>	22
14 <i>Galium palustre</i>	52	52
<i>Mentha aquatica</i>	42	52
<i>Myosotis palustris</i>	31	..
16 <i>Eleocharis uniglumis</i>	21
17 <i>Apium graveolens</i>	22
<i>Oenanthe lachenalii</i>	51	..	51
18 <i>Glaux maritima</i>	21	21
<i>Triglochin maritimum</i>	2+
<i>Juncus gerardi</i>	2+
29 <i>Calystegia sepium</i>	21

*) *Cladophora glomerata* und *Enteromorpha compressa* sind in den Aufnahmen vertreten; weitere Arten dieser beiden Gattungen können jedoch nicht ausgeschlossen werden (z. B. *C. sericea*, *E. intestinalis*).

Die linke Ziffer gibt die Stetigkeitsklasse an, die rechte Ziffer die mittlere Menge, bei deren Berechnung 0,5 für + und 0,1 für r eingesetzt wurden. Vorkommen mit der Stetigkeitsklasse 1 wurden zugunsten einer besseren Übersichtlichkeit weggelassen.

- A = Halo-Bolboschoenetum cladophoretosum
- B = Halo-Bolboschoenetum typicum
- C = Halo-Bolboschoenetum asteretosum, *Aster tripolium*-Variante
- D = Halo-Bolboschoenetum asteretosum, *Agrostis stolonifera*-Variante
- E = Astero-Phragmitetum bolboschoenetosum
- F = Astero-Phragmitetum typicum, *Aster tripolium*-Variante
- G = Astero-Phragmitetum typicum, *Agrostis stolonifera*-Variante
- H = Astero-Phragmitetum typicum, *Agrostis*-Variante, mit *Oenanthe*
- I = Astero-Phragmitetum galietosum
- K = Astero-Phragmitetum galietosum, mit *Oenanthe lachenalii*

WITTKO (1982) sowie DANIELZIK & HERZOG (1983) herangezogen. Ein detaillierter Quellennachweis (Autoren, Probeflächen, Erntetermine, maximale und mittlere Werte) findet sich in KRISCH (1987).

Da *Typha angustifolia* L. an der Boddenküste nur äußerst selten vorkommt, werden die Brackwasserröhrichte von drei Sippen gebildet: *Schoenoplectus tabernaemontani* (C. C. Gmelin) Palla, *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla und *Phragmites communis* Trin. Mithin ist jede Gattung nur mit einer Art vertreten, weswegen im Text vorliegender Arbeit - um ihn zu entlasten - oftmals auf die Epitheta verzichtet werden wird.

Von der Mittelwasserlinie an tritt in den *Phragmites*-Röhrichten ziemlich regelmäßig die Gattung *Atriplex* L. auf, allerdings fast immer nur in kümmernden, lichthungrigen Exemplaren, was die Bestimmung erschwert. Überwiegend handelt es sich um *Atriplex triangularis* Willd. Diese Sippe betrachte ich nicht als eigentlichen Bestandteil der Brackwasserröhrichte; sie wirkt hier im Gegenteil als einzige einjährige Sippe eher fremd und ihre Samen werden größtenteils alljährlich aufs neue eingespült. Allerdings unterscheidet das Auftreten der Gattung *Atriplex* die „Landröhrichte“ von den „Wasserröhrichte“ (vgl. Abschnitt 4.) sowie einen Teil der Brackwasser-Röhrichte von den Süßwasser-Röhrichten. Die Algengattung *Vaucheria* DC. kennzeichnet sehr gut den Mittelwasserbereich.

1.2. Verschiedene Konstitution der röhrichtbildenden Arten

Im Titel habe ich bewußt nicht nur von Brackwasserröhrichten gesprochen, sondern die von mir vertretene Trennung in *Bolboschoenus*- und *Phragmites*-Brackwasserröhrichte (KRISCH 1974) her-

vorzuheben versucht. *Schoenoplectus tabernaemontani* tritt weniger großflächig auf und schließt sich in seinem Verhalten eng an *Bolboschoenus maritimus* an.

Das Gliederungsproblem der Brackwasserröhrichte ist prinzipiell dasselbe, das bei den Süßwasserröhrichtern vielfach diskutiert wurde: Gibt es ein Scirpo-Phragmitetum oder ein Phragmitetum, Schoenoplectetum und Typhetum? Obwohl sie sich nicht in jedem einzelnen Falle deutlich floristisch voneinander unterscheiden, sondern zur Gliederung auch die Physiognomie herangezogen werden muß (Oberdorfer 1977), hat sich die enge Fassung der Assoziationen durchgesetzt, weil die einzelnen zur Dominanz befähigten Arten doch recht unterschiedliche Standortsoptima besitzen (WILMANN 1989), somit auch eigene Phasen in der Sukzession der Röhrichte darstellen, und weil den (mit Hilfe der Dominanz einzelner Arten) eng gefaßten Assoziationen ein ökologischer Zeigerwert nachgewiesen werden kann (Kłosowski 1988).

Schon vor längerer Zeit vertraten viele Autoren die Ansicht, daß die Ausbreitungsfähigkeit sowie die gesellschaftsbildende und standortsbeeinflussende Rolle der verschiedenen dominanten Arten nicht mit jener von *Phragmites* identisch ist (z. B. GÖRS 1969, vgl. auch HILBIG 1971). So besitzt *Phragmites communis* eine bedeutend höhere osmotische Saugkraft als *Schoenoplectus lacustris*, *Typha angustifolia*, *Glyceria maxima* u. a. (MÜLLER-STOLL 1938, WALTER 1968), was einer der Gründe für die hohe Konkurrenzkraft von *Phragmites* ist. *Schoenoplectus*-Arten dringen tiefer ins Wasser vor als andere Röhricht-Arten, weil sie möglicherweise unter Wasser assimilieren (vgl. WILMANN 1989).

Besser als die verholzenden und viel Blattmasse tragenden *Phragmites*-Sproßachsen (BINZ-REIST 1989) sind die *Bolboschoenus*- und noch mehr die *Schoenoplectus*-Sprosse geeignet, dem Wellengang zu widerstehen. Ihre mechanischen Elemente sind besonders im Sinne großer Biegefestigkeit sehr stark ausgebildet, und außerdem erweist sich die Zylinderform als sehr vorteilhaft, da sie der Wirkung von Wind und Wellen einen geringen Strömungswiderstand entgegensetzt (PEISL 1957). Deshalb ist den *Phragmites*-Beständen oft ein Gürtel aus *Bolboschoenus* (teilweise mit *Schoenoplectus*) vorgelagert. Wenn die Seegangsbelastung gering ist, können diese beiden Arten von der konkurrenzkräftigeren *Phragmites* verdrängt werden (vgl. Fig. 8), jedoch greift *Phragmites* im allgemeinen seewärts nicht über das obere Hydrolitoral hinaus. Andererseits reicht *Bolboschoenus* landseitig nur bis in den Mittelwasserbereich; es gibt keinen *Bolboschoenus*-Bestand mit *Galium palustre*, *Mentha aquatica* oder *Myosotis palustris* im Unterwuchs.

Erwähnenswert ist eine Ordination niederländischer Pflanzengesellschaften entlang der vier Achsen Feuchtigkeit, Salzgehalt, Bodenfruchtbarkeit und Vegetationsstruktur durch HAECK et al. (1985), in der sowohl *Bolboschoenus*- als auch *Phragmites*-Gesellschaften an zwei Stellen auftreten (Fig. 2): *Bolboschoenus*-Bestände gehören nur teilweise zum Halo-Bolboschoenion, denn der andere Teil wird zum Phragmition gestellt. Von *Phragmites* beherrschte Gesellschaften werden

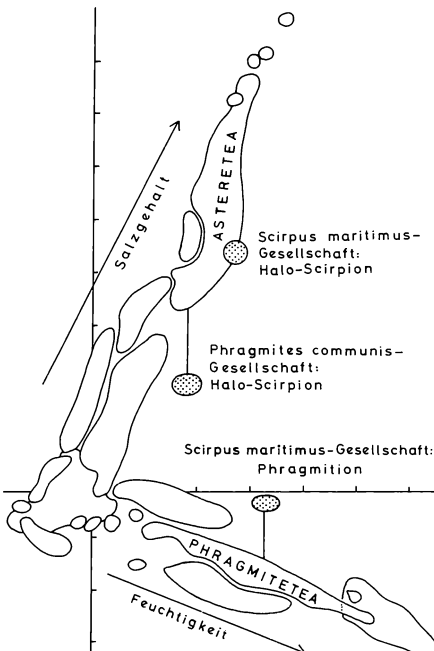


Fig. 2:
Ordination niederländischer Pflanzengesellschaften nach HAECK et al. (1985), vereinfacht und anders beschriftet.

hauptsächlich in den Phragmitetea gefunden, aber die von Brackwasserstandorten werden nahe der „Salzwiesenvegetation“ angetroffen und wegen der beteiligten Halophyten in die Asteretea tripolii eingereiht. Ferner ist es aufschlußreich, daß in Fig. 2 sowohl im Süßwasser- als auch im Brackwasserbereich ein deutlicher Abstand zwischen *Bolboschoenus*- und *Phragmites*-Gesellschaften besteht.

Die Trennung eines Astero-Phragmitetum vom Halo-Bolboschoenetum erfolgte zunächst (KRISCH 1974) aufgrund der Beobachtung, daß sich *Bolboschoenus* und *Schoenoplectus* mit *Phragmites* selbst bei kleinflächigem Nebeneinander nur in Kontaktzonen vermischen oder nur dann, wenn eine Art durch eine andere verdrängt wird, wie es TOMASZEWICZ (1973) für die Süßwasserröhrichte feststellte. Die Aufspaltung wurde inzwischen gerechtfertigt durch weitere eigene Untersuchungen, deren Ergebnisse die unterschiedliche Konstitution von *Bolboschoenus* und *Phragmites* belegen.

2. Synsystematik

In ihrer sehr weiten Fassung des Bolboschoenetum maritimi - die vermutlich der „Kennart“ *Bolboschoenus maritimus* geschuldet ist und eindeutige Süßwassergesellschaften mit umfaßt - stoßen TÜXEN & HÜLBUSCH (1971) auf die Schwierigkeit, wohin diese Assoziation zu stellen sei. Sie meinen, daß ein Verband Bolboschoenion zu einer eigenen Ordnung und sogar zu einer eigenen Klasse erhoben werden sollte, um ihn weder den Phragmitetea noch den Asteretea zuordnen zu müssen, was nach Meinung der Autoren (und bei dieser Fassung in der Tat) eine einseitige Überbetonung nur einiger Ausbildungen der Brackröhrichte bedeuten würde. OBERDORFER (1977) toleriert zwar das Bolboschoenion, wendet sich jedoch gegen eine eigene Klasse. Früher ließ ELLENBERG (1974) das Bolboschoenion (bzw. die Bolboschoenetea) auf die Asteretea folgen, stellt es jetzt jedoch (ELLENBERG 1986) zu den Phragmitetea, wobei ein Fragezeichen auf die weiterhin bestehende Unsicherheit aufmerksam macht. Letzten Endes gründen sich die beiden Verbände Phragmition und Bolboschoenion darauf, daß *Phragmites communis* seinen Verbreitungsschwerpunkt im Süßwasser, *Bolboschoenus maritimus* aber seinen Verbreitungsschwerpunkt unzweifelhaft im Brackwasser besitzt.

Da nun *Bolboschoenus* auch ins Süßwasser übergreift, gibt es dort von *Bolboschoenus* dominierte Bestände (z. B. KÖTTER 1961, WOLF 1988), die wegen ihrer gesamten Artenkombination jedoch - wie es WESTHOFF & DEN HELD (1969) tun - dem Phragmition zugeordnet werden müssen, in dem *Bolboschoenus* eine eigene Assoziation bildet.

Andererseits greift *Phragmites* ins Brackwasser und an brackwasserbeeinflusste Standorte über und bildet dort eine Gesellschaft, die sich von Süßwasserröhrichten floristisch deutlich unterscheidet. Von *Phragmites* beherrschte halophytenreiche Brackwasserröhrichte müssen dann konsequenterweise in das Bolboschoenion gestellt werden. Dieser Verband sollte bei den Asteretea tripolii verbleiben, so wie bereits BEEFTINK (1965) die *Scirpus maritimus*-consociatie und die *Phragmites communis*-consociatie den Asteretea tripolii zuordnete.

Ich halte es für die beste Lösung, der alten, grundlegenden Forderung der Pflanzensoziologie, stets die gesamte Artenkombination zu berücksichtigen (BRAUN-BLANQUET 1928), zu entsprechen und die von *Bolboschoenus* oder *Phragmites* (eben nur physiognomisch) beherrschten Bestände auf je zwei Verbände aufzuteilen. Die sprachliche Schwierigkeit, ein „Scirpetum“ von einem „Halo-Scirpetum“ unterscheiden zu müssen, sollte nicht daran hindern, diese ökologisch sinnvolle Gliederung vorzunehmen. Nach WESTHOFF & DEN HELD (1969), ergänzt um das *Phragmites*-Brackwasserröhricht, ergibt sich vereinfacht folgendes Schema:

- Phragmitetea Tx. & Preising 1942
 - Phragmition W. Koch 1926 em. Bal.-Tul. 1963
 - Scirpetum maritimi Tx. 1937 em. Segal & Westh. 1969
 - Scirpo lacustris-Phragmitetum W. Koch 1926 em. Segal & Westh. 1969
 - Asteretea tripolii Westh. & Beeft. 1962
 - Scirpion maritimi Dahl & Hadač 1941
 - Halo-Scirpetum maritimi Dahl & Hadač 1941
 - Astero tripolii-Phragmitetum Krisch 1974

Obwohl ich dem Code der pflanzensoziologischen Nomenklatur (BARKMAN et al. 1986)

folgen möchte, verwende ich entgegen Artikel 30 (der sowieso die Kenntnis zweier Namen für eine Gattung voraussetzt) statt „Scirpetum“ den Assoziationsnamen Halo-„Bolboschoenetum“, um nicht im Text eine Gesellschaft „Scirpetum“ nennen zu müssen, deren namengebende Art bzw. Gattung im selben Text (und in den zugehörigen Tabellen) *Bolboschoenus* heißt.

Entsprechend Artikel 12 des Code sind die früher erfolgten Zusammensetzungen mit „Halo-“ weiterhin zulässig, andererseits sollten die Namen nach kennzeichnenden Pflanzensippen gebildet werden (Empfehlung 10 B). Für eventuelle spätere Änderungen empfiehlt sich die Kombination mit „Astero tripolii-“.

2.1. Halo-Bolboschoenetum maritimi Dahl & Hadač 1941

TÜXEN & HÜLBUSCH (1971) gliedern anhand von 277 Vegetationsaufnahmen ihr Bolboschoenetum in 5 Subassoziationen; 88 Vegetationsaufnahmen verteilen PREISING et al. (1990) auf 6 Subassoziationen. Von diesen insgesamt 365 Aufnahmen entfallen jedoch allein 77 % auf nur 2 Subassoziationen: auf eine artenarme „typische“ Subassoziation (40 %) und auf eine *Aster tripolium*-Subassoziation (37 %), die vor allem gekennzeichnet ist von *Aster tripolium* und *Agrostis stolonifera*. Diese beiden Subassoziationen finden sich in vollkommen gleicher floristischer Zusammensetzung auch an der vorpommerschen Boddenküste. Die *Scirpus maritimus*-Isozium und die *Scirpus tabernaemontani*-Isozium von DAHLBECK (1945) - zusammen ergeben sie das Halo-Bolboschoenetum mit einer typischen und einer *Aster tripolium*-Subassoziation - entsprechen in idealer Weise ebenfalls den Verhältnissen an der vorpommerschen Küste.

WOLF (mscr. 1991) kennt aus dem Bereich der Nordsee eine Subassoziation, die sich auszeichnet durch *Puccinellia maritima* (so z. B. auch LANGENDONCK 1932) und *Salicornia europaea* agg., seltener auch durch *Suaeda* und *Spartina*. Eine solche Artenkombination könnte - außer an den Salzgehalt - gebunden sein an eine Gezeitenküste, wo der Tidenhub die Grenze zwischen „Wasser“röhrichten und „Land“röhrichten verwischt. Dagegen treten an der gezeitenfreien mecklenburgischen und vorpommerschen Küste floristische Unterschiede zwischen den einzelnen Litoralzonen (wie im folgenden beschrieben) wahrscheinlich deutlicher hervor.

Subassoziationen

Bei stärkerer hydrodynamischer Belastung der Küste sind *Schoenoplectus tabernaemontani* und *Bolboschoenus maritimus* in einem Flachwasserbereich unmittelbar seewärts der Uferlinie mechanisch sehr beansprucht. Außerdem wird an dieser sogenannten „Schwappkante“ die letzte Energie der auslaufenden, bereits gebrochenen Welle umgesetzt in einen Transport feinen Materials, so daß (falls entsprechendes Ausgangsmaterial vorliegt) grobes Sediment zurückbleibt.

In den oberen 10 cm des Substrats, in denen sich die *Bolboschoenus*-Rhizome befinden, stellte ich bis zu mehr als 30 Gewichts-% Kies und bis zu 20 Gewichts-% Steine fest. An solchen Standorten ist das Halo-Bolboschoenetum floristisch gekennzeichnet durch epilithische Algen, besonders *Cladophora* und *Enteromorpha* (Tab. 2, Aufn. 1-6), weswegen ich diese Ausbildung (vgl. KRISCH 1985) als Halo-Bolboschoenetum cladophoretosum subass. nov. bezeichne. Zum nomenklatorischen Typus wird die Aufnahme 2 erklärt.

An weniger belasteten Küstenabschnitten, die gewissermaßen den Normalfall für die Boddengewässer darstellen, dringt das Halo-Bolboschoenetum bis zu einer Wassertiefe von durchschnittlich 30 cm (bis maximal 50 cm) vor und ist deshalb die charakteristische Pflanzengesellschaft des oberen (bis mittleren) Hydrolitorals. In dieser Wassertiefe besteht das Bodensubstrat (nach den Ergebnissen in KRISCH 1985) zu etwa 90 Gewichts-% aus Sand, die restlichen 10 % entfallen auf Schluff und Ton. Sehr häufig handelt es sich um einartige Bestände, jedoch gibt es auch Mischbestände zwischen *Schoenoplectus tabernaemontani* und *Bolboschoenus maritimus*. Nur gelegentlich wurden *Ruppia maritima*, *Zannichellia palustris* oder *Potamogeton pectinatus* festgestellt. Wenn das Halo-Bolboschoenetum im wesentlichen aus *Bolboschoenus* und/oder *Schoenoplectus* besteht, stellt es nach TÜXEN & HÜLBUSCH (1971) sowie nach PREISING et al. (1990) die typische Subassoziation (Tab. 2, Aufn. 7-12) dar.

Tab. 2: Halo-Bolboschoenetum maritimi Dahl et Hadač 41

	Aufn. 1- 6: cladophoretosum subass. nov.					Aufn. 13-22: asteretosum, Aster-Variante					Aufn. 23-32: asteretosum, Agrostis-Variante																										
Fläche in m ² :	6	2	0	0	4	4	1	0	5	5	2	1	0	5	2	2	2	5	1	1	1	0	4	1	0	2	1	1	1	3	0	2	5	7			
Deckung in %:	4	0	4	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	6	6	5	0	0	5	6	6	6	0	0	5	6	6	6	0	0	0	5
Artenzahl:	5	5	5	4	5	5	5	2	8	8	7	7	5	5	6	6	6	9	9	6	8	2	9	5	0	0	7	0	0	9	9	9	9				
Aufnahme Nr.:	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	5	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	5	0	0	5	0	0		
-- <i>Cladophora spec.</i> *)	. 2 + + + 1																																			
<i>Enteromorpha spec.</i> *)	2 2 2 2 +																															
-- <i>Potamogeton pectinatus</i> 3																																			
<i>Zannichellia palustris</i> 2																																			
<i>Ruppia maritima</i> agg. 2																																			
-- <i>Vaucheria spec.</i> 1 2 2 2															+																
12 <i>Schoenopl. tabernaemont.</i> 1 1 2 3 3					3 3 1 2 1 1 1 1 3 4 1																										
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	3 3 3 3 4 4					3 2 5 5 3 3					3 3 3 4 4 5 5 4 4 4					5 3 4 4 4 5 4 3 2 4																					
<i>Phragmites communis</i> 1'				 2' 2' 2'				 2' 3'				 + 2' 2' 1' r' + . 3 1 1																					
<i>Aster tripolium</i>					r + 2 2 2 2 2 1 + 2															1 2 1 + r																
13 <i>Agrostis stolonifera</i>															+ 1 4 3 + 1 4 2 3 3																
16 <i>Eleocharis uniglumis</i> 2 + 1																
06 <i>Ranunculus sceleratus</i> + . +																
18 <i>Triglochin maritimum</i> 1 + .																
18 <i>Glaux maritima</i> r																
03 <i>Spergularia salina</i> + r																
04 <i>Samolus valerandi</i> r																
25 <i>Rumex crispus</i> 1																

außerdem in Nr. 5: *Chara baltica* 1, *Monostroma spec.* +; Nr. 22: *Salicornia europaea* agg. 1, *Puccinellia ? maritima* r; Nr. 23: *Atriplex triangularis* +; Nr. 28: *Agropyron repens* 1;

*) *Cladophora glomerata* und *Enteromorpha compressa* sind in den Aufnahmen vertreten; weitere Arten dieser beiden Gattungen können jedoch nicht ausgeschlossen werden (z. B. *C. sericea*, *E. intestinalis*)

Herkunft der Aufnahmen:

- 1 1847/3 N Ludwigsburg, 02 350, 00 700, 2a/77, 31.7.
- * 2 1545/3 SW Lüßvitz, 79 240, 32 370, 29/71, 8.7.
- 3 1847/3 N Ludwigsburg, 02 000, 00 600, 2b/77, 31.7.
- 4 1445/3 N Poggenhof, 76 500, 47 000, 5/91, 10.5.
- * 5 1444/2 Grieben, 73 820, 52 660, 8/71, 1.7.
- * 6 1444/2 Grieben, 73 860, 52 640, 9/71, 1.7.
- 7 1748/1 Zicker-See, 14 980, 18 060, 78a/76, 6.8.
- 8 1748/1 Zicker-See, 14 980, 18 060, 78/76, 6.8.
- 9 1444/4 Schwarzer Peter, 70 600, 43 800, 19/71, 4.7.
- 10 1746/1 Silmenitzer Heide, 91 060, 16 840, 72/73, 17.8.
- 11 1935/3 Boiensdorf, 69 500, 88 650, 19/83, 13.8.
- 12 1846/3 Greifswald, 92 520, 97 410, 235/69, 25.7.
- * 13 1846/1 W Frätow, 88 050, 04 720, 404/69, 5.9.
- * 14 1846/1 Gristow, 87 560, 05 810, 197/68, 27.9.
- 15 1935/3 Boiensdorf, 69 420, 88 750, 20/83, 13.8.
- 16 1935/3 Boiensdorf, 69 600, 88 550, 23/83, 13.8.
- 17 1935/3 Boiensdorf, 69 100, 88 550, 25/83, 13.8.
- 18 1848/2 N Karlishagen, 23 050, 03 050, 28/90, 15.9.
- 19 1846/4 Dänische Wiek, 94 950, 97 600, 48/88, 7.10.
- 20 1946/2 Dänische Wiek, 00 150, 96 200, 47/88, 7.10.
- 21 1746/1 O Dumsewitz, 92 150, 19 500, 80/73, 18.8.
- * 22 1444/2 S Kloster, 72 000, 50 650, 6/71, 30.6.
- * 23 1545/3 S Lüßvitz, 79 560, 32 080, 32/71, 8.7.
- 24 1748/1 Zicker-See, 16 030, 18 030, 75/76, 4.8.
- 25 1748/1 SW Groß Zicker, 13 580, 18 870, R/79, 5.8.
- 26 1746/1 Silmenitzer Heide, 90 780, 16 520, 8/77, 9.8.
- 27 1746/1 Silmenitzer Heide, 91 000, 16 750, 9/77, 9.8.
- 28 1946/2 Greifswald, 93 380, 97 160, 248/69, 27.7.
- 29 1748/1 O Groß Zicker, 15 380, 19 140, 67/76, 4.8.
- 30 1846/3 SO Leist I, 90 890, 02 090, 151/68, 8.8.
- 31 1946/2 W Ladebow, 93 880, 97 150, 256/69, 31.7.
- 32 1846/3 Greifswald, 92 360, 97 470, 238/69, 25.7.

Zu den *Bolboschoenus*-Herden gesellt sich im Mittelwasserbereich *Aster tripolium*, schließlich auch *Agrostis stolonifera*, das teilweise einen dichten und dicken Teppich bildet. Diejenigen Röhrichte, die zusätzlich nur *Aster tripolium* enthalten, siedeln hauptsächlich etwas unterhalb der Mittelwasserlinie, und diejenigen mit *Agrostis stolonifera* bevorzugen Standorte etwas oberhalb der Mittelwasserlinie. Diese Zuordnung gilt allerdings nicht für jeden einzelnen Bestand, weil sie nur von einer Art abhängt, weil *Agrostis* als schwimmender Teppich auch bis ins flache Wasser vordringen kann und weil bei den Geländeuntersuchungen der häufig schwankende Wasserstand eine genaue Abgrenzung nach der Höhenlage erschwert. Deshalb wurden diese Ausbildungen

zur Subassoziation von *Aster tripolium* zusammengefaßt (Tab. 2, Aufn. 13-32) und gliedert in die beiden Varianten von *Aster tripolium* und von *Agrostis stolonifera* (die *Agrostis*-Variante entspricht dem „agrostietosum“ in KRISCH 1985). Die *Aster tripolium*-Subassoziation enthält sowohl bei TÜXEN & HÜLBUSCH (1971) als auch bei PREISING et al. (1990) *Agrostis stolonifera* mit der Stetigkeit II.

Die zum Halo-Bolboschoenetum asteretosum mitgeteilten Aufnahmen stammen sämtlich aus den Röhrichten der „äußeren“ Boddenküste; diese Subassoziation ist jedoch gleichermaßen charakteristisch für Priele innerhalb des Salzgraslandes, wie es PIOTROWSKA (1974) betont. Die Aufnahmen der Tab. 4 bei PIOTROWSKA (1974) gehören bis auf wenige Ausnahmen zur *Agrostis*-Variante, obwohl sie im allgemeinen etwas artenreicher sind. Vier Aufnahmen von KNAUER (1953) stellen gleichfalls die *Agrostis*-Variante dar.

2.2. Astero-Phragmitetum communis Krisch 1974

KRAUSCH (1965) und FUKAREK (1969) meinten, daß die salzbeeinflußten Ausbildungen des Scirpo-Phragmitetum noch zu wenig bekannt seien, um über ihre systematische Stellung Endgültiges sagen zu können. Da in den *Phragmites*-Röhrichten der Insel Ruden keine Arten der Süßwasserröhrichte vorkommen, *Aster tripolium* aber mit Stetigkeit IV auftritt, schlußfolgerte JESCHKE (1968), daß „diese Brackwasser-*Phragmites*-Gesellschaft auf jeden Fall eine recht isolierte Stellung im Phragmition einnimmt und deshalb eine gesonderte Behandlung erfahren sollte“. Im Jahre 1970 (vgl. KRISCH 1970) diskutierte ich dieses Problem mit Jeschke, der sich jedoch gegen eine besondere Assoziation aussprach.

Außerdem kann der Name „*Aster tripolium*-*Phragmites*-Gesellschaft“ bei JESCHKE (1968) bestenfalls als provisorischer Vorschlag angesehen werden; er ist aber dennoch und weil keine Rangstufe für dieses Röhricht angegeben wurde nach Artikel 3b und 3c des Codes der pflanzensoziologischen Nomenklatur (BARKMAN et al. 1986) nicht gültig veröffentlicht. Deshalb ist es nicht richtig, wenn SUCCOW (1974) schreibt, daß ich (in KRISCH 1972) einen Assoziationsnamen „Astero-Phragmitetum Jeschke 1968“ übernommen hätte. Neuerdings findet sich in Succow (1988) ein „Astero-Phragmitetum (Jeschke 1968) Succow 1974“; auch dieses Autorzitat entbehrt jeder Grundlage (vgl. WEBER 1988).

Subassoziationen

Phragmites wird bald zur vorherrschenden Art des Brackwasserröhrichts, sofern die Standortbedingungen günstig sind. Im oberen Hydrolitoral ist, ausschließlich zu erkennen an den relativ wenigen Halmen von *Bolboschoenus*, eine eigene Subassoziation ausgebildet (Tab. 3, Aufn. 1-14). Man findet sie in den seeseitigen Zonen der *Phragmites*-Bestände (ohne daß, wie es allerdings häufig der Fall ist, ein mehr oder weniger geschlossener *Bolboschoenus*-Gürtel vorgelagert sein muß) oder in Kontaktzonen zwischen *Bolboschoenus*- und *Phragmites*-Beständen.

Vom Mittelwasserbereich an tritt *Aster tripolium* auf, sofern der üppige Wuchs von *Phragmites* eine Bodenvegetation überhaupt zuläßt; mit dem Ansteigen des Bodenniveaus gesellt sich *Agrostis stolonifera* hinzu. Es handelt sich um die typische Subassoziation im unteren Geolitoral in - analog zum Halo-Bolboschoenetum - den beiden Varianten mit *Aster tripolium* (Tab. 3, Aufn. 15-25) und mit *Agrostis stolonifera* (Tab. 4, Aufn. 26-38).

Im mittleren Geolitoral bleibt *Agrostis stolonifera* weiterhin am Unterwuchs beteiligt, aber *Aster tripolium* fehlt; dafür erscheinen *Galium palustre*, *Mentha aquatica* und *Myosotis palustris*, die geringen Salzgehalt ertragen. Diese Artengruppe kennzeichnet die Subassoziation von *Galium palustre* (Tab. 4, Aufn. 39-55).

Zu nomenklatorischen Typen des Astero-Phragmitetum werden erklärt für das: bolboschoenetosum Aufn. 8 in Tab. 3, typicum Aufn. 19 in Tab. 3, galietosum Aufn. 49 in Tab. 4.

Sowohl in der *Agrostis*-Variante als auch in der *Galium*-Subassoziation kommt eine Ausbildung mit *Oenanthe lachenalii* vor, in der *Phragmites* regelmäßig auffallend niedrig (um 1,50 m) und schütter ist. Daneben gibt die Artenkombination einen Hinweis darauf,

tes communis; andererseits sind m.E. einige Hinweise enthalten, die eine Abtrennung der *Phragmites-Röhrichte* geradezu vorwegnehmen: Unter anderem wird betont, daß die Fassung der *Phragmites*-Variante der typischen Subassoziation „wesentlich von der Wahl der Probeflächen“ abhängt und daß *Phragmites* „nur in besonderen Varianten vorherrschen“ kann, „denen wir vorläufig keinen höheren Rang zubilligen möchten, um die Klarheit der Gliederung nicht zu trüben“.

Inzwischen wurde das Astero-Phragmitetum bereits aus Norwegen (ENGGRAVSLIA et al. 1985) und als natürliche Vegetation des Deichvorlandes am Dollart und an der Emsmündung (WIESE 1991) bestätigt. Vorher waren Aufnahmen des Astero-Phragmitetum (unter anderen Bezeichnungen) mitgeteilt worden vom Öresund (DAHLBECK 1945) und von der schwedischen Ostküste (TYLER 1969).

3. Symmorphologie

Einfache populationsanalytische und produktionsbiologische Erhebungen zeigten weitere ökologische Unterschiede auf und bestätigten - obwohl nicht mit diesem Ziel vorgenommen - die getroffene soziologische Gliederung der Röhrichte.

Obwohl die unterirdischen „Rhizome“ von *Bolboschoenus* und *Phragmites*, die besser Ausläufer genannt werden sollten (BITTMANN 1953, EBEL & MÜHLBERG 1987), ebenfalls Sprosse darstellen, bezeichnet im Abschnitt 3. und in den Fig. 3-5 und 7 der Begriff *Sproß* nur den oberirdischen Sproß, also den „Halm“ der Poaceae. Bei Gewichtsangaben handelt es sich immer um das Trockengewicht, erreicht durch Trocknung bei 105 °C.

Die in Tab. 5 zusammengestellten Werte für die oberirdische Biomasse erlauben folgende wesentliche Aussagen:

- Die Werte für *Bolboschoenus*- und für *Schoenoplectus*-Reinbestände (letztere werden als Facies des Halo-Bolboschoenetum typicum angesehen) sind identisch und unterstreichen damit eine im Abschnitt 1.2. erwähnte „ökologische Ähnlichkeit“ beider Arten.
- Demgegenüber erzeugt *Phragmites* deutlich mehr Biomasse. Die Trennung der *Phragmites*- von den *Bolboschoenus*-Röhrichten erscheint weiterhin dadurch gerechtfertigt, daß der optimale Standort für *Phragmites* im Mittelwasserbereich, für *Bolboschoenus* jedoch im mittleren Hydrolitoral liegt.

Tab.5: Mittlere Maxima der oberirdischen Trocken-Biomasse (t/ha) der röhrichtbildenden Arten nach der Erntemethode (aus KRISCH 1987)

Einheit	Schwerpunkt im . . .	Mittelwert und Standardabweichung in t/ha	Anzahl der * Probeflächen
<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i> -Reinbestände			
a)	Facies des Halo-Bolboschoenetum typicum		
	. . . mittleren Hydrolitoral	5,0 ± 1,8	4
<i>Bolboschoenus maritimus</i> im Halo-Bolboschoenetum			
b)	cladophoretosum . . . oberen Hydrolitoral	2,6 ± 0,9	4
c)	typicum . . . mittleren Hydrolitoral	4,9 ± 2,7	19
d)	asteretosum . . . Mittelwasserbereich	3,9 ± 0,1	2
<i>Phragmites communis</i> im Astero-Phragmitetum			
e)	bolboschoenetosum . . . oberen Hydrolitoral	10,6 ± 3,1	10
f)	typicum . . . Mittelwasserbereich	14,6 ± 5,6 **	18
g)	galietosum . . . unteren Geolitoral	5,7 ± 1,2	5
<i>Phragmites communis</i> in aufgelassener Salzweide			
h)	Juncetum gerardi . . . mittleren Geolitoral	4,2 ± 1,3	4

* die Zahl der Ernten insgesamt liegt höher

** 3 Werte aus KRISCH (1974), 5 Werte aus KRISCH (1978) und 5 Werte aus KRISCH, KRAUSS & KAHL (1979) ergeben 12,6 ± 3,3 t/ha (n = 13). An eutrophen Standorten des Greifswalder Bodden wurden jedoch 19,7 ± 7,3 t/ha festgestellt (n = 5 aus Krisch 1978: 129, Typ C). Für n = 18 beträgt das mittlere Maximum daher 14,6 ± 5,6 t/ha.

- Im Halo-Bolboschoenetum nimmt, wie zu erwarten, im Verlaufe der Sukzession die Produktion oberirdischer Biomasse von der Initialphase (b) zur Optimalphase (c) zu und fällt zur Degenerationsphase (d) wieder ab.
- An geschützten, wenig energiebelasteten Küstenabschnitten würde sich ohne Beweidung die Sukzession bzw. Zonation c-e-f-g-h einstellen (vgl. Fig. 8 C), die erkennen läßt, daß die mittlere Zone in Röhrichtern immer die Zone der höchsten Biomasseproduktion ist, wie es bereits TÓTH et al. (1963) feststellten. Die Produktion oberirdischer Biomasse beträgt im Geolitoral wie auch im mittleren Hydrolitoral nur etwa 5 t/ha, im Mittelwasserbereich (durch das Astero-Phragmitetum typicum) jedoch 12-15 t/ha (vgl. Fußnote in Tab. 5).
- Innerhalb der von *Phragmites* beherrschten Bestände fällt der deutliche Unterschied in der Biomasse auf zwischen sogenannten „Wasser-Röhrichtern“ (e und f) und sogenannten „Land-Röhrichtern“ (g und h), auf den im Abschnitt 4. näher eingegangen werden soll.

Für *Bolboschoenus maritimus* ermittelten ONDOK & DYKYJOVA (1973) eine oberirdische Biomasse von 4,8 t/ha. SCHIERUP (1978) fand an Standorten im Norden Jütlands bei *Phragmites communis* eine maximale oberirdische Biomasse von 11,6 t/ha.

Der Betrag der oberirdischen Biomasse ergibt sich aus der Dichte der Bestände und dem Gewicht der einzelnen Sprosse; letzteres kann als Quotient aus Biomasse und Dichte errechnet werden. Weil in das mittlere Sproßgewicht mehrere Merkmale der Pflanze eingehen, erwies es sich als sehr gut geeignet, den Zustand eines Röhrichts zu kennzeichnen (BERNATOWICZ & PIECZYNSKA 1965; KRISCH 1978, 1985).

Die Untersuchungen deuten darauf hin, daß sich jede Einheit der Röhrichte durch ein anderes mittleres Sproßgewicht auszeichnet (Fig. 3 und 5), wobei wenigstens für *Bolboschoenus* eine positive Korrelation zwischen Sproßgewicht und feineren Fraktionen in den oberen 10 cm des Substrats gefunden wurde. Zur Blüte gelangen innerhalb des

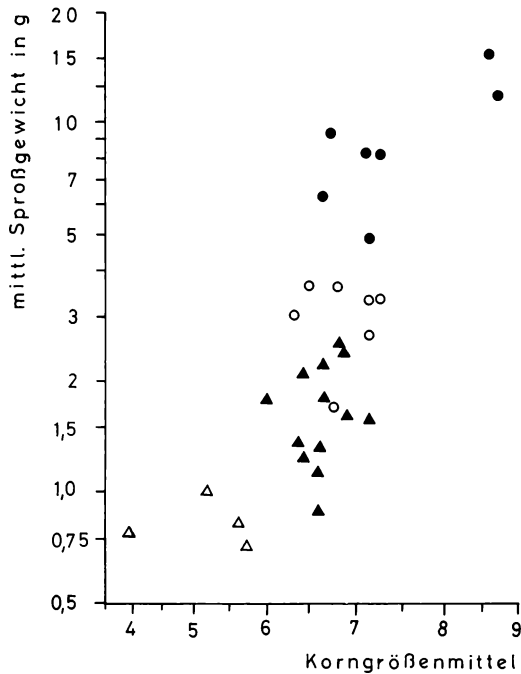


Fig. 3: Korngrößenmittel der obersten 10 cm des Substrats und mittleres Sproßgewicht in *Bolboschoenus*- und in *Phragmites*-Röhrichtern. Den Korngrößenfraktionen wurden folgende Werte zugeordnet: Steine = 1, Grobkies = 2, Mittelkies = 3, Feinkies = 4, Grobsand = 5, Mittelsand = 6, Feinsand = 7, Grobschluff = 8, Mittelschluff = 9, Feinschluff = 10, Ton = 11. - (*Phragmites*: ● im Astero-Phragmitetum bolboschoenetosum, ○ im Astero-Phragmitetum bolboschoenetosum; *Bolboschoenus*: ▲ im Bolboschoenetum typicum, △ im Bolboschoenetum cladophoretosum.)

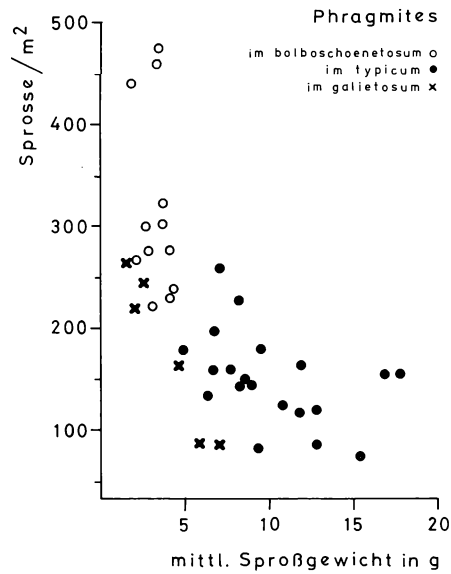
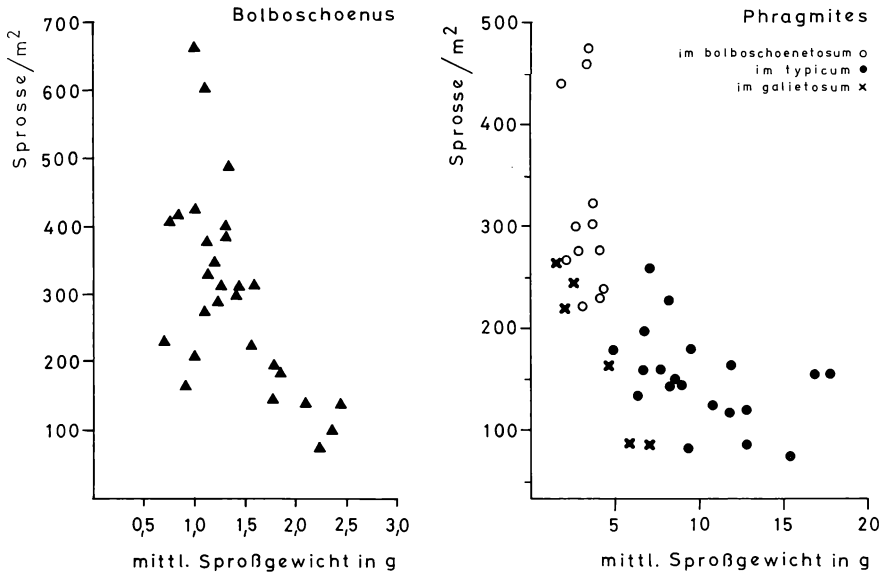


Fig. 4: Die Dichte in *Bolboschoenus*-Röhrriichten ist negativ korreliert mit dem durchschnittlichen Sproßgewicht.

Fig. 5: Auch in *Phragmites*-Röhrriichten steht die Dichte zum mittleren Sproßgewicht in einem umgekehrten Verhältnis, welches für jede Subassoziation in einem bestimmten Bereich liegt.

betreffenden Bestandes jeweils nur die schwersten und (vgl. unten) damit höchsten Sprosse (KRISCH 1986). In *Bolboschoenus*- wie in *Phragmites*-Röhrriichten steht die Dichte im umgekehrten Verhältnis zum mittleren Sproßgewicht (Fig. 4 und 5), was eine allgemeine Gesetzmäßigkeit in Populationen sein dürfte (vgl. jedoch URBANSKA 1992: 293-298, 327). Diese negative Korrelation liegt für jede der drei Subassoziationen des Astero-Phragmitetum in einem bestimmten Bereich (Fig. 5): Üppig wachsende Bestände des *typicum* besitzen eine geringe Dichte. In der Initialphase des *bolboschoenetosum* führt eine hohe Dichte trotz des geringen Sproßgewichts zu einer relativ hohen Biomasse. Dagegen bleibt unter den ungünstigen Bedingungen des Astero-Phragmitetum *galietosum* trotz geringer Dichte das Sproßgewicht niedrig.

Da ein *Bolboschoenus*-Sproß viel leichter ist als ein normal entwickelter *Phragmites*-Sproß, überrascht es nicht, wenn die Biomasse im Halo-Bolboschoenetum vornehmlich mit der Dichte, im Astero-Phragmitetum aber hauptsächlich mit dem mittleren Sproßgewicht korreliert ist (Fig. 6 und 7).

Bei *Phragmites* fand DINKA (1986) zwischen dem basalen Durchmesser der oberirdischen Sproßachse und ihrem Gewicht eine positive Korrelation von $r = 0,839$ sowie zwischen dem Gewicht des oberirdischen Sprosses insgesamt (= Sproßachse plus Blattscheiden plus Blattspreiten) und der Höhe des Sprosses eine positive Korrelation von $r = 0,876$. Eine lineare Beziehung zwischen Sproßgewicht und Sproßhöhe wurde auch festgestellt von MOCHNACKA-LAWACZ (1974), SZCZEPAŃSKA & SZCZEPAŃSKI (1976) und HO (1979).

Wenn sich also jede Subassoziation durch eine bestimmte oberirdische Biomasse auszeichnet, wenn diese vom mittleren Sproßgewicht abhängt und wenn eine positive Korrelation zwischen Sproßgewicht und Sproßhöhe besteht, so ist es folgerichtig, daß die Subassoziationen des Astero-Phragmitetum nicht nur an ihrer floristischen Zusammensetzung erkannt werden können; vielmehr ist es möglich, *Phragmites*-Reinbestände anhand ihrer Physiognomie zu untergliedern - wobei auch die von der Höhenlage abhängende uferparallele Zonierung hilft - und diese Einheiten den soziologischen Einheiten zuzuordnen (Tab. 6). Das ist eine Erfahrung, die man freilich ohne zu messen und ohne zu berechnen bereits durch aufmerksame Beobachtung im Gelände machen kann.

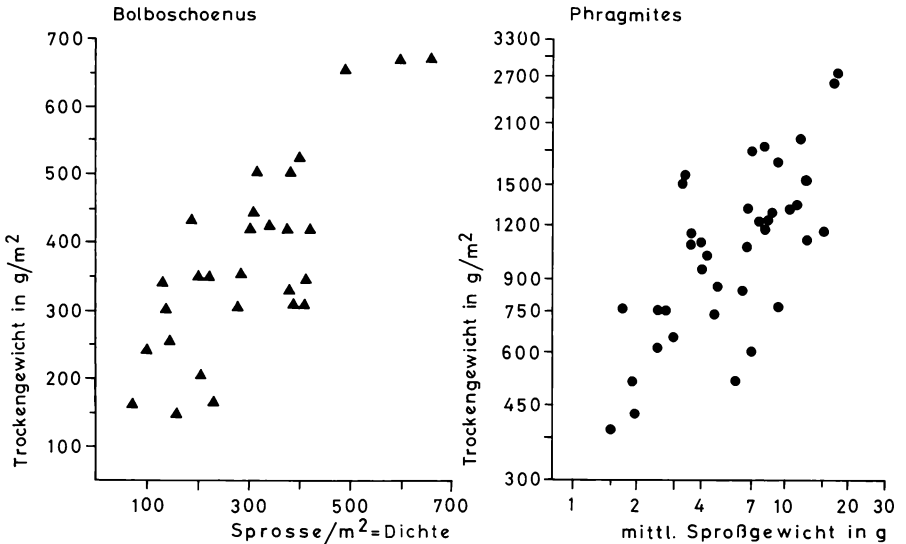


Fig. 6: In *Bolboschoenus*-Röhrichten wird die oberirdische Biomasse wesentlich von der Dichte bestimmt.

Fig. 7: In *Phragmites*-Röhrichten ist die oberirdische Biomasse nicht mit der Dichte positiv korreliert, sondern mit dem durchschnittlichen Sproßgewicht, welches ein aussagekräftiges Maß für den Zustand eines Röhrichts darstellt.

Dem Umstand Rechnung tragend, daß in *Phragmites*-Röhrichten häufig keinerlei „Unterwuchs“ vorhanden ist, sich aber die Höhe für eine Gliederung der Bestände anbietet, unterscheidet VOIGTLAND (1983) die vier „Bestandstypen“ Ufer-, Hoch-, Mittel- und Niederschilf. Mit Hilfe der von SLOBODDA (1989) ausgeschiedenen und charakterisierten „Vegetationsformen“ ist in Tab. 6 eine Zuordnung der Bestandstypen zu den pflanzensoziologischen Einheiten vorgenommen worden. VOIGTLAND (1983) untersuchte außerdem die Nährstoffversorgung in den Bestandstypen, während SLOBODDA (1989) Profilbeschreibungen des Substrats unter den einzelnen Vegetationsformen lieferte.

Tab.6: Zuordnung von „Vegetationsformen“ und „Bestandstypen“ zu Einheiten des Astero-Phragmitetum

Es werden angegeben in Zeile

- a) Nomenklatur nach KRISCH (1974)
- b) Vegetationsform nach SLOBODDA (1989)
- c) Bestandstyp nach VOIGTLAND (1983) mit den Werten
H: durchschnittliche minimale und durchschnittliche maximale Halmhöhe (SLOBODDA 1989)
sowie
Jahresproduktivität (einschließlich der unterirdischen Biomasse) als Trockengewicht in t/ha
E: nach der Erntemethode (VOIGTLAND 1983)
G: nach der Gaswechsellmethode (VOIGTLAND 1983)

- a) Astero-Phragmitetum *bolboschoenetosum*
- b) Strandsimsen-Schilfröhricht
- c) Uferschilf H: 1,35-1,77 m E: 13,2 t/ha G: 15,8 t/ha

- a) Astero-Phragmitetum *typicum*
- b) Reines Schilfröhricht und Spießmellen-Schilfröhricht
- c) Hochschilf H: 2,11-2,55 m E: 26,6 t/ha* G: 19,5 t/ha

- a) Astero-Phragmitetum *galietosum*
- b) Strandastern-Spießmellen-Schilfröhricht in der Wasserminzen-Ausbildung
- c) Mittelschilf H: 1,67-2,00 m E: G:

- a) verschilfendes *Juncetum gerardi*
- b) Sumpflabkraut-Flechtstraußgras-Schilfried
- c) Niederschilf H: 1,07-1,42 m E: 7,6 t/ha G: 6,1 t/ha

* Wert von VOIGTLAND (1983) selbst als zu hoch angesehen

Das Aussehen der *Phragmites*-Röhrichte wird allerdings modifiziert durch mechanische Faktoren im weitesten Sinne; dazu zählen Eisschub, Frost, Schnitt und Feuer (KRISCH et al. 1979, OSTENDORP 1987), Wind, Wellen und Treibgut (KRISCH 1978, BINZ-REIST 1989), Befall mit Insekten (CHVÁLA et al. 1974, KRISCH 1980, RAGHI-ATRI & BORNKAMM 1980) und Verbiß durch Tiere (Höckerschwäne, Bläßhühner, Bisamratten). Solche Einflüsse betreffen nicht alle Zonen gleichermaßen bzw. führen in den einzelnen Zonen zu abweichenden Ergebnissen. Am auffälligsten sind Höhen- und Dichte-Unterschiede, wenn sie innerhalb einer (parallel zur Wasserlinie verlaufenden) Zone auftreten; sie lassen sich zwanglos damit erklären, daß (während der Austriebsperiode) für jeden geschädigten Schößling zwei bis drei andere Knospen austreiben, wodurch die einzelnen Sprosse niedriger und dünner bleiben. Es wäre abwegig, kleinflächig auftretende Unterschiede in Höhe, Dichte usw. auf verschiedene Ökotypen zurückführen zu wollen.

Welch starke Beeinträchtigungen letztlich vom Wellengang ausgehen können, dokumentiert eine Luftaufnahme (Fig. 20): Im Bild steht die Sonne ziemlich genau im Süden, so daß alle höheren Gegenstände einen Schatten nach Norden werfen. Einen räumlichen Eindruck von den Zerstörungen gewinnt man mühelos, wenn man (evtl. mit Lupe) das Bild von Norden her betrachtet, also gegen die Sonne. Innerhalb der *Phragmites*-Zone sind anhand ihrer Richtung **zwei verschiedene Arten von Zerstörungen** deutlich zu unterscheiden:

Bereits im seeseitigen Rand der *Phragmites*-Zone, die hell und oft mit bogenförmigen Vorsprüngen beginnt, fallen Streifen auf, die **senkrecht zur Küste** verlaufen (etwa ONO-

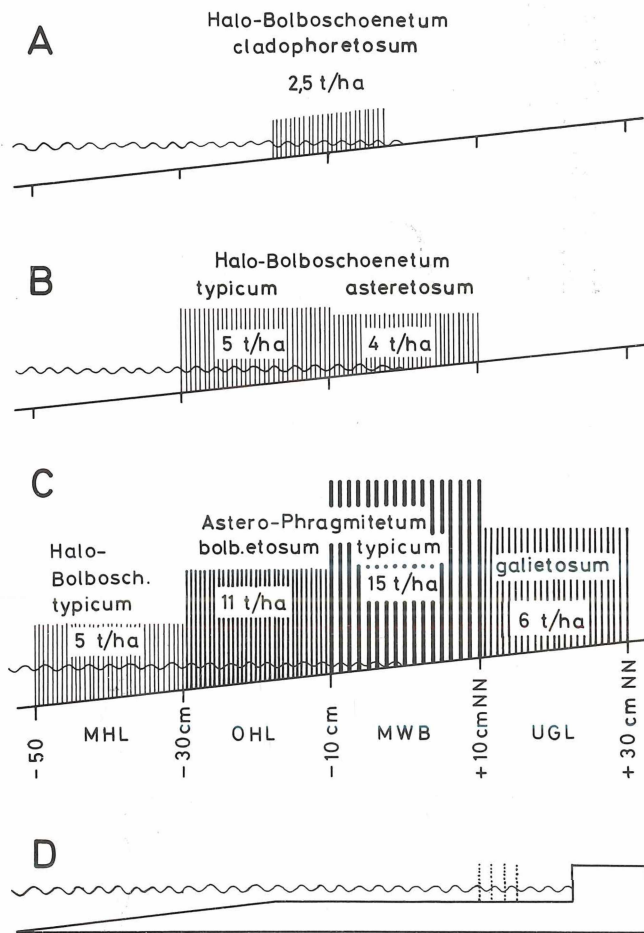
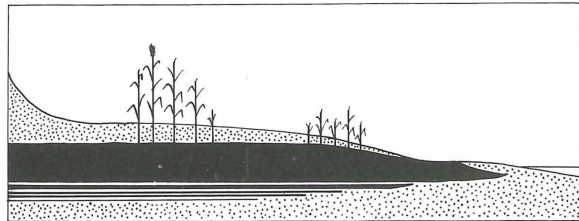


Fig. 8: Schema zur Zonation und Sukzession der Brackwasser-Röhrichte (A-C bei abnehmender Seegangbelastung) und zu den Folgen intensiver Weidenutzung (D). Auch Höhe, Dichte und Sprießdurchmesser wurden in den einzelnen Subassoziationen dargestellt.

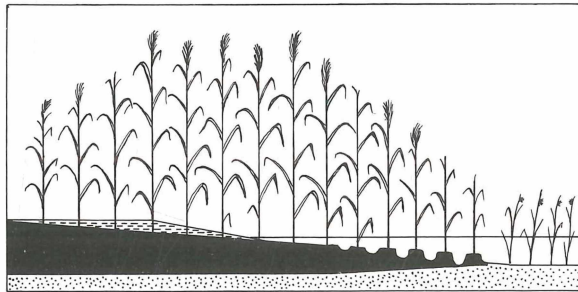
WSW) und sich weiter landeinwärts fortsetzen als lang-rechteckige Flächen, in denen Wellen und natürliches und anthropogenes Treibgut *Phragmites* zerstört haben (besonders deutlich im südlichen Teil des Bildes). Zwischen diesen **schneisenartigen** Einbrüchen stehen oft nur sehr schmale Wände als Reste des hohen *Phragmites*-Röhrichts. Diese Wände oder der landeinwärts folgende unbeschädigte *Phragmites*-Bestand sind gut erkennbar an der dunklen Linie, die sich zusammensetzt aus der unbeleuchteten Nordseite des Bestandes und dem von ihm geworfenen Schatten.

Noch weiter landeinwärts im *Phragmites*-Röhricht liegen **parallel zur Küste** (etwa NNW-SSO) Tangwälle unterschiedlichen Alters und verschiedener Breite, sehr viele zertrümmerte vorjährige *Phragmites*-Sprosse enthaltend. Die Wälle sind größtenteils so dick, daß *Phragmites* diese organische Auflage nicht durchwachsen kann. So entstehen jene Fehlstellen, die sich wie **Risse** unregelmäßig durch den höheren *Phragmites*-Bestand ziehen. Die breiteren Risse werden landseitig von einem dunklen sowie seeseitig von einem weißen Streifen begrenzt, nämlich vom unbeleuchteten, schattenwerfenden Rand des landseitigen Bestandes und von der sonnenbeschienenen Wand des seeseitig sich anschließenden Bestandes. Zwischen eng aufeinanderfolgenden, spitzwinklig vernetzten Wällen (im oberen Teil des Bildes) wird normal entwickeltes *Phragmites*-Röhricht nur noch in sehr schmalen Streifen angetroffen.

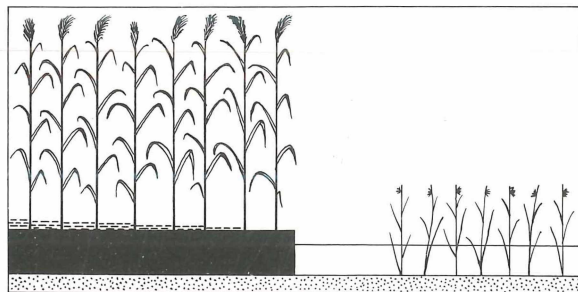
Auf einigen kleinen Flächen erscheint der Bestand wabenartig gefeldert, weil dort *Phragmites* auf Torf-Bulten wie gebündelt wächst (vgl. Fig. 9 Mitte und Fig. 14).



Freesendorf: Länge des Profils 8 m



Tremt: Länge des Profils 40 m



Groß-Zicker: Länge des Profils 10 m

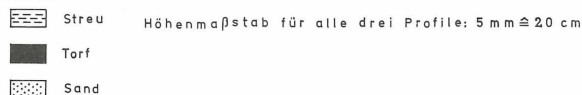


Fig. 9: Drei Profile vom Greifswalder Bodden als Beispiele dafür, daß *Phragmites*-Röhrichte keineswegs immer eine Verlandung anzeigen (Näheres siehe Text). (Höhenmaßstab jeweils 1:40)

Für die Verbreitung der Röhrichte an den Boddengewässern kommt der Salzgehalt als begrenzender Faktor nicht in Betracht. Beobachtungen vom Oslo-Fjord (DAHL & HADAČ 1941), vom Öresund (DAHLBECK 1945) und von der deutschen Nordseeküste (CHRISTIANSEN 1927, RAABE 1981), nach denen *Phragmites*-Bestände auf (unterirdisch) zuströmendes Süßwasser angewiesen sind, sollten nicht ohne nähere Prüfung auf die viel weniger salzhaltigen Boddengewässer (vgl. Fig. 1) übertragen werden (siehe auch SCHMEISKY 1977, HÄRDITL 1984, SCHERFOSE 1990). Begrenzender Faktor für das Vorkommen der Röhrichte ist vielmehr die mechanische Belastung (Fig. 12), in erster Linie der Energie-Eintrag oder die Seegangs-Belastung an einem Küstenabschnitt. Sie ergibt sich aus der Windwirklänge (abhängig vom Seeraum, der der Küste vorgelagert ist), aus Häufigkeit und Stärke der Winde (differenziert betrachtet für die einzelnen Richtungen) und aus der Bodentopographie des Gewässers (insbesondere der Schorrenbreite). Nach der Seegangsbelastung und im Hinblick auf die Vegetation lassen sich die Boddenküsten grundsätzlich in drei Gruppen teilen:

- An exponierten Küstenabschnitten vermag sich kein Röhricht anzusiedeln, weil die Seegangsbelastung zu hoch ist und den begrenzenden Faktor darstellt. Andererseits stehen vereinzelt sogar an der Ostsee-Außenküste Röhrichte, wenn der Wellengang durch ausgedehnte Blockfelder (Fig. 10) oder vorgelagerte Flachwassergebiete (Fig. 11) beträchtlich gemindert wird.
- An geschützten, ruhigen Küstenabschnitten, deren ökologische Bedingungen eher denen eines stehenden Gewässers gleichen, kann eine Sukzession ablaufen und sich beispielsweise die in Fig. 8 C dargestellte Zonierung einstellen.
- Oft siedeln Röhrichte an Abschnitten „mittlerer“ Seegangsbelastung und meistern hier die Bedingungen des „Grenzstandorts Küste“, die im folgenden näher betrachtet werden sollen:

Bisher wurde, insbesondere im Abschnitt 3., eine parallel zur Wasserlinie auftretende topographische **Zonation** behandelt, die aber nur unter bestimmten Voraussetzungen einer autogenen (TANSLEY 1946) oder genetischen (MOOR 1969) **Sukzession** gleichkommt. Mit MOOR (1969) verstehe ich Sukzession (und damit Verlandung) in einem engen Sinne, der eine Entwicklung der Vegetation und des Bodens nur aus sich selbst zuläßt und eine Materialzufuhr von einem anderen Ort her ausschließt.



Fig. 10: Nordexponierte Ostseeküste der Insel Rügen bei Varnkevit: *Bolboschoenus*- und *Phragmites*-Bestand im Schutze eines ausgedehnten Blockfeldes (5. 9. 87).

An Küstenabschnitten mittlerer Seegangsbelastung treten *Bolboschoenus* oder *Phragmites* nicht als **Verlander** auf, sondern allenfalls als **Fixierer** (MOOR 1969). Der Standort wird von jener Vegetationseinheit besiedelt, die dem betreffenden Niveau zugeordnet ist. Die ökologischen Verhältnisse sind dann sehr ähnlich denen, die MOOR (1969) für das Ufer eines fließenden Gewässers beschreibt: Erosion (oder auch Sedimentation) verhindern die Entwicklung des Bodens und der Vegetation. Letztere ist gekennzeichnet durch **Installation** (das Sich-Entfalten auf gegebenem Standort) oder durch **Anpassung** auf eine von außen erfolgte Änderung des Standorts, was in vielen Fällen sogar einen Rückgang des Röhrichs bedeutet.

An einem Abschnitt des Greifswalder Boddens (mehrere Stellen zwischen Ludwigsburger Haken und Gahlkower Haken) ist nur der Halo-Bolboschoenetum cladophoretosum vorhanden und verharrt hier offensichtlich seit Jahrzehnten (SUBKLEW mdl.) in dieser Initialphase als „Dauer-Pioniergesellschaft“ (TÜXEN 1975).



Fig. 11: Nordostexponierte Ostseeküste der Insel Usedom nördlich Karlshagen: *Bolboschoenus*- und *Phragmites*-Bestand (bis 3,80 m hoch!) im Schutze eines ausgedehnten Flachwassergebietes (15. 9. 90).

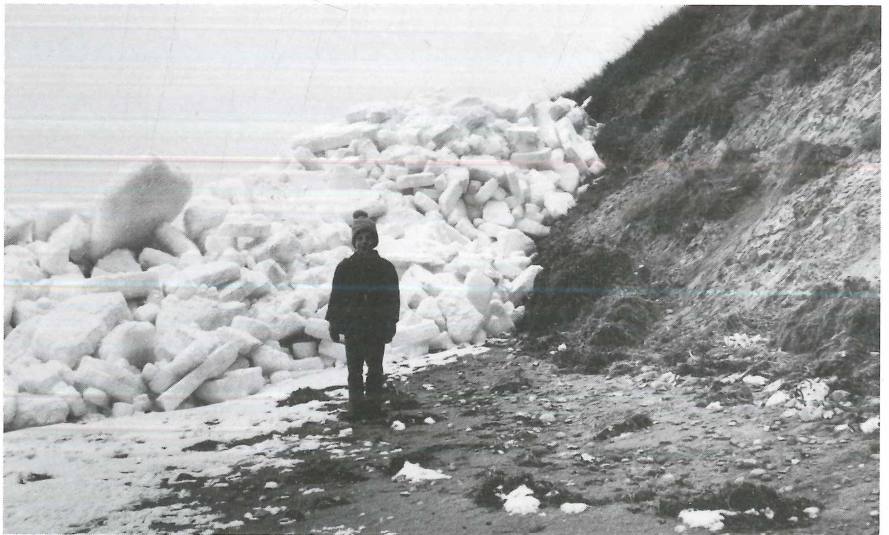


Fig. 12: Küste des Greifswalder Boddens: Eispressung am Gelben Ufer der Halbinsel Zudar (Frühjahr 1976).



Fig. 13: Küste des Greifswalder Boddens: Torfscholle mit *Phragmites*, durch Eis oder Hochwasser ins Niveau der Salzweide transportiert (Schwarzer See nördlich Wampen, 8. 8. 91).



Fig. 14: Küste des Greifswalder Boddens: In einzelne Bündel aufgelöster *Phragmites*-Bestand (Schwarzer See nördlich Wampen, 8. 8. 91).

Drei Profile vom Greifswalder Bodden (Fig. 9) sind Beispiele dafür, daß die Grenze zwischen *Bolboschoenus*- und *Phragmites*-Röhrichten eine Substratgrenze sein kann und daß *Phragmites* sich gewissermaßen festhält auf subfossilen Torfen der Boddenerlandungsmoore oder auf den darüberliegenden Salzweidentorfen der Küstenüberflutungsmoore (LANGE et al. 1986), die derzeit erodiert werden, so daß von Verlandung keine Rede sein kann: *Phragmites*-Bestände auf vermeintlichem Sandstrand wurzeln ausschließlich im (übersandeten) Torf (Fig. 9 oben und Fig. 17). In anderen extremen Fällen fehlen dem Profil der Mittelwasserbereich und das obere Hydrolitoral, was den Unterschied zwischen dem eigentlichen Röhricht (dem „Wasser“röhricht) und dem „Land“röhricht deutlich hervortreten läßt. Zusätzlich kann das untere Geolitoral fehlen, wenn beispielsweise Salzweiden, die gewöhnlich mit einem Torfkliff gegen die Wasserlinie enden, aufgelassen worden sind (Fig. 9 unten); ab etwa + 30 cm NN sollte man

dann mit KLÖTZLI & ZÜST (1973) von „Pseudoröhrichten“ sprechen. Seeseitig erodierte Torfbänke können sich auch durch „Bulte“ auszeichnen, auf denen häufig dünne Halme dicht stehen, *Phragmites* also gleichsam gebündelt wächst (Fig. 9 Mitte und Fig. 14; ISELI & IMHOF 1987).

Bereits GAMS (1942) wandte sich gegen das Vorurteil, alle Limnophyten- oder Helophytenvereine seien Verlandungsbestände. „Vielmehr ist ein großer Teil der an den Seeufem bestehenden Zonationen entweder stabil oder sogar regressiv ... Regressive Torfufer ... fallen gegen das offene Wasser mit einem mehr oder weniger steilen Erosionsrand mit nacktem Torf ... ab.“ Bedauerlicherweise werden z.T. noch heute *Phragmites*-Bestände automatisch Verlandungsröhrichte genannt, selbst wenn Zeichen für Torferosion und Röhrichtrückgang augenscheinlich sind. Beispielsweise sprechen LIPPERT (1989) und SLOBODDA (1989) selbst bei „regressiver Entwicklung“ bzw. „negativer Materialbilanz“ generell von Verlandung. Der Begriff Verlandung kann jedoch immer nur einen Prozeß mit positiver Materialbilanz bezeichnen, unabhängig davon, ob phytogene Verlandung oder minerogene Anlandung bzw. autogene oder allogene Sukzession in dem komplexen Vorgang für ausschlaggebend gehalten werden.

Dagegen bezeichnet das von SLOBODDA (1989) verwendete Wort „quasistationär“ sehr gut den Zustand, daß ein Röhricht teils progressiv, teils regressiv sein kann (vgl. JORDAN 1988) und daß es über längere Zeiträume insgesamt seinen Platz behauptet. Diese Erscheinung ist keine Ausnahme, sondern entspricht durchaus der Regel (GAMS 1942).

Zwischen einer nach Luftbildaufnahmen aus den Jahren 1966 und 1967 gezeichneten Vegetationskarte (KRISCH 1987) und einer mittels Theodoliten 1979 erarbeiteten Vegetationskarte (WALTHER & WALTHER 1980) eines 4,5 km langen Küstenabschnitts am Strelasund ergaben sich nur geringe Unterschiede (beide Karten befinden sich im Maßstab 1:2500 in KRISCH 1987): Landseitig hat sich *Phragmites* ausgedehnt, aber seeseitig stimmt die Grenze des Röhrichts (*Schoenoplectus*-, *Bolboschoenus*- oder *Phragmites*-Bestände) beider Karten häufig bis ins Detail überein, so daß es für einen Zeitraum von mindestens 13 Jahren als „quasistationär“ zu bezeichnen ist.

Dessenungeachtet vollziehen sich kleinflächig innerhalb jedes Röhrichts Veränderungen, die mit den Begriffen Alterung, Zerstörung - beide Vorgänge können durch Nährstoffbelastung beschleunigt werden - und Wiederbesiedlung zu kennzeichnen sind und in deren Gefolge auch die Grenzen zwischen *Schoenoplectus*- oder *Bolboschoenus*-Beständen einerseits und *Phragmites*-Beständen andererseits sich verschieben können.



Fig. 15: Küste des Greifswalder Boddens: Reste eines *Phragmites*-Röhrichts - das „Verlandungsröhricht“ mancher Autoren (Schwarzer See nördlich Wampen, 8. 8. 91).



Fig. 16: Küste des Greifswalder Boddens: Kriechtriebe von *Phragmites* auf übersandetem Torf (bei Freesendorf, 22. 9. 82).

Meistens ist es *Bolboschoenus* (seltener *Schoenoplectus* oder *Phragmites* selbst), der die in *Phragmites*-Röhrichten entstandenen Buchten vom Mittelwasserbereich aus oder von den Seiten her wieder schließt. Aus diesem Grunde ziehen ISELI & IMHOF (1987) für die Pflege anthropogen geschädigter *Phragmites*-Röhrichte in Betracht, den Bestand von den Buchten aus zu verjüngen und zunächst durch „Binsen“ ein Initialstadium einzuleiten.

Wenn auch die bestandsbildenden Arten der Brackwasserröhrichte tief ins Wasser vordringen, so finden doch nur am Ufer (im Mittelwasserbereich) ihre Samen oder Ausläuferstücke zusagende Entwicklungsbedingungen. Ein (evtl. unterbrochener) *Bolboschoenus*-Gürtel seawärts vor einem *Phragmites*-Wasserröhricht kann nicht dort in 30 oder 50 cm Wassertiefe keimt und aufgewachsen sein, sondern er drang vom Mittelwasserbereich aus in diese Tiefe vor. Ihm ist *Phragmites* gefolgt und hat im flacheren Wasser *Bolboschoenus* bereits wieder verdrängt. Dieser senkrecht zur Wasserlinie verlaufende Vorgang ist nur insofern einzuschränken, als sich *Schoenoplectus*-, *Bolboschoenus*- und *Phragmites*-Bestände auch parallel zur Wasserlinie ausbreiten können, gewissermaßen in seitlicher Richtung entsprechend der Zonierung.

Obwohl in Küstenabschnitten, an denen Röhrichte wachsen, die röhrichtbildenden Arten praktisch überall gegenwärtig sind, dürfte *Bolboschoenus* schneller als *Phragmites* in der Lage sein, offene Standorte zu besetzen, von denen es erst später durch das konkurrenzkräftigere *Phragmites* (zusagende Standortsbedingungen vorausgesetzt) verdrängt wird. Auch WOLF (in litt. 1991) stellt sich an potentiellen Astero-Phragmitetum-Standorten eine **initiale** *Bolboschoenus*-Dominanz vor. Es ergibt sich logischerweise, daß ein Nebeneinander von *Bolboschoenus*- und *Phragmites*-Beständen nicht grundsätzlich erklärt werden darf mit der zufälligen Erstbesiedlung dieser oder jener Stelle durch diese oder jene polycorme Art (so, als wäre jede spätere Veränderung ausgeschlossen). Es stehen schließlich nicht ständig und überall besiedelbare, aber noch unbesiedelte Standorte zur Verfügung, sondern das gegenwärtige Bild ist Ergebnis einer langen Geschichte und ständiger Störungen. Außerdem bietet ein beliebiger Standort nicht allen drei röhrichtbildenden Arten gleich günstige Bedingungen, so daß über längere Zeiträume die Standortsunterschiede und die Konkurrenz immer entscheidender sein werden als der Zufall. Diesem den Ausschlag zu geben, würde bedeuten, *Bolboschoenus* (oder *Schoenoplectus*) und *Phragmites* unter gleichen Standortsverhältnissen die gleiche Konkurrenzkraft zuzugestehen. Vielmehr stimme ich überein mit WOLF (in litt. 1991), der ein Gleichgewicht zwischen *Bolboschoenus* und *Phragmites* nur für möglich hält, wenn *Phragmites* (beispielsweise durch hohen Salzgehalt) geschwächt wird.

Immer wieder wird gesagt, es stünde seit WARMING fest, daß die zuerst angekommene Art den Platz behauptet. WARMING selbst (1896: 375) drückt sich jedoch sehr viel vorsichtiger aus:

„Noch ein Umstand sei hervorgehoben, der für die Verbreitung der Arten von Bedeutung ist, nämlich: welche Art zufällig zuerst anlangte. Sind die **Verhältnisse** derart, daß sie **für mehrere Arten gleich gut** passen, so wird der Ausfall des Kampfes davon abhängen, welcher Art es gelingt, das Gelände zu besetzen; beati possidentes werden dann den Besitz **möglicherweise** behaupten können. Hierdurch ist **vermutlich** die Verteilung der Phragmiteta, der Scirpeta und anderer Bestände in unseren Rohrsümpfen oder die Verteilung verschiedener Zwergsträucher auf den Zwergstrauchheiden zu erklären.“

Insbesondere möchte ich hervorheben, daß WARMING der zufälligen Erstbesiedlung überhaupt nur dann Bedeutung beimißt, wenn die Verhältnisse für mehrere Arten gleich gut passen! Gerade das trifft aber für *Bolboschoenus* und *Phragmites* nicht zu.

ISELI & IMHOF (1987) sowie BINZ-REIST (1989) werten ältere Berichte über ein Verschwinden von (*Phragmites*-)Röhrichten ohne erkennbare anthropogene Ursachen (SCHRÖTER & KIRCHNER 1896, 1902; GAMS 1942) als Beweis für eine Dynamik unter natürlichen Bedingungen. Bei anthropogener Belastung verlaufen solche Prozesse großflächiger und schneller. Im allgemeinen wirkt sich für ein *Phragmites*-Röhricht eine Eutrophierung erst dann katastrophal aus, wenn sie mit mechanischer Belastung einhergeht. Da diese an den Boddenküsten oft hoch ist, genügt wahrscheinlich ein geringerer Nährstoffeintrag (als an den Binnengewässern), um die Brackwasserröhrichte nachhaltig zu schädigen. Während sich landseitig - auf Kosten der Salzweiden - die Röhrichte mit Sicherheit ausgedehnt haben, scheinen sich die Wasserröhrichte nach LIPPERT (1989) überwiegend zurückzuziehen; diese Tendenz sei deutlich in den mehr abgeschlossenen und demzufolge am stärksten eutrophierten Boddengewässern. Die einzelnen Küstenabschnitte bieten jedoch ein sehr differenziertes Bild:

Wie von vielen nährstoffreichen Binnengewässern bekannt, steht *Phragmites* häufig nur noch auf „Bulten“ und erscheint dann wie gebündelt (Fig. 14). Es ist jedoch nicht klar, ob diese Erscheinung an den Boddengewässern primär auf der Nährstoffbelastung beruht oder doch wohl eher auf die Wellenerosion und die Wuchsweise von *Phragmites* zurückgeht (vgl. KRISCH 1978).

In manchen Küstenabschnitten ist die Zerstörung des Röhrichts unübersehbar. Die Fig. 15 zeigt vier inselartige, scharf begrenzte Reste eines vor 20 Jahren ausgedehnten Röhrichts; allerdings wird dieser Abschnitt bis in die Gegenwart auch stark beweidet, und Schäden durch Eisgang sind ebenfalls wahrscheinlich (Fig. 13).

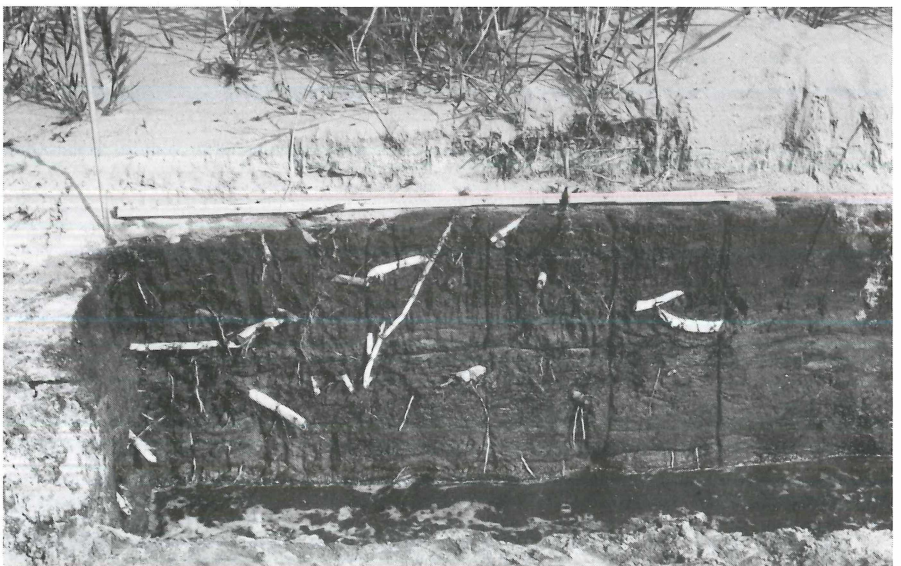


Fig. 17: Küste des Greifswalder Boddens: Das scheinbar auf dem Sandstrand wachsende *Phragmites* entstammt ausschließlich dem darunterliegenden Torf (bei Freesendorf, 22. 9. 82).



Fig. 18: Küste des Greifswalder Boddens: Intensive Beweidung als erste Ursache für den Rückgang des Torfkliffs (Halbinsel Struck, 12. 10. 78).



Fig. 19: Küste des Greifswalder Boddens: Initialstadium des Röhrichts (*Schoenoplectus tabernaemontani* und *Bolboschoenus maritimus*) vor einem Torfkliff, nachdem die Weidenutzung eingestellt wurde (Halbinsel Klein-Zicker, 6. 8. 76).

Andererseits ist festzustellen, daß Wasserröhrichte vor ehemaligen Salzweiden sich ausdehnen, Buchten zwischen sich schließen oder sich überhaupt erst einstellen (SUBKLEW mdl.), nachdem infolge der „Industrialisierung“ der Landwirtschaft in der DDR, die verbunden war mit ganzjähriger Aufstallung der Milchkühe, die Beweidung des Salzgraslandes fast völlig zum Erliegen gekommen ist.

Intensiv beweidetes Salzgrasland grenzt im allgemeinen mit einem Torfkliff von 30 (bis 50) cm Höhe ans offene Wasser (Fig. 8 D). Hört die Beweidung auf, beginnen sich nicht nur landseitig Röhrichte einzustellen, sondern auch **vor** dem Torfkliff (Fig. 19). SUBKLEW (mdl.) hat früher wiederholt beobachtet, wie die soeben im Mai aufgetriebenen Rinder ins flache Wasser liefen, dort die jungen *Phragmites*-Schößlinge sogar unter Wasser abfraßen und somit ein Röhricht auch unterhalb der Mittelwasserlinie unterdrückten.



Fig. 20: Luftaufnahme eines 1100 m langen Küstenabschnitts vor dem Brooker Holz, nördlich von Gristow am Übergang vom Greifswalder Bodden in den Strelasund, die starke mechanische Belastung des Röhrichts dokumentierend. Norden befindet sich oben! Weitere Erläuterungen im Text. Zur Veröffentlichung freigegeben unter LFB-Nr. 07/85.

Außerdem wird vom Tritt der Rinder - da sie ihren Weg entlang des Kliffs nehmen - der Zerfall eines Torfkliffs wesentlich gefördert (Fig. 18; SCHMEISKY 1977). Ein Streifen unmittelbar an der Wasserlinie sollte daher grundsätzlich von der Weidenutzung ausgenommen bleiben.

Abschließend seien die „Legehalme“ oder „Kriechsprosse“ von *Phragmites* erwähnt, über die zuletzt WEBER (1950) und MÜLLER-STOLL (1952) berichteten, ohne zu endgültiger Klarheit gelangen zu können. Niemals habe ich gefunden, daß *Kriechtriebe* (Begriff nach EBEL & MÜHLBERG 1987) entstehen, indem orthotrope Sprosse durch äußere Gewaltanwendung niedergedrückt werden. An für *Phragmites* optimalen Standorten treten Kriechtriebe nicht auf, regelmäßig aber unter extremen Bedingungen wie am Geröllstrand und am Sandstrand (Fig. 16). Die Folgen einer Übersandung können sehr eindrucksvoll im „Großexperiment“ studiert werden: Wenn beispielsweise am Rande einer nicht eingedeichten Aufspülung, mit der ein Badestrand eingerichtet werden soll, der Boden unter einem *Phragmites*-Bestand um mehrere Dezimeter erhöht wird, bilden sich regelmäßig extrem lange Kriechtriebe. „Schlingen“ ähnlich denen, die von MÜLLER-STOLL (1952) beschrieben und mit den Folgen des Viehtritts erklärt wurden, fand ich dagegen in Gebieten, in denen solche oder entsprechende gewaltsame mechanische Einwirkungen weitgehend ausgeschlossen werden konnten.

Zusammenfassung

Auf der Grundlage von 87 Vegetationsaufnahmen und wegen der unzweifelhaft verschiedenen öko-physiologischen Konstitution der röhrichtbildenden Sippen werden die Brackwasserröhrichte (*Bolboschoenion*) gegliedert in das Halo-Bolboschoenetum und in das Astero-*Phragmitetum* mit je 3 Subassoziationen. Die Ergebnisse produktionsbiologischer und populationsanalytischer Erhebungen unterstützen diese Einteilung. Weil *Schoenoplectus* sowie *Bolboschoenus* einerseits und *Phragmites* andererseits ein deutlich unterschiedliches Konkurrenzvermögen besitzen, ist es längerfristig nicht entscheidend, welche röhrichtbildende Sippe an einem Standort zufällig als erste wächst. Die Brackröhrichte unterhalb der Mittelwasserlinie zeigen nur zum Teil einen Verlandungsprozeß an, sondern häufig verharren sie auf dem verfügbaren Platz als gleichsam stationäre Röhrichte oder sie gehen unter den gegenwärtigen Bedingungen zurück. Begrenzender Faktor für das Vorkommen der Röhrichte ist prinzipiell die Seegangbelastung, jedoch zerstören weidende Rinder die Röhrichte sogar unterhalb des Mittelwasserbereichs. Hinsichtlich der Nährstoffbelastung wird verwiesen auf die Ergebnisse anderer Untersuchungen an der Boddenküste.

Literatur

- BACHOR, A. (1990): Räumliche und zeitliche Veränderungen ausgewählter hydrographisch-chemischer Parameter in den Küstengewässern der DDR. - Wiss. Zeitschrift Univ. Greifswald, math.-nat. R. **39** (3): 29-34.
- BACHOR, A. & SCHÖPPE, CH. (1991): Gütezustand der dem Lande Mecklenburg-Vorpommern vorgelagerten Küstengewässer. - Gewässergütebericht über das Jahr 1990, Stralsund.
- BARKMANN, J.J., MORAVEC, J. & RAUSCHERT, S. (1986): Code der pflanzensoziologischen Nomenklatur. - Vegetatio **67** (3): 159-173.
- BEEFTINK, W.G. (1965): De zoutvegetatie van ZW-Nederland beschouwd in Europees verband. - Meded. Landbouwhogeschool Wageningen **65** (1): 1-167.
- BERNATOWICZ, S. & PIECZYŃSKA, E. (1965): Organic matter production of macrophytes in the Lake Tałtowisko (Mazurian Lakeland). - Ekol. Polska, Seria A, **13** (9): 113-124.
- BINZ-REIST, H.-R. (1989): Mechanische Belastbarkeit natürlicher Schilfbestände durch Wellen, Wind und Treibzeug. - Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, **101**, Zürich.
- BITTMANN, E. (1953): Das Schilf (*Phragmites communis* TRIN.) und seine Verwendung im Wasserbau. - Angewandte Pflanzensoziologie **7**.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1928): Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. (Biologische Studienbücher **7**). Berlin.
- CHRISTIANSEN, W. (1927): Die Vegetationsverhältnisse der Dünen auf Föhr. - Bot. Jahrb. **61** (2/3): Beiblatt **139**: 51-64, Leipzig.
- CHVÁLA, M., DOSCOČIL, J., MOOK, J.-H. & POKORNÝ, V. (1974): The genus *Lipara* MEIGEN (Diptera, Chloropidae), systematics, morphology, behaviour and ecology. - Tijdschrift voor Entomologie **117** (1): 1-25.
- CORRENS, M. & JAEGER, F. (1982): Beiträge zur Hydrographie der Nordrügenschon Bodden. II: Strömungsverhältnisse, Salz- und Sauerstoffgehalt. - Acta Hydrophysica **27** (1): 5-22, Berlin.
- DAHL, E. & HADAČ, E. (1941): Strandgesellschaften der Insel Ostøy im Oslofjord. - Nytt Mag. Naturvidenskaben **82**: 251-312, Oslo.
- DAHLBECK, N. (1945): Strandwiesen am südöstlichen Öresund. - Acta Phytogeogr. Suec. **18**, Stockholm.

- DANIELZIK, A. & HERZOG, S. (1983): Biomasseproduktion in Schilfröhrichten ... am Beispiel eines Untersuchungsprofils am Ostufer der Halbinsel Fahrenkamp. - Diplomarbeit Univ. Greifswald.
- DINKA, M. (1986): The effect of mineral nutrient enrichment of Lake Balaton on the Common Reed (*Phragmites australis*). - *Folia Geobot. Phytotax.* **21**: 65-84, Praha.
- DU RIETZ, G.E. (1950): Phytogeographical excursion to the maritime birch forest zone and the maritime forest limit in the outermost archipelago of Stockholm. - *Proceedings of the Seventh Intern. Botan. Congress. Stockholm and Waltham.*
- EBEL, F. & MÜHLBERG, H. (1987): Vergleichend-ökomorphologische Untersuchungen an Pflanzen-Taxa eines Trocken- und eines Feuchtbiotops. - *Hercynia N.F.* **24** (4): 408-424, Leipzig.
- ELLENBERG, H. (1974): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. - *Scripta Geobotanica* **9**, Göttingen.
- ELLENBERG, H. (1986): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 4. Auflage, Stuttgart.
- ENGGRAVSLIA, L., HANSEN, J.P.H., RAMTVEDT, A.E. & VEVLÉ, O. (1985): Havstrandvegetasjon i Vestfold. Plantesosiologi og Verneverdia belyst med synsosiologiske metodar. - *K. norske Vidensk. Selsk., Mus. Rapp. Bot. Ser.* **1985** (2): 50-61.
- FUKAREK, F. (1961): Die Vegetation des Darß und ihre Geschichte. - *Pflanzensoziologie* **12**, 321 pp., Jena.
- FUKAREK, F. (1969): Ein Beitrag zur potentiellen natürlichen Vegetation von Mecklenburg. - *Mitt. flor.-soz. AG, N.F.* **14**: 231-237, Todenmann.
- GAMS, H. (1942): Die Höhengrenzen der Verlandung und des Moorwachstums in den Alpen. - *Abh. Naturw. Ver. Bremen* **32** (1): 115-133, Bremen.
- GÖRS, S. (1969): Die Vegetation des Landschaftsschutzgebietes Kreuzweiher im Württembergischen Allgäu. - *Veröff. Landesst. Natursch. u. Landschaftspf. Baden-Württ.* **37**: 7-61.
- HAECK, J., VAN TONGEREN, O. & VAN DER MAAREL, E. (1985): Phytosociological amplitudes of some Dutch coastal species and their ecological interpretation. - *Vegetatio* **61**: 77-85, Dordrecht.
- HÄRDTLE, W. (1984): Vegetationskundliche Untersuchungen in Salzwiesen der ostholsteinischen Ostseeküste. - *Mitt. AG Geobot. Schlesw.-Holst. u. Hamburg* **34**, Kiel.
- HILBIG, W. (1971): Übersicht über die Pflanzengesellschaften des südlichen Teiles der DDR. II: Die Röhrichtgesellschaften. - *Hercynia N.F.* **8** (4): 256-285, Leipzig.
- HO, Y.B. (1979): Shoot development and production studies of *Phragmites australis* (CAV.) TRIN. ex Steudel in Scottish Lochs. - *Hydrobiologia* **64**: 215-222.
- HÜBEL, H. (1969): Die Primärproduktion des Phytoplanktons in Brackgewässern unterschiedlichen Salz- und Nährstoffgehalts. - *Limnologica* **7** (1): 185-190, Berlin.
- ISELI, CH. & IMHOF, TH. (1987): Schilfschutz - Erhaltung und Förderung der Naturufer. - *Schriftenreihe des Vereins zum Schutze des Bielersees* **2**, Nidau.
- JESCHKE, L. (1968): Die Vegetation der Insel Ruden. - *Natur und Naturschutz in Mecklenburg* **6**: 111-138.
- JORDAN, G. (1988): Kartographische und luftbildgestützte Erfassung von ... Flächenveränderungen in Schilfsäumen ... - Diplomarbeit Univ. Greifswald.
- KAMMERER, R. & WITTKO, H. (1982): Untersuchungen zur Produktivität von Schilfröhrichtgesellschaften im Testgebiet Barth/Fahrenkamp. - Diplomarbeit Univ. Greifswald.
- KLÖTZLI, F. & ZÜST, S. (1973): Conservation of reed-beds in Switzerland. - *Pol. Arch. Hydrobiol.* **20**: 229-235, Warszawa.
- KŁOSOWSKI, ST. (1988): Ökologische Amplitude und Zeigerwerte der häufigeren Röhrichtgesellschaften im nordöstlichen Teil Polens. - *Limnologica* **19** (2): 109-125, Berlin.
- KNAUER, N. (1953): Untersuchungen der Pflanzengesellschaften der Insel Föhr und deren Bedeutung für die Landwirtschaft. - *Diss. Univ. Kiel.*
- KÖTTER, F. (1961): Die Pflanzengesellschaften im Tidegebiet der Unterelbe. - *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **26** (1/2): 106-184, Stuttgart.
- KRAUSCH, H.-D. (1965): Zur Gliederung des Scirpo-Phragmitetum medioeuropaeum W. Koch 26. - *Limnologica* **3**: 17-22, Berlin.
- KRISCH, H. (1970): Artengruppen des Wirtschaftsgrünlandes und Pflanzengesellschaften der Boddenküste im Bereich des Rycktal-Zungenbeckens bei Greifswald. - *Forschungsabschlußbericht Univ. Greifswald.*
- KRISCH, H. (1972): Geobotanische Untersuchungen des Grünlandes im Rycktalzungenbecken. - *Diss. Univ. Greifswald.*
- KRISCH, H. (1974): Zur Kenntnis der Pflanzengesellschaften der mecklenburgischen Boddenküste. - *Fedd. Repert.* **85** (1/2): 115-158, Berlin.
- KRISCH, H. (1978): Die Abhängigkeit der Phragmites-Röhrichte am Greifswalder Bodden von edaphischen Faktoren und von der Exponiertheit des Standorts. - *Arch. Natursch. Landschaftsforsch.* **18** (3): 121-140, Berlin.
- KRISCH, H. (1980): Zur Schädigung einiger Phragmites-Bestände am Greifswalder Bodden durch *Lipara* MEIGEN. - *Arch. Natursch. Landschaftsforsch.* **20** (3): 167-170, Berlin.
- KRISCH, H. (1985): Biomasseproduktion und edaphische Verhältnisse von *Bolboschoenus maritimus*-Beständen des Greifswalder Boddens. - *Limnologica* **16** (2): 277-295, Berlin.

- KRISCH, H. (1986): Die jahreszeitliche Entwicklung zweier *Bolboschoenus*-Bestände am Greifswalder Bodden. - Folia Geobot. Phytotax. **21** (3): 263-276, Praha.
- KRISCH, H. (1987): Die Vegetation der ostmecklenburgischen Boddenküsten. - Habilitationsschrift Univ. Greifswald.
- KRISCH, H. (1990): Ökologisch-soziologische Artengruppen und Pflanzengesellschaften im Geolitoral der Boddenküste (Ostsee). - Phytocoenologia **19** (1): 1-28, Berlin und Stuttgart.
- KRISCH, H., KRAUB, N. & KAHL, M. (1979): Der Einfluß von Schnitt und Frost auf Entwicklung und Biomasseproduktion der *Phragmites*-Röhrichte am Greifswalder Bodden. - Folia Geobot. Phytotax. **14**: 121-144, Praha.
- LANGE, E., JESCHKE, L. & KNAPP, H.-D. (1986): Die Landschaftsgeschichte der Insel Rügen seit dem Spätglazial. (Ralswiek und Rügen - Landschaftsentwicklung und Siedlungsgeschichte der Ostseeinsel, Teil I), Berlin.
- LANGENDONCK, H.J.V. (1932): De vegetatie en oecologie der schorrenplanten van Saafingen. - Botanisch Jaarboek Dodonaea **23**: 1-128, Antwerpen.
- LINDNER, A. (1978): Soziologisch-ökologische Untersuchungen an der submersen Vegetation in der Boddenkette südlich des Darß und des Zingst (südliche Ostsee). - Limnologica **11** (2): 229-305, Berlin.
- LIPPERT, K. (1989): Untersuchungen zur Veränderung und Bonitierung von Schilfröhrichtvorkommen an den Boddenküsten der DDR. - Diss. Univ. Greifswald.
- MOCHNACKA-LAWACZ, H. (1974): Seasonal changes of *Phragmites communis* TRIN. Part I: Growth, morphometrics, density and biomass. - Pol. Arch. Hydrobiol. **21**: 355-368, Warszawa.
- MOOR, M. (1969): Zonation und Sukzession am Ufer stehender und fließender Gewässer. - Vegetatio **17**: 26-32.
- MÜLLER-STOLL, W.R. (1938): Wasserhaushaltsfragen bei Sumpf- und emersen Wasserpflanzen. - Ber. Dtsch. Bot. Ges. **56**: 355-367.
- MÜLLER-STOLL, W.R. (1952): Über die Entstehung von kriechenden Schilfsprossen auf Dünensand. - Biolog. Zentralblatt **71** (11/12): 618-626, Leipzig.
- NUKLIES, R. & PFÜLLER, G. (1972): Soziologisch-ökologische Untersuchungen am Verlandungsstreifen der Darßer Boddenkette. - Diplomarbeit Univ. Rostock.
- OBERDORFER, E. (1977, Hrsg.): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. - 2. Aufl., Teil I, Stuttgart.
- ONDOK, J.P. & DYKYJOVÁ, D. (1973): Assessment of shoot biomass of dominant reedbeds in Třeboň basin. Methodical aspects. - in: Hejný, S. (Hrsg.): Ecosystem Study on Wetland Biome in Czechoslovakia. - Czechosl. IBP/PT-PP, Report **3**: 79-82, Třeboň.
- OSTENDORF, W. (1987): Die Auswirkungen von Mahd und Brand auf die Ufer-Schilfbestände des Bodensee-Untersees. - Natur und Landschaft **62** (3): 99-102, Köln.
- PEISL, P. (1957): Die Binsenform. Untersuchungen zur Morphologie, Ökologie, Merkmalsphylogenie und Stammesgeschichte einer bei Juncaceen, Cyperaceen und anderen Pflanzenfamilien anzutreffenden pflanzlichen Erscheinungsform. - Ber. Schweiz. Bot. Ges. **67**: 99-213, Bern.
- PIOTROWSKA, H. (1974): Nadmorskie zespoly solniskowe w Polsce i problemy ich ochrony. - Ochrona Przyrody **39**: 7-63.
- PREISING, E., VAHLE, H.-C., BRANDES, D., HOFMEISTER, H., TÜXEN, J. & WEBER, H.E. (1990): Die Pflanzengesellschaften Niedersachsens. Salzpflanzengesellschaften der Meeresküste und des Binnenlandes. - Natursch. Landschaftspf. Niedersachs. **20** (7): 1-44, Hannover.
- RAABE, E.W. (1981): Über das Vorland der östlichen Nordseeküste. - Mitt. AG Geobot. Schlesw.-Holst. u. Hamburg **31**, Kiel.
- RAGHI-ATRI, F. & BORNKAMM, R. (1980): Über Halmfestigkeit von Schilf ... bei unterschiedlicher Nährstoffversorgung. - Arch. Hydrobiol. **90** (1): 90-105.
- SCHERFOSE, V. (1990): Salz-Zeigerwerte von Gefäßpflanzen der Salzmarschen, Tideröhrichte und Salzwassertümpel an der deutschen Nord- und Ostseeküste. - Jahresber. Forschungsstelle Küste **39**: 31-82, Norderney.
- SCHIERUP, H.-H. (1978): Biomass and primary production in a *Phragmites communis* TRIN. swamp in North Jutland, Denmark. - Verh. Internat. Verein. Limnol. **20**: 94-99, Stuttgart.
- SCHMEISKY, H. (1977): Der Einfluß von Weidetieren auf Salzpflanzengesellschaften an der Ostsee. - Berichte über das Int. Sympos. „Vegetation und Fauna“ der Int. Verein. f. Veget.kunde in Rinteln 1976, p. 481-498, Vaduz.
- SCHNESE, W. (1973): Untersuchungen zur Produktionsbiologie des Greifswalder Boddens (südliche Ostsee), I: Die Hydrographie: Salzgehalt, Sauerstoffgehalt, Temperatur und Sestongehalt. - Wiss. Zeitschrift Univ. Rostock, math.-nat. **22**: 629-639.
- SCHRÖTER, C. & KIRCHNER, O.: Die Vegetation des Bodensees. 2 Teile, Lindau 1896 und 1902.
- SLOBODDA, S. (1989): Landschaftsökologische Kennzeichnung und Typisierung von Bodden-Verlandungssaum-Üfern. - Habilitationsschrift Univ. Greifswald.
- SUCCOW, M. (1974): Vorschlag einer systematischen Neugliederung der mineralbodenwasserbeeinflußten wachsenden Moorvegetation Mitteleuropas ... - Fedd. Repert. **85** (1-2): 57-113, Berlin.
- SUCCOW, M. (1988): Landschaftsökologische Moorkunde. Jena.

- SZCZEPAŃSKA, W. & SZCZEPAŃSKI, A. (1976): Growth of *Phragmites communis* TRIN., *Typha latifolia* L. and *Typha angustifolia* L. in relation to the fertility of soils. - Pol. Arch. Hydrobiol. **23**: 233-248, Warszawa.
- TANSLEY, A.G. (1946): Introduction to Plant Ecology. London.
- TOMASZEWICZ, H. (1973): The position of Scirpo-Phragmitetum Koch 26 in systematics. - Acta Soc. Bot. Pol. **42** (3): 379-390.
- TÓTH, L., SZABÓ, E. & FELFÖLDY, L.J.M. (1963): Standing crop measurements in stands of *Phragmites communis* on the ice cover of lake Balaton. - Acta Bot. Acad. Sci. Hung. **9**: 151-159.
- TÜXEN, R. (1975): Dauer-Pioniergesellschaften als Grenzfall der Initialgesellschaften. - Berichte über das Int. Sympos. „Sukzessionsforschung“ der Int. Verein. f. Veget.kunde in Rinteln 1973, p. 13-30, Vaduz.
- TÜXEN, R. & HÜLBUSCH, K.-H. (1971): Bolboschoenetia maritimi. - Fragm. Flor. Geobot. **17** (3): 391-407, Kraków.
- TYLER, G. (1969): Studies in the ecology of baltic sea-shore meadows, II: Flora and vegetation. - Opera Botanica **25**, Lund.
- URBANSKA, K.M. (1992): Populationsbiologie der Pflanzen. Stuttgart und Jena (Uni-Taschenbücher 1631).
- VOIGTLAND, R. (1983): Biologische und hydrochemische Stoffhaushaltsuntersuchungen in Schilfverlandungszonen. - Diss. Univ. Greifswald.
- WALTER, H. (1968): Die Vegetation der Erde in ökophysiologischer Betrachtung, Band II. Jena.
- WALTHER, R. & WALTHER, U. (1980): Zur Ausbildung und Verbreitung von Verlandungssäumen an der Südwest-Küste des Greifswalder Boddens. - Diplomarbeit Univ. Greifswald.
- WARMING, E. (1896): Lehrbuch der Ökologischen Pflanzengeographie. Eine Einführung in die Kenntnis der Pflanzenvereine. - 1. deutsche Auflage, Berlin.
- WEBER, H. (1950): Gramineenstudien III: Neue Beobachtungen über die Kriechsprosse von *Phragmites communis* TRINIUS. - Biolog. Zentralblatt **69** (7/8): 323-334, Leipzig.
- WEBER, H.E. (1988): Zur praktischen Anwendung des Codes der pflanzensoziologischen Nomenklatur und Vorschläge zur Ergänzung der Regeln. - Tuexenia **8**: 383-392, Göttingen.
- WESTHOFF, V. & DEN HELD, A.J. (1969): Plantengemeenschappen in Nederland. Zutphen.
- WIESE, P. (1991): Zur Synsystematik der Brackwasserröhrichte und ihrer Ersatzgesellschaften am Dollart. - 3. Oldenburger Workshop zur Küstenökologie, p. 42-43, Oldenburg.
- WILMANN'S, O. (1989): Ökologische Pflanzensoziologie. - 4. Auflage, Heidelberg (Uni-Taschenbücher 269).
- WOLF, A. (1988): Röhrichte und Rieder des holsteinischen Elbufers unterhalb Hamburgs. - Schr. Naturwiss. Ver. Schlesw.-Holst. **58**: 55-68, Kiel.
- WOLF, A. (1991): Röhrichte im Tidebereich. Manuskript.

Anschrift des Verfassers:

Dr. rer. nat. habil. H. KRISCH, Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Institut für Geobotanik, Grimmer Straße 88, D-O-2200 Greifswald.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Drosera](#)

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: [1992](#)

Autor(en)/Author(s): Krisch Haubold

Artikel/Article: [Systematik und Ökologie der Bolboschoenus- und der Phragmites- Brackwasserröhrichte der vorpommerschen Boddenküste \(Ostsee\) 89-116](#)