DROSERA | '96 (1): 1-26 | Oldenburg 1996 - VIII

Biosystematische Untersuchungen an *Suaeda maritima* (Chenopodiaceae)

BIO I 90.147/96,1

Inv. 1997/1963

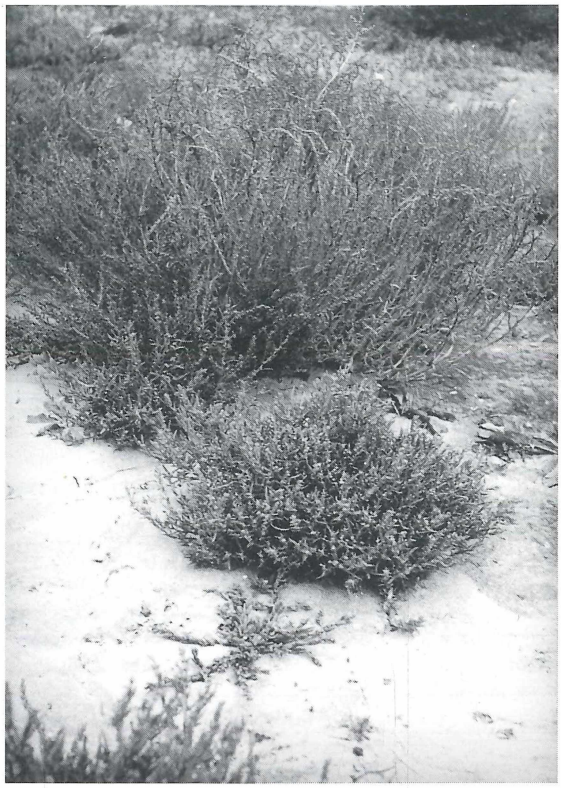
Detlev Metzing, Hermann Cordes, Heinrich Kuhbier

Abstract: The infraspecific taxonomy of the *Suaeda maritima* taxa from the German area is revised. Material collected at the natural habitats, plants from cultivation and herbarium specimens have been examined for morphological characters. Diagnostic characters used by former authors were shown to be highly modifiable, the variability is of phenotypic origin to a high degree. The known chromosome number (2n = 36) was supported in karyological studies. *S. maritima* is tetraploid and has to be separated from diploid taxa of other areas. The existence of several flavonoids in *S. maritima* could be verified in TLC experiments. The flavonoid patterns show a high variability, but no correlation with morphological characters or geographical distribution was detected. *S. maritima* is a complex of different biotypes, which are not clearly distinguishable regarding their morphological (and biochemical) characters. As a result it is proposed here to enclose the *S. maritima* taxa of the German coasts and inland saltmarshes in the subspecies *Suaeda maritima* ssp. *maritima*. Consequences of this classification are discussed. Neotypes for two infraspecific names, *S. maritima* var. *flexilis* and *S. maritima* var. *prostrata* are designated here.

1. Einleitung und Zielsetzung

Für die in Mitteleuropa vorkommenden Populationen von *Suaeda maritima* (L.) DUMORT. werden aufgrund ihrer Formenvielfalt (cf. Abb. 1, Abb. 10) mehrere infraspezifische Sippen in der Bestimmungsliteratur beschrieben und benannt (CLAPHAM & al. 1962, PETCH & SWANN 1968, AELLEN 1979, 1986, OBERDORFER 1983, GEHU 1989, SENGHAS & SEYBOLD 1993; Tab. 1). „Man könnte annehmen, dass diese unterschiedlichen Bezeichnungen im wesentlichen nur eine Frage der Nomenklatur seien und wenig Einfluss auf die Bestimmung einer Pflanze haben. Vergleicht man neuere Bestimmungswerke ... miteinander, muss man feststellen, dass dies leider nicht zutrifft. Dieselbe Pflanze muß oft, je nach gewählter Bestimmungsliteratur, verschiedenen Taxa zugeordnet werden" schreibt TONASCIA (1992) über die Artengruppe des *Heracleum sphondylium* s.l., und diese Formulierung kann ebenso für *S. maritima* übernommen werden. Die Probleme der infraspezifischen Taxonomie von *S. maritima*, die sich in den verschiedenen Floren und Bestimmungsbüchern widerspiegeln, haben weitreichende Konsequenzen, denn sie wirken sich auf ökologische Fragestellungen, wie etwa die Erfassung und Beschreibung der Pflanzengesellschaften, unmittelbar aus. Daher wurde gerade auch von Vegetationskundlern wiederholt auf die ungenügend geklärte Taxonomie von *S. maritima* sensu lato hingewiesen (TÜXEN 1974, SCHWABE & KRATOCHVIL 1984, SCHERFOSE 1986, HOBOHM 1991, HOBOHM & POTT 1992, POTT 1992). Eine zufriedenstellende taxonomische Klärung ist daher die unerlässliche Basis für weitergehende Untersuchungen, die floristische, pflanzensoziologische oder andere ökologische Fragen behandeln. Der vorliegende Beitrag soll daher die taxonomischen Schwierigkeiten bei der infraspezifischen Gliederung von *S. maritima* beleuchten und zu einer Klärung beitragen.

Zahlreiche Autoren haben sich bisher mit der infraspezifischen Systematik von *S. maritima* auf der Basis morphologischer Merkmale beschäftigt, ohne zu zufriedenstellenden Ergebnissen zu kommen (AELLEN 1979, KUHBIER 1989, GEHU 1989, HOBOHM & POTT 1992). In der vorliegenden Arbeit wurde daher besonderes Gewicht darauf gelegt, die von früheren Autoren für die Sippen-Differenzierung als wichtig erachteten diagnostischen Merkmale auf ihre Verwertbarkeit zu überprüfen. Die im Rahmen dieser Arbeit ebenfalls untersuchte Variabilität der Samen wird in einer separaten Publikation behandelt (METZING 1996).



Museum
Biologiezentrum

Abb. 1:
Formenvielfalt bei *Suaeda maritima*: drei unterschiedliche Wuchsformen in einer sandigen Salzwiese auf Juist (23.09.1991) - eine prostrat wachsende Pflanze im Vordergrund, in der Mitte eine „buschige" Wuchsform und dahinter ein Exemplar mit aufsteigendem Wuchs.

2. Methoden

Der Schwerpunkt der diesem Artikel zugrundeliegenden Arbeit (METZING 1993) lag auf der taxonomischen Bearbeitung von *S. maritima* an der deutschen Nordseeküste. Daher wurden Populationen der Art sowohl an den Küsten des Festlandes als auch auf den Inseln aufgesucht (Abb. 2). Ergänzend wurden *Suaeda*-Vorkommen an der Ostsee, an Binnensalzstellen der neuen Bundesländer sowie im mediterranen Bereich (Malta) besucht. Durch das Sichten von Herbarbelegen konnten zudem Pflanzen weiterer Regionen und Fundgebiete in die Untersuchungen einbezogen werden.
Neben Methoden der klassischen Taxonomie (morphologische Untersuchungen) wurden experimentelle (biosystematische sensu STACE 1989) Verfahren angewandt, um die Datenbasis für taxonomische Folgerungen zu erweitern. Dazu gehörten die Kulturversuche, die Chromatographie, die Chromosomenzählungen sowie die ökologischen Untersuchungen. In den Kulturversuchen sollte der Einfluß von Genotypus und Phänotypus auf die Ausprägung bestimmter Merkmale untersucht werden. Der Untersuchung einer möglichen Korrelation morphologischer und biochemischer Merkmalen dienten die Chromatographie-Versuche.
Für die Untersuchungen wurde frisches und getrocknetes oder in Alkohol (70%) konserviertes Pflanzenmaterial verwandt, das in verschiedenen Populationen des Untersuchungsgebietes gesammelt wurde. Belegexemplare befinden sich im Herbar der Abt. Geobotanik & Naturschutz, Institut für Ökologie und Evolutionsbiologie, Universität Bremen. Weitere Herbarbögen wurden aus den Herbarien in Bremen (BREM), Berlin-Dahlem (B) und Brüssel (BR) entliehen; zusätzlich konnten Belege in den Herbarien Utrecht (U) und Hamburg (HBG) eingesehen werden.
Bestimmte Wuchsformen, die in der Natur gefunden wurden, wurden bei den Aufzeichnungen und Notizen mit Arbeitsbezeichnungen belegt. Diese vorläufige Benennung („A-priori"-Klassifikation, ZOPFI 1993a) hatte das Ziel, bestimmte Formen auseinanderzuhalten; wobei sich die Benennung an in der Literatur gebräuchlichen Namen oder auffallenden Merkmalen orientierte (niederliegende Wuchsform ≙ „prostrata", großsamige, aufrechte Formen ≙ „macrocarpa"). Die aufgesuchten Populationen, an denen Pflanzen und/oder Samen gesammelt oder auch nur Aufzeichnungen bzw. Fotos gemacht wurden, wurden zudem einzeln durchnumeriert. Sie werden im folgenden als Aufsammlung bezeichnet. Die Wuchsformen (Morphotypen) wurden durch Beobachtungen und Aufzeichnungen im Feld bzw. anhand von Herbarbelegen erfaßt und beschreibend dargestellt. Ebenso wurde mit den Merkmalen der Blüten und Blätter verfahren, zusätzlich wurden hier auch exemplarisch Größen gemessen.

Tab. 1: Übersicht über Unterscheidung und Benennung infraspezifischer Taxa von *Suaeda maritima* in Monographien, Floren u. a. Arbeiten.

Epitheton / Quelle	*maritima*	*vulgaris*	*prostrata / procumbens*	*macrocarpa*	*flexilis / filiformis / erecta*
LINNAEUS 1753	*Chenopodium maritimum*				
PALLAS 1803	*Suaeda chenopodioides*		*Suaeda prostrata*		
DUMORTIER 1827	*Suaeda maritima*				*Suaeda filifomis*
MOQUIN-TANDON 1840	*Suaeda maritima*	*Suaeda maritima* a. *vulgaris*	*Suaeda prostrata* PALLAS	*Suaeda maritima* d. *macrocarpa*	
NÖLDEKE 1872	*Schoberia maritima* C.A. MEYER	*Schoberia maritima* a. *vulgaris*			*Schoberia maritima* b. *erecta*
FOCKE 1873	*Schoberia maritima* C.A. MEYER		*Schoberia maritima* var. *prostrata*		*Schoberia maritima* var. *gracilis* [=*flexilis*]
BUCHENAU 1874	*Schoberia maritima* C.A. MEYER		*Schoberia maritima* var. *prostrata* FOCKE		*Schoberia maritima* var. *flexilis* FOCKE
GRAEBNER 1913	*Suaeda maritima*	*Suaeda maritima* B. *vulgaris*		*Suaeda maritima* A. *filiformis* b. *macrocarpa*	*Suaeda maritima* A. *filiformis*
BUCHENAU 1936	*Suaeda maritima* DUM.	*Suaeda maritima* var. *vulgaris* MOQ.			*Suaeda maritima* var. *filiformis* ASCHERSON & GRAEBNER
CHAPMAN 1947	*Suaeda maritima* (L.) DUM.	*Suaeda maritima* var. *vulgaris* MOQ.		*Suaeda maritima* var. *macrocarpa* MOQ.	*Suaeda maritima* var. *flexilis* ROUY
CLAPHAM & al. 1952	*Suaeda maritima* (L.) DUM.	*Suaeda maritima* var. *vulgaris* MOQ.		*Suaeda maritima* var. *macrocarpa* MOQ.	*Suaeda maritima* var. *flexilis* ROUY
CHRISTIANSEN 1961	*Suaeda maritima* (L.) DUM.		*Suaeda maritima* var. *prostrata* FOCKE		*Suaeda maritima* fa. *flexilis*
CLAPHAM & al. 1962	*Suaeda maritima* (L.) DUM. var. *maritima*			*Suaeda maritima* var. *macrocarpa* (DESV.) MOQ.	*Suaeda maritima* var. *flexilis* (FOCKE) ROUY
BALL 1964	*Suaeda maritima* (L.) DUM. ssp. *maritima* (incl. *Suaeda prostrata*)				
PETCH & SWANN 1968	*Suaeda maritima* (L.) DUM.		*Suaeda maritima* var. *procumbens* SYME	*Suaeda maritima* var. *macrocarpa* (DESV.) MOQ.	*Suaeda maritima* var. *flexilis* (FOCKE) ROUY
TÜXEN 1974	*Suaeda maritima* ssp.		*Suaeda * prostrata*	*Suaeda macrocarpa*	*Suaeda * flexilis*
GEHU 1976	*Suaeda maritima*	*Suaeda maritima* var. *vulgaris*	*Suaeda maritima* ssp. *macrocarpa* fa. *prostrata*	*Suaeda maritima* var. *macrocarpa*	
AELLEN 1979	*Suaeda maritima* (L.) DUM. ssp. *maritima*		*Suaeda maritima* ssp. *prostrata* (PALLAS) SOÓ	*Suaeda maritima* ssp. *prostrata* var. *macrocarpa* (MOQ.) AELLEN	
JALAS & SUOMINEN 1980	*Suaeda maritima* (L.) DUM.				
OBERDORFER 1983	*Suaeda maritima* (L.) DUM.			(*Suaeda macrocarpa*)	(*Suaeda flexilis*)
AELLEN 1986	*Suaeda maritima* (L.) DUM. ssp. *maritima*		*Suaeda maritima* ssp. *prostrata* (PALLAS) SOÓ	*Suaeda macrocarpa* (DESV.) MOQ.	
PEDROL & CASTROVIEJO 1988	*Suaeda maritima* (L.). DUM.				
GEHU 1989	*Suaeda maritima* s. str.	*Suaeda vulgaris*		*Suaeda macrocarpa*	*Suaeda flexilis*
KUHBIER 1989	*Suaeda maritima* (L.) DUM. var. *maritima*		*Suaeda maritima* var. *prostrata* (PALLAS) SOÓ		*Suaeda maritima* var. *flexilis* FOCKE
VAHLE & PREISING 1990	*Suaeda maritima*		*Suaeda maritima* var. *prostrata*	*Suaeda maritima* var. *macrocarpa*	*Suaeda maritima* var. *flexilis*
GARVE & LETSCHERT 1991	*Suaeda maritima* (L.) DUM. *				
HOBOHM 1991			*Suaeda maritima* ssp. *prostrata*		*Suaeda maritima* ssp. *flexilis* FOCKE

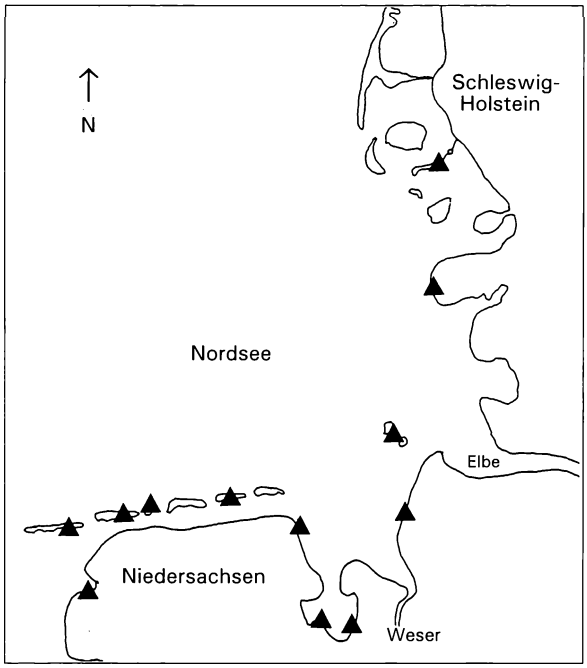


Abb. 2:
Lage der Untersuchungsflächen bzw. Lokalitäten an der deutschen Nordseeküste.

Im Herbst 1991 gesammelte Samen aus mehreren Populationen wurden im April 1992 im Gewächshaus ausgesät. Die Aussaat erfolgte in Pikierschalen auf reinem Sand. Nach 6 Wochen wurde ein Teil der Pflanzen in Töpfe pikiert und in 3 unterschiedlichen Versuchsreihen mit/ohne Salz und Dünger im Gießwasser über die weitere Wachstumsperiode gewässert. Zum Salzen des Wassers wurde Meersalz der Firma Dohse Aquaristik, Bonn verwandt; gedüngt wurde mit einem handelsüblichen Volldünger. Nach dem Pikieren wurden die Töpfe, vor Regen geschützt, ins Freie gestellt.
Die Bestimmung der Chromosomenzahl erfolgte an Quetschpräparaten von Wurzelspitzen frisch gekeimter Samen. Zur Vorbehandlung wurden die Keimlinge 2-3 Stunden in 0,1%iger Colchicin-Lösung (Merck Art. Nr. 2080) gegeben. Die Fixierung erfolgte in Carnoy'schem Gemisch (Ethanol-Eisessig 3:1 Volumenteile), die Färbung in Karminessigsäure (Herstellung nach Braune & al. 1982, Reg. 64).
In den chromatographischen Versuchen wurden Pflanzenextrakte von *S. maritima* auf phenolische Inhaltsstoffe hin untersucht. Für die vorliegende Arbeit wurde ausschließlich qualitativ gearbeitet, da die aus zwei-dimensionalen Chromatogrammen erhaltenen Daten direkt zur Lösung taxonomischer Fragen herangezogen werden können (Harborne 1975). Eine genauere oder quantitative Analyse und Identifikation mittels Einsatz von Marker-Substanzen oder Spektralanalysen hätte den Rahmen der Arbeit (Metzing 1993) überstiegen. Auf eine Identifikation der Flavonoide durch ihre R_F-Werte wurde aufgrund der ungenügenden Sicherheit verzichtet (cf. Hänsel 1959). Die biochemische Charakterisierung durch die Trennung der Flavonoide erfolgte mit der Methode der zweidimensionalen Dünnschicht-Chromatographie (cf. Harborne 1973, Schopfer 1989), verwendet wurden Dünnschichtplatten der Fa. Merck (Art. Nr. 5552); als Laufmittel dienten 1. Butanol-Eisessig-Wasser (4:1:5) und 2. Essigsäure (15%).
Die Nomenklatur der heimischen Pflanzenarten richtet sich nach Garve & Letschert (1991), die der Pflanzengesellschaften nach Pott (1992).

3. Darstellung und Besprechung der Ergebnisse

3.1. Nomenklatur und Untersuchung wichtiger Herbarbelege

Bei den ca. 300 Herbarbögen war nur ein geringer Teil der Belege mit infraspezifischen Namen beschriftet, der größte Teil war nur als *S. maritima* (bzw. *Schoberia maritima* oder *Chenopodium maritimum*) benannt. Weiterhin fanden sich unter den von späteren Revisoren zu infraspezifischen Taxa zugeordneten Belegen sehr unterschiedliche Wuchsformen. Beides veranschaulicht die Unsicherheiten in der infraspezifischen Zuordnung und die Unklarheiten in der Bestimmungsliteratur. Es konnte Typusmaterial mehrerer infraspezifischer Namen untersucht werden (cf. Kap. 4.5.).

Zwei von FOCKE (1873) beschriebene Varietäten waren bisher nicht typisiert, da FOCKE keinen Typus angab; die Typisierung soll daher an dieser Stelle erfolgen. Die Beschreibungen von *Schoberia maritima* var. *prostrata* FOCKE und *Schoberia maritima* var. *flexilis* FOCKE erschienen im Frühjahr 1873. Von *Schoberia* (bzw. *Suaeda*) *maritima* var. *prostrata* befinden sich mehrere Belege, die von FOCKE selbst gesammelt worden sind, im Herbarium des Überseemsueums (BREM). Keiner von diesen kann als Isotypus anerkannt werden, da sie erst nach der Publikation des Namens (FOCKE 1873) gesammelt wurden. Von den vier in BREM vorhandenen Belegen bietet sich das 1906 auf Wangeroge an der Blauen Balje gesammelte Exemplar an, da es eine vollständige Pflanze mit den von FOCKE (1873) genannten Merkmalen der niedergestreckten Äste und verbreiterten Blätter zeigt (Abb. 3). Dieser Beleg wird daher hier als Neotypus bestimmt (cf. Art. 9.9 ICBN, GREUTER & al. 1994).
Auch für *Schoberia maritima* var. *flexilis* wird eine Neotypisierung erforderlich; von den zwei in Bremen vorhandenen Bögen wird die Aufsammlung von 1911 gewählt. Da sich drei Exemplare auf dem Bogen befinden, wird das mittlere hier als Neotypus bestimmt (cf. Art. 8.1 und 9.9 ICBN).

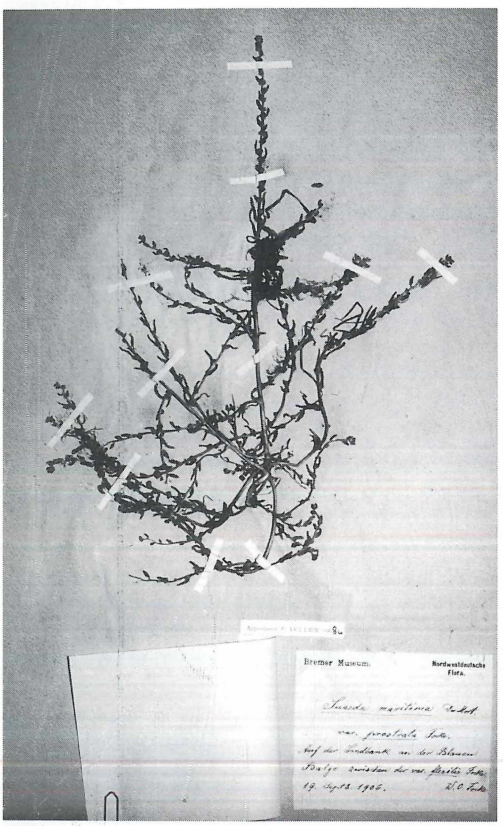


Abb. 3:
Neotypus von *Schoberia maritima* var. *prostrata* FOCKE (BREM).

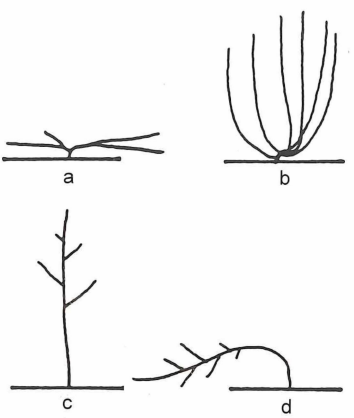


Abb. 4:
Wuchsformen bei *Suaeda maritima*. Grundtypen mit unterschiedlicher Orientierung der Hauptäste: a) prostrat, b) aufstrebend, c) aufrecht, d) absteigend, sekundär niederliegend.

3.2. Morphologie

Bei den Untersuchungen im Freiland und im Herbar konnte sehr schnell eine Anzahl unterschiedlicher Formen festgestellt werden, die in Wuchsform, Blattmerkmalen und Samengrößen variierten. Je nachdem, welche Merkmale als besonders wichtig erachtet werden, lassen sich verschiedene Morphotypen - Gruppen morphologisch ähnlicher Pflanzen - erkennen. Die in diesem Sinn „typischen" Exemplare sind leicht zu erkennen, jedoch lassen sich auch immer wieder Formen finden, die Übergänge darstellen und somit weder dem einen noch dem anderen Typ zuzuordnen sind. Im Rahmen der praktischen Arbeiten wurden mehrere auffallende Formen unterschieden und für die weiteren Untersuchungen ausgewählt.

Wuchsformen: Wie oben beschrieben, ist *S. maritima* in verschiedenen Wuchsformen zu finden, die häufig auch innerhalb einer Population variieren können. Alle Wuchsformen folgen dem gleichen Bauplan: dem Hauptsproß entspringen wechselständig Seitenäste, denen selbst wieder Äste zweiter Ordnung entspringen können. Die untersten Äste sind zumeist am längsten, nach oben hin werden sie kürzer. Die Variabilität der Wuchsformen beruht auf Unterschieden in der Wuchshöhe, der Art der Verzweigung sowie der Ausrichtung von Haupt- und Seitenästen. Es können folgende Grundformen unterschieden werden (Abb. 4):

a) Die „prostrate" Wuchsform wächst dem Boden nahezu angepreßt, die Äste sind niederliegend; Haupt- und Seitenäste wachsen horizontal. Die untersten Seitenäste sind gegensätzlich zum Hauptsproß orientiert, während die dazwischen liegenden Äste je nach Lage in der Orientierung zwischen den beiden Extremen vermitteln. Dadurch ist

Abb. 5: Sproßspitzen einer prostraten *Suaeda maritima*-Form mit verdickten Blättern (Aufsammlung Nr. 26, Spiekeroog, 07.09.1992)

Abb. 6: Bestand völlig prostrater und prostrat-buschiger Exemplare von *S. maritima* (aus dem *Suadetum prostratae* sensu Hobohm & Pott 1992), Aufsammlung Nr. 37, Norderney, 30.09.1992.

der Umriß der Pflanze in der Aufsicht oft keilförmig oder auch mehr oder weniger rund. Niederliegende Formen, die im Herbst deutlich dicke Blätter entwickeln, entsprechen der *Suaeda maritima* var. *prostrata* (FOCKE) FOCKE (cf. Abb. 5, sowie Abbildungen typischer Pflanzen bei JANTZEN 1987: 95, WESTHOFF & OOSTEN 1991: 177, HOBOHM & POTT 1992: 124). Zusammen mit dieser Form kommt an manchen Wuchsorten eine Übergangsform zur „aufsteigenden" Form vor, die sich durch einen flachen Wuchs bei dichter Verzweigung auszeichnet, die Blätter werden nicht so dick (≙ Arbeitsbezeichnung „prostrata buschig"; cf. Abb. 6). Nach FOCKE gehört diese Form auch noch zu *S. maritima* var. *prostrata* (cf. Herbarbelege in BREM).

b) In der „aufsteigenden" Form sind die Äste zunächst dem Boden anliegend und orientieren sich dann aufwärts. Die dichtstehenden Seitenäste sind oft nur durch den Ansatz am Hauptast von diesem zu unterscheiden, die weitere Verzweigung ist identisch, so daß die Pflanze mehrtriebig erscheint (cf. Abb. 1, hinten).

c) Die Hauptäste der „aufrechten" Wuchsformen sind vertikal orientiert, die Seitenäste können dem Hauptsproß zugeneigt oder auch mehr oder weniger senkrecht abstehend sein (oder auch völlig fehlen). Der Hauptast trägt zumeist weitere Seitenäste, die selbst wiederum verzweigt sein können, so daß die Pflanze einen buschigen Eindruck macht. Die Variabilität von Verzweigung, Blattmerkmalen und Herbstfärbung kann sehr groß sein. Verschiedene Bearbeiter der in den Herbarien vorhandenen Belege ordneten den Namen *Suaeda maritima* var. *flexilis* (FOCKE) FOCKE sowohl den aufsteigenden als auch den aufrechten Formen zu.

d) Die „aufrechte" Wuchsform kann sekundär auch wieder niederliegend werden: zum Ende der Vegetationsperiode beugen sich diese Pflanzen unter ihrem Gewicht und legen sich nieder. Diese Wuchsform kann äquivalent zu den „aufsteigenden" Formen auch als „absteigend" bezeichnet werden. Beschleunigt wird das Niederlegen der Pflanzen durch starke Winde oder frühe Überflutungen im Herbst; es ist besonders typisch für die mastigen Formen, wie sie durch die großsamigen Soden [*Suaeda maritima* var. *macrocarpa* (DESV.) MOQ.] repräsentiert werden.

Zusammenhänge bestehen zwischen der Wuchsform einer Pflanze und der Struktur der umgebenden Vegetation. Prostrate Pflanzen sind nur auf offenen Flächen zu finden, auf denen sie nicht mit anderen Pflanzen um das Licht konkurrieren müssen. In dichterer Vegetation, wie sie etwa als unbeweideter Andelrasen oder auch dichter Reinbestand von *S. maritima* auftritt, werden prostrate Pflanzen schnell von den umgebenden Pflanzen unterdrückt. Jedoch ist das Licht nicht der alleinige Faktor für die Ausbildung einer prostraten oder aufrechten Wuchsform: in manchen (offeneren) Flächen finden sich gemischte Bestände beider Formen.

Sukkulenz: Von verschiedenen Autoren wird vielfach die Sukkulenz von *S. maritima* erwähnt (z.B. WENDELBERGER 1950, JACOBSEN 1970, HOPKINS 1975, BASSETT & CROMPTON 1978, KUHBIER 1989). Der Begriff der Sukkulenz muß jedoch differenziert betrachtet werden, da er unterschiedliche Phänomene beschreibt:

a) Die ursprüngliche Bedeutung des Begriffes „Sukkulenz" bezieht sich auf den hohen Feuchtigkeitsgehalt des Pflanzengewebes [succus (lat.) = Saft]. Die Eigenschaft des hohen Wassergehaltes oder Weichheit des Gewebes wurde ursprünglich pflanzlichen Organen zugeschrieben, deren Ausdehnung in den drei Dimensionen (Länge-Breite-Höhe) relativ gering voneinander abwichen (dicke Blätter u.a.). Als Sukkulenzgrad kann so das Flächengewicht (KREEB 1974b) oder das Verhältnis von Sättigungswassergehalt und Oberfläche beschrieben werden (SCHAEFER & TISCHLER 1983). Der Begriff Sukkulenz ist aber auch rein geometrisch-morphologisch zu fassen, indem er lediglich ein Verhältnis von Volumen zu Oberfläche beschreibt (SCHMUCKER 1936).

b) Der Sukkulenz-Begriff wird heute im allgemeinen als Beschreibung einer ökophysiologischen Funktion aufgefaßt: er beschreibt die Speicherung (wieder verfügbaren!) Wassers als Sicherung des Wasserhaushaltes in Trockenzeiten, die Sukkulenz ist also eine Schutzvorrichtung (DENFFER 1978, WILLERT & al. 1992).

Bei den Halophyten hingegen ist die Erhöhung des Sukkulenzgrades eine direkte morphologische Auswirkung der aufgenommenen Chlor-Ionen und wird als Halo-Sukkulenz bezeichnet (KREEB 1974a, WALTER & BRECKLE 1991). Ökophysiologisch ist *S. maritima* somit als Halo-Sukkulente zu bezeichnen, deren fleischige Blätter als form-sukkulent beschrieben werden können.

Blätter: Die Form und Anordnung der Blätter bestimmt den habituellen Eindruck der Pflanzen wesentlich mit. Im vegetativen Stadium bildet *S. maritima* die größten Blätter aus, nach eigenen Messungen betrug die maximale Länge 6 cm. Während der für die Untersuchung der verschiedenen *S. maritima*-Formen interessanten Zeit - Ende September bis Anfang November - sind die untersten (und längsten) Blätter zumeist schon eingetrocknet und abgefallen. An den blütentragenden Ästen sind die Blätter deutlich kürzer und werden zur Triebspitze hin graduell weiter verkürzt. Bei manchen Formen sind die Blätter im oberen Teil des blütentragenden Astes fast völlig reduziert, so daß der Trieb ein „knotiges" Aussehen bekommt (Abb. 7).

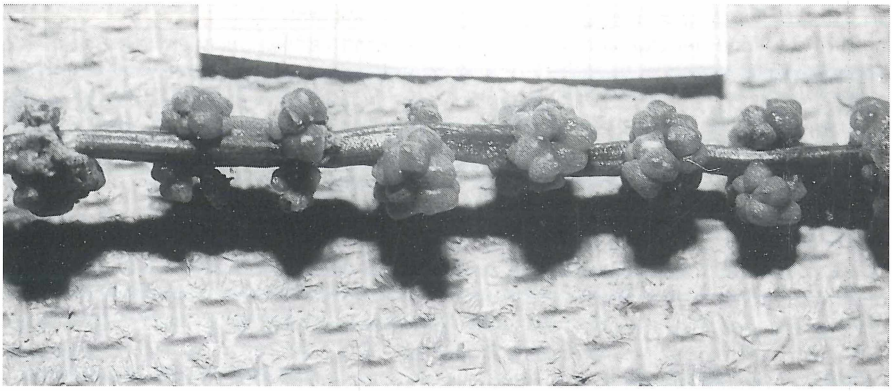


Abb. 7: Blüten tragender Sproß von *Suaeda maritima* mit reduzierter Blattausbildung (Aufsammlung Nr. 24, Spiekeroog, 07.09.1992)

Die Form der Blätter, die durch den Grad der (Halo-)Sukkulenz bestimmt wird, ist ebenfalls sehr variabel. Ein Extrem bilden die Blätter der *S. maritima* var. *prostata*, die stark verdickt, oberseits zum Teil konvex und zur Mitte hin verbreitert sind (Abb. 5). Zum Triebende werden auch sie kürzer, bis sie eine fast dreieckige Form bekommen. Das andere Extrem bilden die Blätter der „flexilis"-Formen (sensu Focke, cf. Abbildungen in Hoboohm & Pott 1992: 125), die dünn linealisch und oberseits manchmal konkav sind. Zwischen diesen Extremen sind in der Natur alle Übergänge zu finden. Auch an einer Pflanze kann der Grad der (Halo-)Sukkulenz unterschiedlich sein, wobei z.B. bei „prostraten" Pflanzen an exponierten Ästen die Blätter besonders sukkulent sein können, während sie in etwas geschützterer Lage (etwa aufgrund der Beschattung durch andere Pflanzenteile oder Sandüberdeckung) weniger „sukkulent" ausgebildet sind. Parallel dazu verlaufen oftmals auch die Alterungsprozesse der Blätter unterschiedlich schnell. Während des Alterns tendieren die Blätter (aufgrund der Salzaufnahme) dazu, „sukkulenter" zu werden und sich rötlich zu verfärben, bis sie schließlich absterben. An exponierten Ästen verläuft diese Entwicklung aufgrund höherer Transpiration oftmals schneller; während im Innern einer buschig gewachsenen Pflanze noch vitale grüne Blätter vorhanden sein können, kann der größte Teil der exponierten Blätter bereits abgestorben sein. Auch bei Sandbedeckung der *S. maritima* var. *prostrata*-Formen finden sich an den unter dem Sand verborgenen Äste manchmal noch grüne Blätter, während der Rest der Pflanze bereits rot oder schwarz verfärbt ist.

Die Blätter können im Extrem dem Ast eng anliegen oder aber senkrecht abstehen. Auch hier gibt es wieder Übergänge (Abb. 8) zwischen den extremen Ausprägungen. Die Orientierung des Blattes wird aber auch durch die Größe der Blüten- bzw. Fruchtknäuel bestimmt; ist dieses Knäuel sehr voluminös, wird das Blatt vom Ast weggedrückt.

Die Tepalen (als abgewandelte Blätter) folgen in ihrem Dickenwachstum dem Verhalten der Laubblätter. Bei Pflanzen mit dünnen linealischen Laubblättern sind die Tepalen

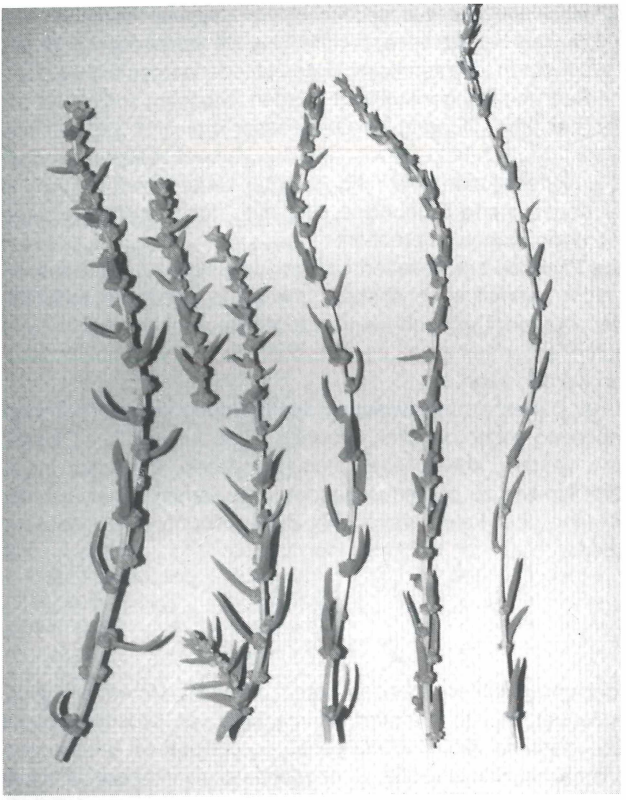


Abb. 8:
Sproßspitzen von *S. maritima* mit unterschiedlicher Blattorientierung (Aufsammlung Nr. 27, Schillig, 17.09.1992).

ebenfalls zart ausgebildet und kielförmig gehöckert; sind die Laubblätter verdickt, so schwellen auch die Tepalen an und die Fruchtknäuel werden größer.

Beschreibung der kultivierten Pflanzen: Für die Aussaat wurden Samen verschiedener Morphotypen ausgewählt, von denen folgende erfolgreich kultiviert und ausgewertet werden konnten: Aufsammlung Nr. 11, Schweiburg (mastige aufrecht wachsende Form, Samen ca. 2 mm („macrocarpa"); Nr. 14a, Norderney, prostrat wachsende Pflanze mit deutlicher Halosukkulenz („prostrata"), und Nr. 14b, Norderney, flachwachsende buschige Form („prostrata-buschig").
Die Nachzuchten der Nr. 11 erreichten Wuchshöhen von bis zu 25 cm, der Großteil der Pflanzen hatte eine Höhe von etwa 15 cm. Die kultivierten Pflanzen dieser Gruppe verzweigten sich zum Teil vom Grunde an, während andere keine Äste entwickelten. Bei Pflanzen, die nicht aus der Aussaatschale pikiert wurden und in der Schale dicht zusammen standen, verkümmerten die am Grunde entspringenden Seitentriebe schnell und wurden nicht weiter gefördert bzw. starben ab. Die Blätter waren schmal linealisch und standen vom Stengel ab. Die Blütenzahl betrug 1 - 5 pro Blattknoten.
Nachzuchten der Pflanzen, die mit der Arbeitsbezeichnung „prostrata" und „prostrata-buschig" (Aufsammlung Nr. 14 a, b) versehen worden waren, wuchsen in der Kultur auch bei weiten Pflanzabständen nicht niederliegend. Sie erreichten Wuchshöhen von bis zu 20 cm, wobei die meisten Pflanzen Wuchshöhen von etwa 15 cm erzielten. Die Verzweigung erfolgte vom Grunde beginnend; bei dichtem Stand wurden auch hier keine unteren Äste ausgebildet bzw. diese verkümmerten in einem frühen Stadium. Die Blütenzahl betrug ebenfalls 1 - 5 Blüten pro Blattknoten.
Im Vergleich zu den Nachzuchten der Aufsammlung Nr. 14 a, b entwickelten sich bei den Nachzuchten der Aufsammlung Nr. 11 zwar die größten Pflanzen, die durchschnittliche Wuchshöhe war aber etwa gleich. Bei den Pflanzen der Nr. 14 a, b entwickelten einige kleinbleibende Pflanzen etwas dickere Blätter, während andere der

gleichen Gruppe gleiche Blattformen wie die der Nr.-11-Nachzuchten besaßen. Im Herbst verfärbten sich die Pflanzen der Nr. 14 a, b früher ins Rötliche, die der Nr. 11 blieben länger grün. In der Wuchsform konnten keine Unterschiede festgestellt werden. Die Versuchssätze, die ohne Salz und Dünger kultiviert wurden, wuchsen schlechter als die Pflanzen, die Salz (mit oder ohne Dünger) im Gießwasser erhielten; die Ausfälle während der Kulturdauer waren deutlich höher. Zwischen den Versuchssätzen, die Salz und Dünger bzw. nur Salz erhielten, konnte kein signifikanter Unterschied im Wuchs festgestellt werden. Besser abgesicherte Ergebnisse sind evtl. durch umfangreichere Kulturansätze mit definierten Düngegaben zu erhalten.
Die in der Kultur gezogenen Pflanzen entwickelten sich im Vergleich zu den Pflanzen am natürlichen Wuchsort nicht optimal; Wuchshöhen, wie sie in der Natur auftreten können, konnten nicht erzielt werden. Dennoch kam es zu einem reichem Blüten- und Fruchtansatz bei einem vitalen Gesamteindruck der Pflanzen, so daß von einem Kümmerwuchs nicht gesprochen werden kann.
Unterschiede im Zeitpunkt der Blütenbildung zwischen den Gruppen konnten nicht registriert werden, die Blütenbildung setzte bei allen Gruppen Ende Juli ein. Aus Samen, die erst Mitte Juni ausgesät wurden, entwickelten sich Pflänzchen, die schon nach Ausbildung von zwei bis drei Nodien zu blühen begannen und Samen ansetzten; die Pflanzen entwickelten sich dann aber kaum weiter. Die Blütenbildung wird also wohl durch die Tageslänge induziert.

3.3. Karyologie

Die Chromosomenzahlen der untersuchten Pflanzen betrug 2n = 36. Untersucht wurden Pflanzen der Aufsammlungen Nr. 35 (Baltrum, *S. maritima* var. *prostrata* sensu Focke), Nr. 37 (Norderney, *S. maritima* var. *prostrata* sensu Focke) und Nr. 48 (Schillig, zwei Morphotypen unterschiedlicher Samengröße, *S. maritima* var. *flexilis* sensu Focke). Die Zählungen bestätigen die Ergebnisse früherer Arbeiten, in denen für *S. maritima* der europäischen Küsten ebenfalls eine Chromosomenzahl von 2n = 36 ermittelt wurde (Wulff 1936, 1937; Pedrol & Castroviejo 1988; Tomsovic in litt.; siehe auch Tischler 1950; Moore 1970, 1971, 1974; Goldblatt & al. 1981). Ein Vorkommen von tetraploiden und diploiden Sippen wie bei *Salicornia* (König 1939) kann für *S. maritima* im norddeutschen Raum nicht bestätigt werden.
Bei *Suaeda prostrata* Pallas [syn. *Suaeda maritima* ssp. *prostrata* (Pallas) Soó] handelt es sich um eine diploide Sippe mit 2n = 18 (Zeybek & al. 1977, Tomsovic in litt., Tomsovic 1990, Al-Turki 1992), während *S. maritima* (incl. *S. maritima* var. *prostrata* sensu Focke) tetraploid ist. Im Sinne des biologischen Artkonzeptes (cf. Grant 1979) handelt es sich um zwei voneinander getrennte Arten, die reproduktiv voneinander isoliert sind.

3.4. Chromatographie

Die chromatographischen Analysen zeigten für die einzelnen Proben unterschiedliche Verteilungsmuster der Flavonoide.; diese sind für die einzelnen Proben in Tab. 2 dargestellt. Die Flavonoide lassen sich aufgrund ihrer optischen Eigenschaften (bei Tageslicht, UV-Licht und Besprühen mit NH_3) und Position im Chromatogramm als Vertreter der Flavone, Flavonole bzw. deren Glycoside identifizieren (cf. Harborne 1973, Harborne & Williams 1975, Markham 1989). Im Chromatogramm (Abb. 9) ist die Position aller bei den Untersuchungen gefundenen Flavonoide dargestellt. Bei den Flavonoiden Nr. 1 und 2 handelt es sich entsprechend Harborne (1973) um Flavon-7-Glycoside; auch die Flavonoide 4, 7 und 8 können zu dieser Gruppe gehören. Bei den übrigen Flavonoiden wird es sich um andere Flavon-Glycoside oder Flavonol-Glycoside handeln.
Die Flavonoide Nr. 1 und 2 erscheinen in allen Chromatogrammen. Keines der Flavonoide ist ausschließlich nur bei einem Morphotyp zu finden. So ist das bei den prostraten Formen durchweg vertretene Flavonoid Nr. 8 auch bei anderen, aufrecht wachsenden Formen zu finden. Eine Ausnahme bilden die nur einmal bzw. zweimal gefundenen Flavonoide Nr. 11 und 12; zur Beurteilung ihrer Spezifizität müßten jedoch Chromatographien umfangreicherer Probensätze durchgeführt werden. Bestimmte Kombinatio-

Tab. 2: Vorkommen der mittels Dünnschichtchromatographie festgestellten Flavonoidkombinationen in Proben verschiedener Aufsammlungen von *S. maritima*.

Pflanzenmaterial		Flavonoid-Nummer											
Aufsammlung/Fundort	Wuchsform	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
5-6 Juist	prostrat [1]	•	•	•	•	•	•	•			•	•	
26-2 Spiekeroog	prostrat [1]	•	•	•	•	•	•	•		•			
37b-1 Norderney	aufrecht	•	•	•	•	•	•	•					
31-2 St. Peter-Ording	aufrecht	•	•	•	•	•	•	•	•				
36-1 Cappel-Neufeld	aufrecht	•	•	•	•	•	•		•	•			
40-2 Leybucht	aufrecht	•	•	•	•	•	•		•		•		
40-1 Leybucht	aufrecht	•	•	•	•	•	•		•				
37b-2 Norderney	aufrecht	•	•	•	•	•	•			•			
27-1 Schillig	aufrecht	•	•	•	•	•	•			•			•
36-2 Cappel-Neufeld	aufrecht	•	•	•	•	•	•			•			
24-2 Spiekeroog	aufrecht	•	•	•	•	•	•						
38-1 Norderney	aufrecht	•	•	•	•	•	•						
38-2 Norderney	aufrecht	•	•	•	•	•	•						
37b-3 Norderney	aufrecht (grün) [2]	•	•	•	•	•	•						
37b-4 Norderney	aufrecht (geflammt) [2]	•	•	•	•	•	•						
31-2 St. Peter-Ording	aufrecht	•	•	•	•	•	•						
33 St. Peter-Ording	aufrecht	•	•	•	•	•	•						
44-1 Sülldorf	prostrat	•	•	•	•	•	•						
48-4 Schillig	aufrecht	•	•	•	•	•	•						•
27-2 Schillig	aufrecht	•	•	•	•	•	•						
41 Leybucht	aufrecht [4]	•	•	•	•	•	•						
5-5 Juist	prostrat [1]	•	•	•	•	•		•					
5-4 Juist	prostrat [1]	•	•	•	•	•		•					
37a-2 Norderney	prostrat [1]	•	•	•	•	•		•					
35-2 Baltrum	prostrat [1]	•	•	•	•	•		•					
37b-4 Norderney	aufrecht (schwarz) [2]	•	•	•	•	•		•					
44-2 Sülldorf	aufrecht	•	•	•	•	•							
48-1 Schillig	aufrecht (strohig) [2]	•	•	•	•								
48-2 Schillig	aufrecht (grün) [2]	•	•	•	•								
48-3 Schillig	aufrecht (schwarz) [2]	•	•	•	•								
42 Jadebusen	aufrecht	•	•	•	•		•		•				
26-1 Spiekeroog	aufrecht [3]	•	•		•	•		•					
37a-3 Norderney	aufrecht	•	•		•			•					
45 Artern	aufrecht	•	•			•	•						
Suaeda vera [5]		•	•		•					•			

[1] = entspricht *S. maritima* var. *prostrata* sensu FOCKE, [2] = Sproß- bzw. Blattfärbung zum Zeitpunkt der Aufsammlung, [3] = Form mit Sproßmorphologie wie *S. maritima* var. *prostrata* sensu FOCKE, jedoch aufrecht wachsend, [4] = entspricht *Suaeda maritima* var. *macrocarpa* sensu AELLEN, [5] = *Suaeda vera*, Ibiza, nördlich des Hafens bei Talamanca, leg. H. Kuhbier & G. Fischer Nr. 1389, 5.11.1971 (BREM).

nen von Flavonoiden wurden innerhalb einer Population mehrmals gefunden. Jedoch sind die Muster innerhalb einer Population nicht immer identisch; es können in einer Population sehr unterschiedliche Flavonoidkombinationen auftreten. Andere Flavonoidkombinationen tauchen in verschiedenen Populationen auf. Ein sehr häufiges Muster wird durch die Flavonoidkombination 1-2-3-4-5-6 repräsentiert: dieses Muster, das durch die Kombination der häufigen Flavonoide Nr. 1-6 entsteht, wurde in 10 verschiedenen Chromatogrammen gefunden. Dabei handelt es sich um Proben aus Populationen sehr unterschiedlicher Fund- und Standorte (Sandsalzwiesen der Inseln, Salzwiesen auf Schlickboden, Binnensalzstelle), die zugleich unterschiedliche Morphotypen repräsentieren. Zusammenfassend ist hervorzuheben, daß die gefundenen Flavonoidkombinationen nicht mit morphologischen Merkmalskomplexen korrelieren.

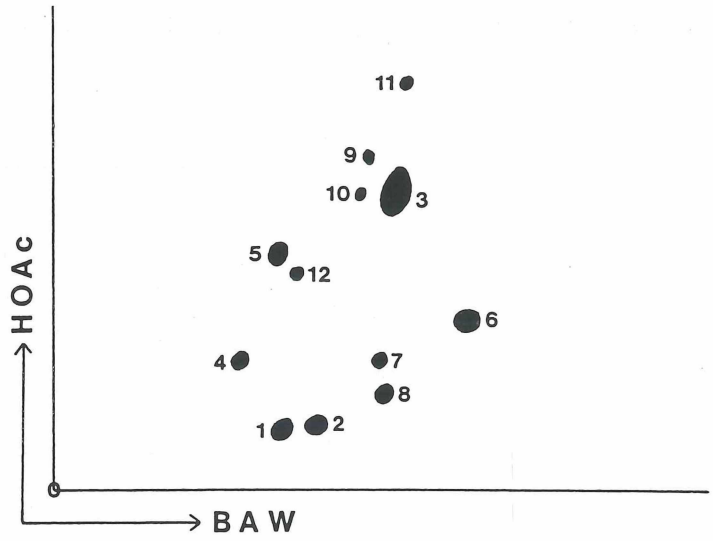


Abb. 9: Position und Numerierung aller gefunden Flavonoide in Dünnschichtchromatogrammen der Extrakte von *S. maritima*. BAW = Butanol-Eisessig-Wasser 4:1:5, HOAc = Essigsäure-H_2O 15:85. 0 = Startpunkt.

4. Diskussion

4.1. Beeinflussung der Morphologie durch Umwelteinfüsse

Die Beobachtung, daß die prostrate oder aufrechte Wuchsform eine adaptive Reaktion der Pflanze auf die Lichtintensität ist, wird auch durch zahlreiche Untersuchungen an verschiedenen Chenopodiaceen bestätigt (Turesson 1919, 1922, Ellison 1987, Ellison & Niklas 1988, Garve 1982). *S. maritima* zeigt ein geringes Wachstum, wenn sie durch andere Arten beschattet wird (Chapman 1947). Die Anzahl überlebender Pflanzen von *S. maritima* ist negativ mit der Höhe der Vegetation korreliert (Bakker & de Vries 1992). Auf die Lichtkonkurrenz in dichter Vegetation kann *S. maritima* daher entweder mit Mortalität oder entsprechend starkem Wachstum reagieren; kleinwüchsige oder prostrate Formen werden in solchen Flächen ausselektiert. Dies erklärt das Fehlen prostrater Formen von *S. maritima* in Flächen mit dichter Vegetation.
Auch edaphische Faktoren wie Substrat, Salinität und verfügbare Nährstoffe wirken auf den Habitus von Pflanzen ein. Nach Hobohm & Pott (1992) ist „*Suaeda prostrata* Focke" (sic!) an sandige Substrate gebunden, auch Chapman (1976) berichtet über das Vorkommen prostrater Formen von *Suaeda maritima* var. *macrocarpa* und *Salicornia* spp. auf sandigen Flächen. *Suaeda calceoliformis* (Hook.) Moq. entwickelt bei hoher Salinität kleine, einstengelige oder prostrate Pflanzen, während an Standorten mit geringer Salinität große, aufrechte oder bogig aufsteigende Formen entstehen (Ungar & Capilupo 1968). Youngman & Heckathorn (1992) erklären die unterschiedlichen Wuchsformen mit unterschiedlicher Festigkeit des Pflanzengewebes aufgrund des salinitätsbeeinflußten Turgordruckes; stellen aber abweichend von Ungar & Capilupo (l.c.) zusätzlich auch eine genetische Determination der Wuchsform fest. Das Nährstoffangebot beinflußt die Wuchsform dieser Art ebenfalls (Williams & Ungar 1972). Prostrate Formen von *Salicornia brachystachya* (= *Salicornia europaea* L.)[1] entwickeln sich vor allem unter Stickstoffmangel, der häufig mit hohem Salzgehalt korreliert ist. Durch Be-

[1] Die Taxonomie der an Deutschlands Küsten vorkommenden *Salicornia*-Arten wurde kürzlich von Dahmen (1989, 1991) bearbeitet. Er erkennt zwei Arten an (der Status einer weiteren, als neu bezeichneten, Sippe ist noch unklar), von denen die eine diploid und die andere tetraploid ist. Die Nomenklatur blieb jedoch bisher weitgehend ungeklärt. Die korrekte Benennung entsprechend den Nomenklaturregeln muß, abweichend von Garve & Letschert (1991), lauten: *Salicornia europaea* L. (2n = 18), syn: *S. brachystachya*, *S. ramosissima* (cf. Piirainen 1991) und *Salicornia procumbens* Smith (2n = 36), syn: *S. dolichostachya*, *S. stricta*.

sprühen mit Harnstofflösungen können die Pflanzen zu aufrechtem Wuchs angeregt werden, eine bereits beginnende Rotfärbung der Sprosse kann wieder durch erneute Chlorophyllbildung umschlagen (HOFFMANN & SACHERT 1967). Auch die Rotfärbung der Pflanzen von *S. maritima* kann mit dem verfügbaren Stickstoff in Zusammenhang gebracht werden (WAISEL 1972). Schon FOCKE (1873) berichtete, daß Pflanzen, die an *Mytilus*-Haufen stehen (hier können durch Abbau organischer Substanz Nährstoffe in den Boden gelangen), länger grün bleiben.
Die Formenvielfalt von *S. maritima* läßt sich damit zu einem großen Teil als phänotypische Ausprägung (Modifikation) interpretieren. Große mastige Pflanzen sind auf den nährstoffreichen Schlickböden zu finden, die größten Formen (*S. maritima* var. *macrocarpa*) wachsen in Bereichen mit hoher Sedimentation und daher auch hoher Nährstoffzufuhr (z.B. Leybucht). Zeitliche Unterschiede im Einsetzen der Herbstfärbung können durch unterschiedlich optimale Wuchsbedingungen erklärt werden: bei Stickstoffmangel oder zu hoher Salzanreicherung in der Pflanze werden die Stoffwechselfunktionen beeinträchtigt, und die Pflanze stirbt früher ab. Die zeitlich unterschiedlich einsetzende Färbung der einzelnen Individuen könnte aber auch durch Altersdifferenzen aufgrund unterschiedlicher Keimungszeitpunkte erklärt werden. Die Reaktion einer Pflanze auf abiotische Faktoren kann auch vom Entwicklungsstadium abhängig sein; Jungpflanzen reagieren beispielsweise empfindlicher auf Salz als ältere Pflanzen (ALBERT 1982). Daher mögen auftretende abiotische Extreme (Trockenheit, starke Niederschläge, Schwankungen von Temperatur und Salzgehalt), die die Pflanzen in unterschiedlichen Entwicklungsstadien treffen, eine altersbedingte Ungleichheit evtl. noch verstärken.
Das Wachstum, wichtige Komponente für die Ausbildung des Pflanzenkörpers und damit der Wuchsform, ist ebenfalls durch Salinität beeinflußbar. Optimale Wuchsraten sind bei Salzgehalten zu erzielen, die brackischen Bereichen entsprechen (CHAPMAN 1960, BOUCAUD & UNGAR 1976, YEO & FLOWERS 1980). Eine weitere Rolle mögen unterschiedliche Keimungszeitpunkte verschiedener Individuen beim Wachstum spielen; schon geringe Altersunterschiede können zu Größenunterschieden führen, die über die gesamte Lebensdauer erhalten bleiben (cf. MAHN & UDWAL 1991).
Jedoch sind die Wuchsformen von *S. maritima* nicht nur umweltbedingt, sondern müssen in einem gewissen Grad auch genetisch determiniert sein. Anders ließe sich das vermischte Vorkommen verschiedener Wuchsformen in einer Fläche mit einer äußerlich ± homogenen Bodenbeschaffenheit nicht erklären (cf. Abb. 1).
Auch Blattform und -sukkulenz von *S. maritima* werden vermutlich durch Umweltfaktoren beeinflußt. Kulturversuche mit *Suaeda monoica* SCHIMP. ex BOIS zeigten, daß die Sukkulenz der Blätter bei Kultur in NaCl-haltigem Substrat im Vergleich zu salzfreiem Medium deutlich zunahm (WAISEL 1972). BOUCAUD & UNGAR (1976) wiesen das gleiche Verhalten für *S. maritima* var. *macrocarpa* nach. YEO & FLOWERS (1980) erzielten bei Kultur von *S. maritima* im salzhaltigem Medium erhöhte Trocken- und Frischgewichte der Blätter; die Blattanzahl war geringer als bei den ohne Salz kultivierten Pflanzen. Somit kann die Sukkulenz der Blätter, wie sie bei dem „prostrata"-Morphotyp von *S. maritima* in extremer Form auftritt, entweder als Folge hoher Salzgehalte im Boden oder höherer Salzaufnahme aufgrund verstärkter Transpiration gedeutet werden. Es gibt zahlreiche Untersuchungen über den Salzgehalt von Salzwiesen, in denen *S. maritima* vorkommt (cf. SCHERFOSE 1990), jedoch fehlen bisher Angaben über die Standorte der Populationen von *S. maritima* var. *prostrata*, wie sie durch das von HOBOHM & POTT (1992) vorgestellte *Suaedetum prostratae* GEHU 1975 repräsentiert werden (cf. Abb. 6). Die Böden sind hier sandig, was im Vergleich zu tonreicheren Böden bei Austrocknung zu einer schnelleren Salzanreichung in der oberen Bodenschicht führen kann, andererseits ist auch die Salz-Auswaschung durch Niederschläge stärker. Nur Untersuchungen, die den schwankenden Salzgehalt im Boden dieser Standorte während der gesamten Vegetationsperiode (und der verschiedenen Lebensphasen der *Suaeda*-Pflanzen) bestimmen, können der Klärung dieses Problems dienen.

4.2. Korrelation der Merkmalskomplexe

Bei Untersuchungen eng verwandter *Chenopodium*-Taxa zeigte die Chromatographie der Flavonoide eine enge Korrelation mit morphologischen und biochemischen Merkmalen und konnte zur taxonomischen Differenzierung verwendet werden (CRAWFORD

1973, CRAWFORD & JULIAN 1976). Die Flavonoidzusammensetzung der für die vorliegende Arbeit untersuchten Morphotypen von *S. maritima* zeigt zwar auch eine deutliche Variabilität, die jedoch nicht mit morphologischen Merkmalen korreliert. Die Variabilität der untersuchten biochemischen Merkmale ist auch nicht durch geographische Variation zu erklären, da gleiche Merkmalskomplexe wiederholt an verschiedenen Orten des Untersuchungsgebietes festgestellt werden konnten.
Zwischen Wuchsform und Samengröße kann ebenfalls keine feste Beziehung festgestellt werden. Prostrate, also flachwachsende Pflanzen waren bei Formen mit kleinen, mittleren und auch großen Samen zu finden. Die größten Samen (2,4 mm Höhe) wurden an einer prostrat wachsenden Pflanze im Jadebusen festgestellt. Auch bei aufrechten Formen wurden kleine bis große Samen festgestellt. Die Samengröße zeigt ebenfalls keine Korrelation mit der Größe bestimmter Exemplare (cf. METZING 1996).

4.3. Ökologie und Verbreitung

Einige Morphotypen kommen nur an bestimmten Standorten vor, und könnten daher als an diese Standorte angepaßte Ökotypen angesprochen werden (cf. Kap. 4.5.). Der „prostrata"-Morphotypus (= *S. maritima* var. *prostrata* sensu FOCKE) ist nur auf sandigen Salzwiesen zu finden, während die großsamigen Soden (= *S. maritima* var. *macrocarpa*) nur auf schlickreichem Boden wachsen. Die sandigen Standorte mit Vorkommen von *S. maritima* var. *prostrata* sind auf den Inseln auf den Ostplaten zu finden. Hier sind es vor allem die Bereiche, die vor stärkeren Seewinden geschützt sind. Vergleichbare Bereiche gibt es auch am Strand von St. Peter-Ording, wo die erwähnte Form im Windschutz kleiner Pionierdünen in größerer Anzahl wachsen kann. Im Vergleich zum Sandqueller (*Salicornia procumbens* SMITH) scheint *Suaeda maritima* sich auf den offenen Lagen nicht ansiedeln zu können, dies mag mit dem zu starken Windschliff oder der Sandüberdeckung zusammenhängen.

Abb. 10: Sproßteile verschiedener Pflanzen von *S. maritima*. Aufsammlung 37b, Norderney, übersandetes Plantagini-Limonietum, 30.09.1992.

Jedoch kann ein Standort durchaus Lebensraum für unterschiedliche Morphotypen sein. Die höchste morphologische und phänologische Variabilität innerhalb der Populationen konnte auf Pionierstandorten festgestellt werden, an denen die Konkurrenz durch andere Arten noch weitgehend fehlt. Dies sind zum Beispiel Senken innerhalb

der Andel-Rasen oder übersandete Strandfliederwiesen (cf. Abb. 10). Wenn die Vegetation im Laufe der Sukzession dichter wird, verschwinden zunächst die prostraten Formen; im dichten Andelrasen können sich dann nur noch kräftige und hochaufwachsende Morphotypen durchsetzen. Eine ähnliche Veränderung des genetischen Spektrums innerhalb einer Population beschreiben GRAY & al. (1979): Während die Anzahl unterschiedlicher Genotypen von *Puccinellia maritima* (HUDS.) PARL. in der Pionierpopulation noch hoch ist, führt der Selektionsdruck über einen längeren Zeitraum zu einer Abnahme dieser Vielfalt. Bei extremen Verhältnissen (Sandschliff, starke Temperatur und Feuchtigkeitsschwankungen), wie sie auf den Ostplaten der Inseln auftreten können, kann aber auch bei Fehlen konkurrierender Arten eine Population entstehen, die im Extremfall nur einen Morphotypus aufweist und dann dem *Suadetum prostratae* entspricht (cf. HOBOHM & POTT 1992) . Hier sind es die abiotischen Faktoren, welche die Selektion eines einzigen Morphotypus bewirken.
Die Verteilung bestimmter Wuchsformen für den niedersächsischen Küstenraum kann modellhaft vereinfacht dargestellt werden: Die prostraten Formen (*S. maritima* var. *prostrata* sensu FOCKE) sind schwerpunktmäßig auf den sandigen Salzwiesen der Inseln verbreitet. Ebenfalls auf den Inseln kommen aber auch aufrechte Formen (*Suaeda maritima* var. *flexilis* sensu FOCKE) vor, die dann vor allem auf den schlickreicheren Salzwiesen auf der Leeseite der Inseln wachsen. Diese sind auch häufig auf den Salzwiesen der Festlandsküste; in den Buchten mit hohen Sedimentationsraten treten vermehrt die großsamigen Formen auf (*Suaeda maritima* var. *macrocarpa* sensu AELLEN 1979). Interessant in diesem Zusammenhang ist, daß sich in den älteren Floren des deutschen Küstenraumes keine Hinweise auf die großsamigen Formen finden, obwohl diese Bestände sehr auffällig sein können (cf. TÜXEN 1974). Entweder unterschieden die alten Botaniker (NÖLDEKE 1872, FOCKE 1873, BUCHENAU 1874 u. a.) diese Formen nicht, weil sie die Samengrößen nicht beachteten, für taxonomisch nicht bedeutsam hielten - oder aber diese Formen waren zu jener Zeit viel seltener. Wenn letztere Annahme stimmt, könnte dies mit den Nährstoffverhältnissen zusammenhängen, da die großsamigen Formen vor allem auf nährstoffreichen Böden wachsen. HOBOHM (1992) interpretiert eine wechselnde Artenzusammensetzung in den niedersächsischen Salzwiesen als Folge zunehmender Eutrophierung; eine mögliche Zunahme der großsamigen Soden könnte ebenso gedeutet werden.

4.4. Variation und Ursachen der Variabilität von *Suaeda maritima*

Die Ausprägung morphologischer Merkmale zeigt bei *S. maritima* eine beachtliche Variabilität. Nach den vorliegenden Ergebnissen ist eine eindeutige Abgrenzung verschiedener infraspezifischer Sippen von *S. maritima* anhand morphologischer Kriterien nicht möglich. Zwischen den extremen Ausprägungen von Samengröße, Blatt- und Wuchsform gibt es zahlreiche Übergänge; auch fehlt eine klare Korrelation dieser Mermalskomplexe. Die Formenvielfalt muß als Zusammenspiel von (umweltbedingter) Modifikation und genetischer Variation betrachtet werden. Der Einfluß von Umweltfaktoren auf die Wuchsform verschiedener Pflanzen ist vielfach beschrieben worden (s. o.). Umweltfaktoren wie Salinität, Nährstoffe und Lichtverfügbarkeit lassen z.B. auch bei *Suaeda depressa* (PURSH) S. WATSON eine Anzahl verschiedener Wuchsformen entstehen, die zu taxonomischen Problemen führen (WILLIAMS & UNGAR 1972).
Die morphologische und die biochemische Variation (Flavonoidmuster) sind nicht miteinander assoziiert und korrelieren auch nicht mit geographischen Verbreitungsmustern. NOBLE (1990) untersuchte die rDNA in Populationen von *S. maritima* und entdeckte eine deutliche Variation innerhalb und zwischen den Populationen, die sich jedoch ebenfalls nicht mit der beobachteten morphologischen, geographischen und ökologischen Variation in Zusammenhang bringen ließ.
Mehrere Arbeiten beschreiben ökophysiologische Differenzen infraspezifischer Sippen von *S. maritima* (BINET 1960, BINET & BOUCAUD 1961, 1964, BINET & al. 1963, BOUCAUD 1972). Für diese Arbeiten wurden morphologisch deutlich unterschiedene Sippen benutzt; jedoch fehlen ökophysiologische Studien, die die gesamte Variationsbreite, also auch Pflanzen der Übergangs- und Zwischenformen, untersuchen. Daher kann über die Relevanz dieser Unterschiede für die Sippencharakterisierung noch keine klare Aussage gemacht werden.

Während in einer panmiktischen Population die homogenisierende Wirkung des Genflusses immer wieder für eine Vermischung und Angleichung der Genotypen sorgt, können lokale Selektionskräfte in einer Population mit eingeschränktem Genaustausch zur Bildung zahlreicher genetisch fixierter Rassen führen (Turesson 1922, Grant 1976, Begon & al. 1991, Futuyama 1990). Es ist zu vermuten, daß Fremdbestäubung bei *S. maritima* gelegentlich auftritt (Smith 1985). Die Periode der Blütenbildung setzt nicht immer bei allen Rassen zur gleichen Zeit ein. Nach Boucaud (1972a) blüht *S. maritima* var. *macrocarpa* später als *S. maritima* var. *flexilis*, während es nach Chapman (1947) genau umgekehrt ist. Die unterschiedlichen Zeiten der Blütenbildung können zu einer partiellen reproduktiven Isolierung bestimmter Populationen beitragen (Smith 1985); jedoch ist die zeitliche Trennung nicht absolut, da sich die Blühperioden überlappen (cf. Boucaud 1972a). Obwohl genaue Untersuchungen zum Anteil von Selbst- und Fremdbestäubung fehlen, kann aus eigenen Beobachtungen von Pflanzen in Kultur (die auch bei Isolierung Samen ansetzten) geschlossen werden, daß die Selbstbestäubung einen nicht unerheblichen Anteil zur Reproduktion beiträgt. Dies kann zur Bildung homozygoter Linien führen, die bei entsprechender Anpassung an lokale Standorte als dominante Morphotypen in Erscheinung treten können.
Die Samen von *S. maritima* können im Wasser über weite Strecken transportiert werden (Waisel 1972, Koutstaal & al. 1987), wodurch der Sameneintrag von entfernten Populationen zur Erhöhung der genetischen Vielfalt der Populationen beiträgt. Die starken Selektionskräfte, die an den Standorten von *S. maritima* wirken (Braun-Blanquet 1964, Smith 1985, Davy & Smith 1988, Hutchings & Russell 1989, Bakker & de Vries 1992), verhindern jedoch, daß sich lokal nicht angepaßte Biotypen etablieren können.
Die eigenständige Evolution der angepaßten Rassen kann aber wiederholt durch gelegentliche Fremdbestäubung unterbrochen werden, so daß eine Trennung des Genflusses, die letztendlich zur Bildung eigenständiger Arten führen würde, ausbleibt. Der homogenisierend wirkende Genfluß durch Fremdbefruchtung und Sameneintrag wirkt hier konträr zur Sippen-differenzierenden Wirkung von Autogamie und Selektion. Der beschriebene Mechanismus von Genfluß und Selektion führt zu einer Anzahl von Rassen, die phylogenetisch netzartig verbunden sind; diese These wird durch die dargestellte fehlende Korrelation von morphologischen und biochemischen Merkmalen gestützt.

Abb. 11: *S. maritima* an der Binnensalzstelle bei Sülldorf, 30.09.1992.

An den Binnensalzstellen bei Sülldorf und Artern (Sachsen-Anhalt) hingegen sind die Populationen von *S. maritima*, abgesehen von der Wuchsform, morphologisch als auch phänologisch (Herbstfärbung) recht einheitlich (Abb. 11). Nach obiger Modellvorstellung läßt sich dies durch den fehlenden Kontakt (Genaustausch) zu anderen Populationen erklären, da der in den Küstenpopulationen so bedeutsame Sameneintrag aus anderen Populationen über das Wasser fehlt. Die Ansiedlung von Halophyten an Binnen-

salzstellen kann durch Diasporentransport durch Sumpf- und Wasservögel erklärt werden (AELLEN 1958, SIMON 1958, CORDES 1974, WESTHUS 1984); der Verbreitungsmodus der Ornithochorie ist auch für *S. maritima* belegt (GILLHAM 1970, STERBETZ 1971). Doch kann ein regelmäßiger Sameneintrag (und insbesondere eine Etablierung der Keimlinge) aus den Küstenpopulationen als unwahrscheinlich angesehen werden.

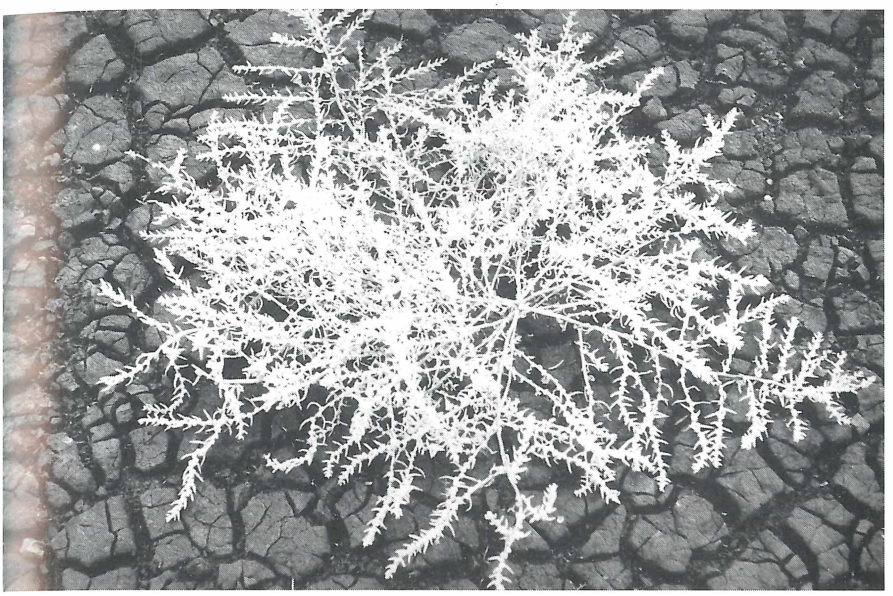


Abb. 12: Prostrat wachsende, großsamige Form von *S. maritima*, Salzpfanne bei Varel, Jadebusen, 16.10.1992.

4.5. Klassifizierung und Nomenklatur

Neben den Kategorien der formalen Klassifizierung (cf. ICBN Art. 4.2.) wurden von einigen Autoren zahlreiche weitere Begriffe zur Benennung ökologischer und/oder genetischer Gruppen innerhalb der Arten aufgestellt, die biosystematische Konzepte repräsentieren und Teilaspekte der natürlichen komplexen Variationsmuster beschreiben (cf. SYLVESTER-BRADLEY 1952, ROTHMALER 1955, STUESSY 1990). Am häufigsten wird in der Literatur das Konzept des »Ökotypus« vertreten (STACE 1989). Die Übertragung dieses von TURESSON (1922) begründeten Begriffes auf die beschriebenen Morphotypen von *S. maritima* eignet sich für die Beschreibung der Variation nur bedingt. Zwar sind einige dieser Formen nur an bestimmten Standorten zu finden, jedoch ist die Variation nicht einfach mit einer Kline korreliert. Das Vorkommen unterschiedlicher Morphotypen an einem Standort weist auf ein weitaus komplexeres Variationsmuster hin. BRADSHAW, der die Variation von *Agrostis tenuis* (= *Agrostis capillaris* L.) untersuchte, fand einige deutlich unterschiedene Sippen innerhalb des untersuchten Materials und konnte auch eine standort-korrelierte Variation nachweisen. Jedoch konnten keine Ökotypen abgegrenzt werden, da alle möglichen Zwischenformen auftraten (BRADSHAW 1959, 1960, zit. nach LANDOLT 1978). Ökotypen werden heute als „... hervorstechende Bezugspunkte in einer Reihe von weniger eindeutigen ökotypartigen Populationen" angesehen (GREGOR 1944, zit. nach BRIGGS & WALTERS 1969). Eine definierte Abgrenzung in Ökotypen scheint nach vorliegenden Ergebnissen auch für *S. maritima* nicht machbar zu sein, da auch hier Übergangsformen die „typischen" Morphotypen bzw. Ökotypen verbinden.
DU RIETZ (1930) bezeichnet Gruppen von Pflanzen mit genotypisch einheitlicher Konstitution als Biotypen (von anderen Autoren auch als Rassen bezeichnet); verschiedene Biotypen können in einer Population zusammenwachsen und sich auch miteinander kreuzen. Entsprechend läßt sich die Variabilität von *S. maritima* durch die Existenz zahlreicher plastischer Biotypen erklären, die unterschiedliche physiologische, ökologische und morphologische Eigenschaften haben können.

Die Klassifizierung eines derart komplexen Formenkreises in ein hierarchisch gegliedertes taxonomisches System ist aber sehr problematisch (cf. BOLLIGER & al. 1991) und müßte auf der Basis mehr oder weniger willkürlich herausgegriffener Merkmale erfolgen. Eine entsprechende Klassifizierung würde auf einer typologischen Grundlage beruhen, die aber die realen Verwandtschaftsverhältnisse (die Existenz zahlreicher Biotypen) nur unvollkommen wiedergeben würde und daher nur als Kompromiß anzusehen wäre. Würde man versuchen, die postulierten Verwandtschaftsverhältnisse in eine Klassifikation zu übertragen, käme man zu einer hohen Anzahl morphologisch nicht klar definierbarer Kleinsippen. Das andere Extrem ist die Auflösung aller infraspezifischen Taxa in ein einziges Taxon auf Artrang, *S. maritima*.

Die Klassifikation schafft ein Ordnungssystem, das mit der Benennung der Taxa (Nomenklatur) eine Information über die Klassen [hier nicht als (syn-)taxonomische Einheiten zu verstehen, sondern als Gruppen einzelner Elemente, die durch arbiträr gewählte Eigenschaften definiert werden können (cf. AX 1984)] erlaubt. Daraus erwachsen Argumente, die für oder gegen eine Benennung infraspezifischer Taxa sprechen. Entscheidet man sich dafür, alle Biotypen in einer nicht weiter untergliederten Art *S. maritima* zusammenzufassen, besteht die Möglichkeit, daß Informationen über die Vielfalt der Art verloren gehen. Zweifellos trägt die Benennung auch unsicherer Taxa zu ihrer Berücksichtigung und weiterer Erforschung bei (STACE 1976, 1986), und auch die Benennung infraspezifischer Taxa von *S. maritima* führte zur Beachtung physiologischer und ökologischer Besonderheiten sowie zur Aufstellung eigener Syntaxa. Andererseits kann die Information, die aus einer mehr oder weniger willkürlichen Trennung und Benennung infraspezifischer Taxa erwächst, von nur geringem Wert sein.

Der ICBN benennt fünf infraspezifische Kategorien und definiert diese durch ihre hierarchische Stellung, nicht jedoch aufgrund biologischer Kriterien. Von diesen Kategorien werden allerdings nur drei, nämlich Unterart (subspecies), Varietät (varietas) und Form (forma), häufig benutzt, wobei die Verwendung und Definition einer oder mehrerer dieser Kategorien von verschiedenen Autoren unterschiedlich gehandhabt wird (STACE 1989, STUESSY 1990, HAMILTON & REICHARD 1992). Die Kriterien, die zur hierarchischen Zuordnung infraspezifischer Sippen verwendet werden, sind geographische Verbreitungsmuster, Fertilität bzw. Sterilität infraspezifischer Hybriden sowie morphologische und genetische Verschiedenheit. Die Unterarten und Varietäten einer Art sollten ein weitgehend getrenntes Areal und deutliche morphologische Unterschiede besitzen, wobei entlang der Kontaktzonen auch eine Vermischung der Unterarten bzw. Varietäten auftreten kann (STUESSY 1990). Bei *S. maritima* fehlt im Untersuchungsgebiet jedoch eine derartige geographische Trennung; die von verschiedenen Autoren als Unterarten und Varietäten eingestuften Sippen wachsen oftmals miteinander vermischt. Die morphologische Abgrenzung, die von früheren Autoren mit unterschiedlichen Ergebnissen wiederholt versucht wurde, bietet aufgrund der beschriebenen Existenz zahlreicher Übergangsformen nur einen geringen Informationswert.

STACE (1976) fordert für die Kategorisierung der beobachteten infraspezifischen Variation klar anwendbare Namen. Wenn zwischen den infraspezifischen Taxa keine klaren Grenzen gezogen werden können (und dies ist bei *S. maritima* der Fall), ist es besser die Variation zu beschreiben, aber auf eine formale Klassifizierung zu verzichten (HAWKES 1986). Daher wird hier vorgeschlagen, alle im Bereich der deutschen Küsten und angrenzender Gebiete vorkommenden Sippen von *S. maritima* unter Anwendung eines weiten Sippenkonzeptes in einer Unterart zusammenzufassen. Diese ist als *Suaeda maritima* ssp. *maritima* zu bezeichnen [bzw. als *Suaeda maritima* var. *maritima*: die Einstufung als Varietät oder Unterart ist dann abhängig von der Kategorisierung weiterer infraspezifischer Sippen, z.B. *S. maritima* ssp. *salsa* (L.) SOÓ, *S. maritima* ssp. *pannonica* (BECK) P. W. BALL], die das Untersuchungsgebiet nicht berühren und deshalb in dieser Arbeit nicht behandelt werden (cf. BALL 1964, JALAS & SUOMINEN 1980). In den wichtigen Standardfloren Europas (TUTIN & al. 1964, GREUTER & al. 1984) wird die Kategorie der Varietät nicht mehr verwandt und es werden nur noch Unterarten aufgeführt.

Die Kategorie der Form wird allgemein für weniger bedeutsame Abweichungen innerhalb der Populationen verwendet, die zumeist nur durch ein einziges Gen kontrolliert werden (STUESSY 1990). Nach STACE (1989) ist eine Form eine genetisch wenig bedeutsame Variante, die mit anderen Morphotypen zusammen in einer Population vorkommt.

In diesem Sinne könnten die beobachteten Morphotypen von *S. maritima* als Formen bezeichnet werden (dies wären dann z.B. *Suaeda maritima* fa. *prostrata, Suaeda maritima* fa. *flexilis, Suaeda maritima* fa. *macrocarpa* u.a.). Eine Benennung dieser Formen wirft aber ebenfalls Probleme auf, denn zweifellos wäre es möglich, nach obigen Definitionen eine hohe Anzahl von Formen zu beschreiben und zu benennen. Allerdings sind Untersuchungen über die Art der genetischen Determinierung bestimmter Merkmale bisher nicht durchgeführt worden. Die Differenzmerkmale müßten willkürlich gewählt werden; eine derartige Klassifikation wäre künstlich und würde die natürliche Variation nur unzureichend bzw. ungleichwertig beschreiben (cf. STACE 1989). Wie oben erläutert, bleibt aber auch im Fall der Beibehaltung von Formen das Problem klar anwendbarer Namen bestehen; es verlagert sich nur auf eine niedrigere Kategorie. Ohne eine eindeutige Ansprechbarkeit verliert ein Sippenname (gleich welcher Kategorie) aber seinen Informationsgewinn und sollte besser in die Synonymie verwiesen werden. Daher wird hier folgende Einteilung vorgeschlagen:

Vorgeschlagene Klassifikation:

Suaeda maritima (L.) DUMORT. Fl. Belg.: 22 (1827) ssp. *maritima*

Basionym: *Chenopodium maritimum* L., Spec. Plant.: 221 (1753).

Lectotypus: LINN 313/21 (cf. PEDROL & CASTROVIEJO 1988: 98).

Synonyme:

Schoberia maritima var. *flexilis* FOCKE, Abh. Nat. Ver. Bremen 3: 313 (1873).

Neotypus: „*Suaeda maritima* DUMORT. var. *flexilis* FOCKE (sic!), An der Aussenjade bei Tossens, 20.07.1911, W. O. Focke" (BREM s.n.) !!

Schoberia maritima var. *gracilis* (sic!), FOCKE Abh. Nat. Ver. Bremen 3: 320 (1873). Wohl ein Schreibfehler, andernfalls ein nomen nudum.

Suaeda maritima var. *flexilis* (FOCKE) FOCKE, Abh. Nat. Ver. Bremen 19: 126 (1907).

Schoberia maritima var. *prostrata* FOCKE, Abh. Nat. Ver. Bremen 3: 313, 320 (1873). Neotypus: „*Suaeda maritima* DUMORT. var. *prostrata* FOCKE (sic!), Wangerooge: Sandbank an der Blauen Balje zwischen var. *flexilis* FOCKE-BUCHENAU, 19.09.1906, W. O. Focke" (BREM s.n.) !!

Suaeda maritima var. *prostrata* (FOCKE) FOCKE, Abh. Nat. Ver. Bremen 19: 126 (1907), non *Suaeda maritima* ssp. *prostrata* (Pallas) SOÓ 1951.

Suaeda maritima ssp. *vulgaris* sensu GRAEBNER, in ASCHERSON & GRAEBNER: Syn. Mitteleur. Fl. 5 (1): 200-201 (1913).

Suaeda maritima var. *macrocarpa* (DESV.) MOQ., Chenopod. Mon. Enum.: 128 (1840). Typus ?, n. v.

Suaeda aestuaria DUMORT., Bull. Soc. Bot. Belg. 7: 328 (1869).

Typus: In aestuariis Flandriae et Zeelandiae, MA 3653/87-4 (BR) !!

Suaeda bacciformis DUMORT., Bull. Soc. Bot. Belg. 7: 328 (1869).

Typus: In aestuariis Flandriae et Zeelandiae, MA 3653/87-6 (BR) !!

Suaeda filiformis DUMORT., Fl. Belg.: 22 (1827).

Typus: In coenosis maritimis Flandriae ad Lisseweghe, MA 3653/87-7 (BR) !!

An dieser Stelle sei auch noch einmal auf das Zitieren der Sippennamen hingewiesen. In jüngeren vegetationskundlichen Arbeiten taucht das Epitheton „*flexilis*" in ranglosen Kombinationen auf, so als *Suaeda *flexilis* bei TÜXEN (1974), SCHWABE (1991), SCHWABE & KRATOCHVIL (1984), GLAHN & al. (1989). Diese Art des Zitierens widerspricht jedoch den Nomenklaturregeln (ICBN Art. 24.1.), wenn keine Erläuterung für dieses Vorgehen gegeben wird (etwa um alle Taxa gleichen infraspezifischen Namens zusammenzufassen). Nicht korrekt ist auch das Zitat als *Suaeda flexilis* FOCKE (so bei POTT 1992, HOBOHM & POTT 1992), da FOCKE die Sippe als infraspezifisches Taxon beschrieben hat und auch keine entsprechende Kombination (auf Artrang) eines anderen Autoren vorliegt. Der Bezug auf infraspezifische Kombinationen mit dem Epitheton „prostrata" ohne Bezug auf die Basionyme bzw. Autoren (etwa als *Suaeda *prostrata* in TÜXEN 1974, GLAHN & al. 1989) trägt zur Konfusion über die Zuordnung und Benennung der prostraten *S. maritima*-Formen bei. *Suaeda maritima* var. *prostrata* (FOCKE) FOCKE ist nicht identisch mit *Suaeda maritima* ssp. *prostrata* (PALLAS) SOÓ bzw. *Suaeda prostrata* PALLAS 1803 - es handelt sich um zwei getrennte Arten (cf. Kap. 3.3.)! Während ein unrichtiges Zitieren der *S. maritima* var. *prostrata* also zu erheblicher Verwirrung bei der taxonomischen Zuordnung führen kann, ist dies bei *S. maritima* var. *flexilis* nicht zu erwarten - trotzdem sollten Sippennamen auch in nicht rein taxonomischen Arbeiten korrekt zitiert werden, um Verwechslungen und Mißdeutungen auszuschließen!

4.6. Konsequenzen der vorgeschlagenen Klassifikation

Die Aufgabe der Systematik ist es, die durch Verwandtschaftsbeziehung gegebene Ordnung in der Natur zu erkennen, nicht aber eine Einteilung nach irgendwelchen praktischen Gesichtspunkten zu schaffen (SUDHAUS & REHFELD 1992). Ihr System ist aber Voraussetzung für viele Teilgebiete der Biologie und darüber hinausgehende Bereiche. Daher soll die hier vorgeschlagene Klassifikation im Kontext einiger Anwendungsbereiche diskutiert werden.

Floristik: Zweifellos erleichtert die Anwendung eines weiten Sippenkonzeptes mit der Zusammenfassung aller Morphotypen in einer Unterart die floristische Kartierung deutlich. Die Schwierigkeiten, die aus einer unsicheren Ansprache von Pflanzentaxa erwachsen, werden von PATZKE (1990) umfassend beschrieben. Ähnlich müssen auch Kartierungen von infraspezifischen Taxa von *S. maritima* mit Vorbehalt betrachtet werden; es gibt wohl kaum gesicherte oder vergleichbare Daten (cf. MIERWALD 1992). *S. maritima* ist als Art eindeutig anzusprechen, die Schwierigkeiten und Unsicherheiten, die aus zweifelhaften Bestimmungen entstehen, werden vermieden. Zwar bleiben bei einer Kartierung nach dem hier vertretenen weiten Unterartkonzept Feinheiten in der geographischen und ökologischen Verteilung der genetischen Variation verborgen, diese sind jedoch besser aus weitergehenden biosystematischen Untersuchungen zu gewinnen als durch die Auswertung nicht eindeutiger Kartierungen. Eine fehlende formale Klassifizierung muß nicht bedeuten, daß der Variabilität von Arten keine Aufmerksamkeit mehr geschenkt werden soll. Im Gegenteil, gerade biosystematische Studien zur Erforschung der Variabilität der infraspezifischen Sippen werden in Zukunft größere Bedeutung erlangen (STACE 1976, 1989). Solange die Beschreibung der komplexen Variation infraspezifischer Taxa mittels der formalen Klassifizierung nicht möglich ist (STACE 1986), kann die Darstellung beschreibend und mit Hilfe biosystematischer Termini erfolgen. Als ein Beispiel hierfür sei die Arbeit von ZOPFI (1993a, 1993b) über die Variation von *Rhinanthus* genannt.

Pflanzensoziologie: GEHU (1969 zit. nach TÜXEN 1972, GEHU 1976, siehe auch HOBOHM & POTT 1992) und TÜXEN (1974, siehe auch VAHLE & PREISING 1990) beschreiben mehrere Assoziationen, deren Charaktertaxa infraspezifische Sippen von *S. maritima* sind. Mit der Auflösung dieser Sippen in *S. maritima* ssp. *maritima* verlieren diese synsystematischen Einheiten ihre Charaktertaxa. Diese sind aber ein wesentliches Kriterium für die Aufstellung bzw. Beibehaltung der Syntaxa [allerdings wird das Kennartenprinzip in der Pflanzensoziologie durchaus nicht immer konsequent angewandt. So hat z.B. auch das *Betulo-Quercetum roboris* TX. (1929) 1937 keine echten Charakterarten (cf. POTT 1992: 364)]. Hier bestehen zwei Alternativen:
- man ordnet diese „*Suaeda*-Gesellschaften" aufgrund der fehlenden Kenntaxa in andere Syntaxa der *Thero-Salicornietea* ein, wie von DAHMEN (1989, 1991) bzw. GLAHN & al. (1989) bereits vorgeschlagen wurde.
- man erkennt die infraspezifischen Sippen von *S. maritima* auf niedrigstem Rang, der Form (forma), an womit sie zur Charakterisierung von Pflanzengesellschaften zur Verfügung ständen (cf. LANDOLT 1978); die „*Suaeda*-Gesellschaften" könnten somit eigenständig beibehalten werden.

Die Problematik der Anerkenung von Formen wurde oben erläutert und spricht daher aus der Sicht des (Idio-)Taxonomen für die erste Möglichkeit (Einordnung der „*Suaeda*"-Gesellschaften). Dem Wunsch einiger Pflanzensoziologen nach Beibehaltung der infraspezifischen *Suaeda maritima*-Taxa zur Charakterisierung bestimmter Syntaxa kann nach den hier vorliegenden Untersuchungen nicht nachgekommen werden. Die Klärung des syntaxonomischen Problems wird den Pflanzensoziologen vorbehalten bleiben; insbesondere muß dann die Frage beantwortet werden, inwieweit die Beibehaltung der „*Suaeda*-Gesellschaften" einen ökologischen Informationsgewinn beinhaltet, oder ob ihre Einstufung als *Suaeda*-reiche Fazies oder Subassoziationen (cf. DAHMEN 1989, 1991, GLAHN & al. 1989) nicht dem gleichen Zweck dient. Dabei muß die Unschärfe, die aus einer nicht eindeutigen Ansprechbarkeit der Sippen bei der Bestimmung resultieren würde, in die Diskussion miteinbezogen werden. Die Schaffung infraspezifischer, arbiträr typologisch begründeter Taxa, um sie als Charaktertaxa

der Pflanzensoziologie zur Verfügung zu stellen, wäre eine falsch verstandene Aufgabe der (Idio-)Systematik.

Naturschutz: Auch für den Naturschutz kann eine Konsequenz aus der Benennung bzw. Nichtbenennung infraspezifischer Sippen entstehen. Eine Eliminierung infraspezifischer Taxa aus den Bestimmungsfloren kann zur Mißachtung der Sippenvielfalt durch Kartierer führen (s. o.), wodurch Daten über die Zu- und Abnahme bzw. Gefährdung bestimmter Biotypen ausbleiben können. Ein Monitoring, das Informationen über den Rückgang bzw. die Ausbreitung von Pflanzentaxa liefern soll, kann allerdings nur funktionieren, wenn die untersuchten Taxa auch ansprechbar sind. Zudem kann hier evtl. auch die vegetationskundliche Kartierung fehlende Daten ersetzen: ein Rückgang der *Suaeda*-reichen Subassoziation des *Salicornietum decumbentis* SCHWABE & R. TX. 1974 läßt auf ein Verschwinden der entsprechenden prostraten Biotypen schließen. Zudem muß ergänzt werden, daß ein Großteil der *S. maritima*-Populationen bereits durch ihr Vorkommen innerhalb von Naturschutzgebieten bzw. Nationalparken einen gewissen Schutz erhalten.

5 Zusammenfassung

Untersuchungsgegenstand der vorliegenden Arbeit ist die infraspezifische Taxonomie der im deutschen Küstenraum vorkommenden Sippen von *S. maritima*. An den natürlichen Wuchsorten gesammeltes Material, Pflanzen aus der Kultur sowie Herbarbelege wurden morphologisch untersucht. Der Schwerpunkt lag auf der Beurteilung der von früheren Autoren verwandten diagnostischen (morphologischen) Merkmale, die sich hier als stark modifikativ erwiesen. Die morphologische Variabilität von *S. maritima* ist zu einem hohem Grad phänotypisch bedingt. Karyologische Untersuchungen bestätigten die von anderen Autoren festgestellte Chromosomenzahl von 2n = 36. Die Formen von *S. maritima* an der deutschen Küste sind tetraploid und von den diploiden Formen anderer Gebiete taxonomisch zu trennen. In Extrakten von *S. maritima* konnte die Existenz mehrerer Flavonoide mit Hilfe dünnschichtchromatographischer Methoden nachgewiesen werden. Die Verteilung der Flavonoide innerhalb der untersuchten Proben zeigte eine deutliche Variabilität, die nicht mit der morphologischen Variabilität oder der geographischen Verteilung korreliert.
Die Variabilität von *S. maritima* läßt sich als Komplex phänotypischer Modifikationen und der genetisch determinierten Variation beschreiben. *S. maritima* besteht aus zahlreichen Biotypen, die nach vorliegenden Ergebnissen morphologisch (und biochemisch) nicht klar abgegrenzt werden können. Die Klassifizierung in ein hierarchisches taxonomisches System erweist sich aufgrund fehlender klar ansprechbarer Diskontinuitäten zwischen den Sippen als nicht sinnvoll. Als Ergebnis der Arbeit wird daher vorgeschlagen, die Populationen der Küstengebiete Deutschlands in der Unterart *S. maritima* ssp. *maritima* zusammenzufassen und auf eine weitere Untergliederung in Varietäten zu verzichten. Die Konsequenzen dieser Klassifikation werden diskutiert.

Danksagung

Dr. C. HOBOHM, Universität Lüneburg, wies auf die Unzulänglichkeiten in der taxonomischen Bearbeitung von *Suaeda maritima* hin und gab somit den Anstoß für diese Arbeit. Ihm gilt Dank auch für zahlreiche Diskussionen und gemeinsam durchgeführte Exkursionen. Dr. TOMSOVIC (Botanisches Institut Pruhonice, Prag), Prof. Dr. A. J. DAVY (University of East Anglia, Norwich), Dipl. Biol. R. DAHMEN (Universität Oldenburg), Prof. Dr. H. FREITAG (Gesamthochschule Kassel) und Prof. Dr. J. PEDROL (Universität Lleida) gaben wertvolle Hinweise und Informationen. Für die Möglichkeit der Einsicht und Ausleihe von Herbarbelegen danken wir den Kuratoren und Mitarbeitern der Herbarien in Bremen (BREM), Berlin (B), Hamburg (HBG), Brüssel (BR) und Utrecht (U). A. NORDEN sah das Manuskript auf Fehler durch.

Literatur

AELLEN, E. (1958): Beitrag zur Kenntnis der Ausbreitung binnenländischer Halophyten durch Vögel. - Bauhinia **1** (2): 85-89.

AELLEN, P. (1979): *Suaeda*. - In: HEGI, G. (Begr.), K. H. RECHINGER (Hrsg.) (1979), Illustrierte Flora von Mitteleuropa **3** (2): 734-739. 2. Aufl. - P. Parey, Berlin, Hamburg.

AELLEN, P. (1986): Chenopodiaceae VENT. - Gänsefußgewächse. - In: W. ROTHMALER (Begr.), R. SCHUBERT & W. VENT (Hrsgb.) (1986: 165-176), Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Bd. 4 - Kritischer Band. 6. Aufl. - Volk und Wissen, Berlin.

AL-TURKI, A.-T. (1992): Systematic and ecological studies on *Suaeda* and *Salicornia* from Saudi Arabia and Britain. - PhD thesis, University of East Anglia, Norwich.

ALBERT, R. (1982): Halophyten. - In: H. KINZEL (1982: 33-215), Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. - E. Ulmer, Stuttgart.

AX, P. (1984): Das phylogenetische System. - G. Fischer, Stuttgart, New York.

BAKKER, J. P. & Y. de VRIES (1992): Germination and early establishment of lower salt-marsh species in grazed and mown salt marsh. - J. Veg. Sci. **3**: 247-252.

BALL, P. W. (1964): *Suaeda* FORSKÅL ex SCOP. - In: TUTIN, T. G., V. H. HEYWOOD, N. A. BURGES, D. H. VALENTINE, S. M. WALTERS & D. A. WEBB (1964), Flora Europaea 1: 103-104. - Cambridge University Press, Cambridge.

BASSETT, I. J. & C. W. CROMPTON (1978): The genus *Suaeda* (Chenopodiaceae) in Canada. - Canad. J. Bot. **56**: 581-591.

BEGON, M., J. L. HARPER & C. R. TOWNSEND (1991): Ökologie - Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. - Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin.

BINET, P. (1960): La dormance des semances de *Suaeda vulgaris* MOQ. et de *Suaeda macrocarpa* MOQ. - Bull. Soc. Bot. France **107** (4-6): 159-162.

BINET, P. & J. BOUCAUD (1961): Étude de quelques aspects de la croissance et du métabolisme chez le genre *Suaeda*. I. *Suaeda macrocarpa* MOQ. - Ann. Sci. Nat. Bot. **12**, 2: 635-652.

BINET, P. & J. BOUCAUD (1964): Étude de quelques aspects de la croissance et du métabolisme chez le genre *Suaeda*. III. - *Suaeda flexilis* FOCKE. Ann. Sci. Nat. Bot. **12**, 5: 723-738.

BINET, P., J. BOUCAUD & J. DEVOUGES (1963): Étude de quelques aspects de la croissance et du métabolisme chez le genre *Suaeda*. II. - *Suaeda vulgaris* MOQ. Ann. Sci. Nat. Bot. **12**, 4: 539-556.

BOLLIGER, M., R. BOLLIGER & G. HEUBL (1991): Geographische Rassen von *Odontites viscosus* (L.) CLAIRV. - Flora **186**: 195-223.

BOUCAUD, J. (1972a): Auto-écologigie et étude expérimentale des exigences éco-physiologiques de *Suaeda maritima* (L.) DUM., var. *macrocarpa* MOQ. et var. *flexilis* FOCKE. - Oecol. Pl. **7** (2): 99-123.

BOUCAUD, J. (1972b): Nutrition azotée sur sols littoraux cas de *Suaeda flexilis* FOCKE sur sables littoraux: comparaison avec *Suaeda macrocarpa* MOQ. sur vases salées. - Oecol. Pl. **7** (4): 315-332.

BOUCAUD, J. & I. A. UNGAR (1976): Influence of hormonal treatments on the growth of two halophytic species of *Suaeda*. - Amer. J. Bot. **63** (5): 694-699.

BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. - Springer, Wien, New York.

BRAUNE, W., A. LEMAN & H. TAUBERT (1982): Pflanzenanatomisches Praktikum II. - G. Fischer, Jena.

BRIGGS, D. & S. M. WALTERS (1969): Die Abstammung der Pflanzen. - Kindler, München.

BUCHENAU, F. (1874): Weitere Beiträge zur Flora der ostfriesischen Inseln. - Abh. Naturwiss. Verein Bremen **4**: 217-277.

BUCHENAU, F. (1936): Flora von Bremen, Oldenburg, Ostfriesland und der ostfriesischen Inseln. 10. Aufl. - Faksimile-Ausgabe 1986. H. Döll, Bremen.

CHAPMAN, V. J. (1947): Biological Flora of the British Isles: *Suaeda maritima* (L.) Dum. - J. Ecol. **35**: 293-302.

CHAPMAN, V. J. (1960): Salt marshes and salt deserts of the world. Ed. 1. - Leonhard Hill, London.

CHAPMAN, V. J. (1976): Coastal vegetation. Ed. 2. - Pergamon, Oxford.

CLAPHAM, A. R., T. G. TUTIN & E. F. WARBURG (1962): Flora of the British Isles. Ed. 3. - Cambridge University Press, Cambridge.

CORDES, H. (1974): Eine neue Halophyten-Flur in der Nähe Bremens. - Abh. Naturwiss. Verein Bremen **38** (1): 43-66.

CRAWFORD, D. J. (1973): Morphology, flavonoid chemistry, and chromosome number of the *Chenopodium neomexicanum* complex. - Madroño **22**: 185-195.

CRAWFORD, D. J. & E. A. JULIAN (1976): Seed protein profiles in the narrow-leaved species of *Chenopodium* of the western United States: Taxonomic value and comparison with distribution of flavonoid compounds. - Amer. J. Bot. **63** (3): 302-308.

DAHMEN, R. (1989): Die *Salicornia*-Taxa und *Salicornia*-Gesellschaften des nordwestdeutschen Küstengebietes. - Diplomarbeit Universität Oldenburg, Studiengang Diplom-Biologie.

DAHMEN, R. (1991): *Salicornia*-Gesellschaften - ein Beispiel für die Differenzierung und Charakterisierung von Pflanzengesellschaften durch rangtiefe Taxa. - In: V. HAESELER & P. JANIESCH (1991: 41-42), 3. Oldenburger Workshop zur Küstenökologie. - BIS, Oldenburg.

DAVY, A. J. & H. SMITH (1988): Life history variation and environment. - In: DAVY, A. J., M. J. HUTCHINGS & A. R. WATKINSON (eds.) (1988: 1-22), Plant population biology. - Blackwell Scientific, Oxford.

DENFFER, D. VON (1978): Morphologie. - In: E. STRASBURGER, F. NOLL, H. SCHENCK & A. F. W. SCHIMPER (Begr.) (1978: 9-212), Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 31. Aufl. bearb. von D. v. DENFFER, F. EHRENDORFER, K. MÄGDEFRAU & H. ZIEGLER. - G. Fischer, Stuttgart, New York.

DUMORTIER, B. C. (1827): Florula Belgica, operis majoris prodromus. - Tornacorum Nerviorum.

DUMORTIER, B. C. (1869): Bouquet du littoral Belge. - Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. **7**: 318-371.

DU RIETZ, G. (1930): The fundamental units of biological taxonomy. - Svensk Bot. Tidskr. **24** (3): 333-428.

ELLISON, A. M. (1987): Effects of competition, disturbance, and herbivory on *Salicornia europaea* (Chenopodiaceae) populations. - Ecology **68**: 576-586.

ELLISON, A. M. & K. J. NIKLAS (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. Verein Bremen **3** (3): 305-323.

FOCKE, W. O. (1907): Wangeroog. Die Sandbank an der blauen Balge. - In: W. O FOCKE & H. SCHÜTTE (1907), Von der Küste. - Abh. Naturwiss. Verein Bremen **19** (1): 121-126.

FUTUYAMA, D. J. (1990): Evolutionsbiologie. - Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin.

GARVE, E. (1982): Die *Atriplex*-Arten (Chenopodiaceae) der deutschen Nordseeküste. - Tuexenia **2**: 287-333.

GARVE, E. & D. LETSCHERT (1991): Liste der wildwachsenden Farn- und Blütenpflanzen Niedersachsens. 1. Fassung vom 31.12.1990. - Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs. **24**: 1-152.

GEHU, J. M. (1976): Approche phytosociologiques synthétique de la végétation des vases salées du littoral atlantique francais (synsystématique et synchorologie). - In: J. M. GEHU (ed.) (1976), La Vegetation des Vases Salees. - Coll. Phytosoc. **4**: 395-462.

GEHU, J. M. (1989): Essai de typologie syntaxonomique des communautes europeennes de Salicornes annuelles. - Coll. Phytosoc. **18**: 243-260.

GILLHAM, M. E. (1970): Seed dispersal by birds. - In: F. FERRING (ed.), The flora of a changing Britain. - B.S.B.I. Conference Reports **11**: 90-98. Classey, Middlesex.

GLAHN, H. VON, R. DAHMEN, R. LEMM, D. VON & WOLFF (1989): Vegetationssystematische Untersuchungen und großmaßstäbliche Vegetationskartierungen in den Außengroden der niedersächsischen Nordseeküste. - Drosera **'89** (1/2): 145-168.

GOLDBLATT, P. & B. A. KRUKOFF (eds.) (1981): Index to plant chromosome numbers 1975-1978. - Monogr. Syst. Bot. Miss. Bot. Gard. 5.

GRAEBNER, P. (1913): *Suaeda*. - In: P. ASCHERSON & P. GRAEBNER (1913), Synopsis der mitteleuropäischen Flora **5** (1), Liefg. 3: 192-203. - Gebr. Borntraeger, Leipzig.

GRANT, V. (1976): Artbildung bei Pflanzen. - P. Parey, Hamburg.

GRAY, A. J., R. J. PARSELL & R. SCOTT (1979): The genetic structure of plant populations in relation to the development of salt marshes. - In: R. L. JEFFERIES & A. J. DAVY (eds.) (1979: 43-64), Ecological processes in coastal environments. - Blackwell, Oxford.

GREUTER, W., H. M. BURDET & G. LONG (eds.) (1984): Med-Checklist 1. Pteridophyta. Gymnospermae, Dicotyledones (Acanthaceae - Cneoraceae). Ed. 2. - Secretariat Med-Checklist, Berlin, Geneve.

GREUTER, W., F. R. BARRIE, H. M. BURDET, W. G. CHALONER, V. DEMOULIN, D. L. HAWKSWORTH, P. M. JØRGENSEN, D. H. NICOLSON, P. C. SILVA, P. TREHANE & J. Mc NEILL (eds.) (1994): International code of botanical nomenclature (Tokyo Code). - Regnum Veg. **131**: I-XVIII, 1-389.

HAMILTON, C. W. & S. H. REICHARD (1992): Current practice in the use of subspecies, variety and forma in the classification of wild plants. - Taxon **41** (3):485-498.

HÄNSEL, R. (1959): Zellsaftlösliche Pigmente (Anthocyanae und Flavonoide). - In: H. F. LINSKENS (Hrsgb.) (1959: 228-248), Papierchromatographie in der Botanik. - Springer, Berlin, Göttingen, Heidelberg.

HARBORNE, J. B. (1973): Phytochemical Methods. - Cox & Wyman, Norfolk.

HARBORNE, J. B. (1975): Biochemical systematics of flavonoids. - In: J. B. HARBORNE, T. J. MABRY & H. MABRY (eds.) (1975), The flavonoids. - Chapman and Hall, London.

HARBORNE, J. B. & C. A. WILLIAMS (1975): Flavone and flavonol glycosides. - In: J. B. HARBORNE, T. J. MABRY & H. MABRY (1975: 376-441), The flavonoids. - Chapman and Hall, London.

HAWKES, J. G. (1986): Infraspecific classification - the problems. - In: B. T. STYLES (ed.), Infraspecific classification of wild and cultivated plants. - The Systematics Association, special vol. **29**: 1-7. Clarendon Press, Oxford.

HOBOHM, C. (1991): Die Vegetation von Norderney. - Dissertation Universität Hannover, Fachbereich Biologie.

HOBOHM, C. (1992): Schleichende Veränderungen in den Salzwiesen Niedersachsens - ein Beitrag zur historischen Geobotanik. - Drosera **'92** (1): 27-34.

HOBOHM, C. & R. POTT (1992): Das *Suaedetum prostratae*: eine bislang übersehene Salzwiesenassoziation im Wattenmeerbereich und Vorschläge zur Gliederung der Klasse Thero-Salicornietea. - Ber. Reinh.-Tüxen Ges. **4**: 123-133.

HOFFMANN, P. & H. SACHERT (1967): Der Einfluß von Harnstoff auf die Entwicklung von *Salicornia brachystachya* G.F.W. MEYER - ein Beitrag zum Halophytenproblem. - Ber. Deutsch. Bot. Ges. **80** (7): 437-446.

HOPKINS, C. (1975): A taxonomic revision of North America *Suaeda* (Chenopodiaceae). - Ph.D. Dissertation, Miami Univ., Oxford, OH (Xerox Univ. Microfilms, Ann Arbor, MI, 1976).

HUTCHINGS, M. J. & P. J. RUSSELL (1989): The seed regeneration dynamics of an emergent salt marsh. - J. Ecol. **77**: 615-637.

JACOBSEN, H. (1970): Das Sukkulentenlexikon. - VEB G. Fischer, Jena.

JALAS, J. & J. SUOMINEN (eds.) (1980): Atlas Florae Europaeae 2 (5): Chenopodiaceae to Basellaceae. - Cambridge University Press, Cambridge.

JANTZEN, F. (1987): Pflanzen am Meer. Landbuch-Verlag, Hannover.

KÖNIG, D. (1939): Die Chromosomenverhältnisse der deutschen Salicornien. Planta **29** (3): 361-375.

KOUTSTAAL, B. P., M. M. MARKUSSE & W. DE MUNCK (1987): Aspects of seed dispersal by tidal movements. - In: A. H. L. HUISKES, C. W. P. M. BLOM, & J. ROZEMA (eds.) (1987: 226-233), Vegetation between land and sea. - W. Junk Publ., Dordrecht, Boston, Lancester.

KREEB, K. (1974a): Ökophysiologie der Pflanzen. - VEB G. Fischer, Jena.

KREEB, K. (1974b): Pflanzen an Salzstandorten. - Naturwiss. **61**: 337-343.

KUHBIER, H. (1989): *Suaeda maritima* (L.) DUMORTIER. - Manuskript, unveröffentlicht (Mellum-Flora).

LANDOLT, E. (1978): The importance of closely related taxa for the delimitation of phytosociological units. - In: E. VAN DER MAAREL & J. A. WEGNER (1978), Plant species and communities. Proceedings of the International Symposium held at Nijmegen, November 11-12, 1976. - W. Junk, The Hague, Boston, London.

LINNAEUS, C. (1753): Species plantarum. - Stockholm.

MAHN, E.-G. & L. UDWAL (1991): Zur phänotypischen Plastizität bei Populationen von *Chenopodium album* L. - In: B. SCHMID & J. STÖCKLIN (Hrsg.) (1991: 74-86), Populationsbiologie der Pflanzen. - Birkhäuser, Basel.

MARKHAM, K. R. (1989): Flavones, flavonols and their glycosides. In: P. M. DEY & J. B. HARBORNE (eds.) (1989: 197-235), Methods in plant biochemistry, Vol. 1. Plant Phenolics. - Academic Press, London.

METZING, D. (1993): Untersuchungen zur Taxonomie von *Suaeda maritima* (Chenopodiaceae). - Diplomarbeit Universität Bremen, Fachbereich 2 - Biologie/Chemie. 154 pp.

METZING, D. (1996): Variabilität und Heteromorphismus der Samen von *Suaeda maritima*. - Abh. Naturwiss. Verein Bremen **43**: 369-395.

MIERWALD, U. (1992): Kartierung kritischer Gefässpflanzen in Schleswig-Holstein. - Kieler Not. **21** (4): 168-176.

MOORE, R. J. (ed.) (1970): Index to plant chromosome numbers for 1968. - Regnum Veg. **68**.

MOORE, R. J. (ed.) (1971): Index to plant chromosome numbers for 1969. - Regnum Veg. **77**.

MOORE, R. J. (ed.) (1974): Index to plant chromosome numbers 1972. - Regnum Veg. **91**.

MOQUIN-TANDON, A. (1840): Chenopodearum Monographica Enumeratio. - P.-J. Loss, Paris.

NOBLE, S. (1990): Molecular variation between populations of annual halophytes. - PhD thesis, University of East Anglia, Norwich.

NÖLDEKE, C. (1872): Flora der ostfriesischen Inseln mit Einschluß von Wangeroog. - Abh. Naturwiss. Verein Bremen **3** (1): 93-198.

OBERDORFER, E. (1983): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. - 5. Aufl. E. Ulmer, Stuttgart.

PALLAS, P. S. (1803): Illustrationes plantarum imperfecte vel nondum cognitarum. - Leipzig.

PATZKE, E. (1990): Das Problem der Identität - Was kartieren wir eigentlich? - Flor. Rundbr. **23** (2): 135-140.

PEDROL, J. & S. CASTROVIEJO (1988): A proposito del tratamiento taxonomico y nomenclatural del genero *Suaeda* FORSSKÅL ex SCOP. (Chenopodiaceae) en „Flora Iberica". - Anales Jard. Bot. Madrid **45** (1): 93-102.

PETCH, C. P. & E. L. SWANN (1968): Flora of Norfolk. - Jarrold, Norwich.

PIIRAINEN, M. 1991: Flora Nordica notes. 1. *Salicornia* in northern Europe: Typification and taxonomic notes. - Ann. Bot. Fennici **28**: 81-85.

POTT, R. (1992): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. - E. Ulmer, Stuttgart.

ROTHMALER, W. (1955): Allgemeine Taxonomie und Chorologie der Pflanzen. - W. Gronau, Jena (Reprint 1992, Libri Botanici Bd. 3. IHW, Eching).

SCHAEFER, M. & W. TISCHLER (1983): Ökologie. - VEB G. Fischer, Jena.

SCHERFOSE, V. (1986): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Spiekeroog. I. Die Pflanzengesellschaften. - Tuexenia **6**: 219-248.

SCHERFOSE, V. (1990): Salz-Zeigerwerte von Gefäßpflanzen der Salzmarschen, Tideröhrichte und Salzwassertümpel an der deutschen Nord- und Ostseeküste. - Jahresber. Forschungsst. Küste **39**: 31-82.

SCHMUCKER, T. (1936): Sukkulenzgrad und Dimensionsquotienten. - Planta **26** (2): 247-254.

SCHOPFER, P. (1989): Experimentelle Pflanzenphysiologie - Bd. 2. Einführung in die Anwendungen. - Springer, Berlin, Heidelberg.

SCHWABE, A. (1991): Kleinräumige Vegetationskomplexe am Rande des Wattenmeeres: einige synmorphologische und biozönologische Merkmale. - Ber. Reinh.-Tüxen-Geselschaft **3**: 241-267.

SCHWABE, A. & A. KRATOCHVIL (1984): Vegetationskundliche und blütenökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Borkum. - Tuexenia **4**: 125-152.

SENGHAS, K. & S. SEYBOLD (1993): Schmeil • Fitschen - Flora von Deutschland und angrenzender Länder. 89. Aufl. - Quelle & Meyer, Heidelberg.

SIMON, C. (1958): Eine Halophytenflora am Oberrhein. - Bauhinia **1** (2): 144-150.

SMITH, H. (1985): Life-histories of annual plants in a heterogeneous salt marsh environment. - PhD thesis, University of East Anglia, Norwich.

SOÓ, R. (1951): A maygar növénvilág kézikönyve. - Akademiai Kiado, Budapest.

STACE, C. A. (1976): The study of infraspecific variation. - Curr. Adv. Pl. Sci **8** (4): 513-523.

STACE, C. A. (1986): The present and future infraspecific classification of wild plants. - In: B. T. STYLES (ed.) (1986), Infraspecific classification of wild and cultivated plants. The Systematics Association, special vol. **29**: 9-20. - Clarendon Press, Oxford.

STACE, C. A. (1989): Plant taxonomy and biosystematics. Ed. 2. - Edwald Arnold, London, New York, Melbourne, Auckland.

STERBETZ, I. (1971): Magevo apromadarak taplalekvalogatasa. - Allatani Koezl **58**: 171-172. (engl. Zusammenfassung in Biol. Abstr. **53** (1): 684, #6694).

STUESSY, T. F. (1990): Plant taxonomy. - Colombia University Press, New York.

SUDHAUS, W. & K. REHFELD (1992): Einführung in die Phylogenetik und Systematik. - G. Fischer, Stuttgart, Jena, New York.

SYLVESTER-BRADLEY, P. C. (1952): The classification and coordination of infra-specific categories. - Systematics Association, Taxonomic Principles Committee. - Vervielf. Manuskr.

TISCHLER, G. (1950): Die Chromosomenzahlen der Gefässpflanzen Mitteleuropas. - W. Junk, Den Haag.

TOMSOVIC, P. (1990): *Suaeda* SCOP. - In: S. HEJNY & B. SLAVIK (eds.) (1990), Kvetena Ceské rebubliky 2: 287-288. - Academia, Praha.

TONASCIA, N. (1992): Biosystematische Untersuchungen an *Heracleum sphondylium* s.l. in der Schweiz. - Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel **58**: 101-120.

TURESSON, G. (1919): The cause of plagiotropy in maritime shore plants. - Acta Univ. Lund. Nov. Ser. **16** (2).

TURESSON, G. (1922): The genotypical response of the plant species to the habitat. - Hereditas **3**: 211-350.

TUTIN, T. G., V. H. HEYWOOD, N. A. BURGES, D. H. VALENTINE, S. M. WALTERS & D. A. WEBB (1964): Flora Europaea. Vol. 1: Lycopodiaceae to Platanaceae. - Cambridge University Press, Cambridge.

TÜXEN, R. (ed.) (1972): Thero-Salicornieta. - Bibliographia Phytosociologica Syntaxonomica. J. Cramer, Lehre.

TÜXEN, R. (1974): Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. 2. Aufl. Lfg. 1. - J. Cramer, Lehre.

UNGAR, I. A. & F. CAPILUPO (1968): An ecological life history study of *Suaeda depressa* (PURSH) WATS. - Advancing Frontiers Pl. Sci. **23**: 137-158.

VAHLE, H.-C. & E. PREISING (1990): Thero-Salicornietea. - In: E. PREISING, H.-C. VAHLE, D. BRANDES, H. HOFMEISTER, J. TÜXEN & H. E. WEBER (1990), Die Pflanzengesellschaften Niedersachsens - Bestandsentwicklung, Gefährdung und Schutzprobleme. Salzpflanzengesellschaften der Meeresküste und des Binnenlandes. - Naturschutz Landschaftspfl. Nieders. **20** (7): 27-35.

WAISEL, Y. (1972): Biology of halophytes. - Academic Press, New York & London.

WALTER, H. & S. BRECKLE (1991): Ökologie der Erde Bd. 1. Ökologische Grundlagen in globaler Sicht. 2. Aufl. - G. Fischer, Stuttgart.

WEEGE, K.-H. (1984): Salzstellen und Salzflora. - Naturschutzarbeit Bez. Halle Magdeburg **21** (2): 23-42.

WENDELBERGER, G. (1950): Zur Soziologie der kontinentalen Halophytenvegetation Mitteleuropas. - Denkschr. Akad. Wiss. **108** (5): 1-180.

WESTHOFF, V. & M. F. VAN OOSTEN (1991): De Plantengroei van de Waddeneilanden. - Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlands Natuurhistorische Verenigung, Den Haag.

WESTHUS, W. (1984): Zur Entstehung und Pflegebedürftigkeit herzynischer Binnensalzstellen, dargestellt am Beispiel der „Solwiese" (NSG „Schloßwiese"). - Arch. Naturschutz Landschaftsf. **24** (3): 177-188.

WILLERT, D. J. von, B. M. ELLER, M. J. A. WERGER, E. BRINCKMANN & H.-D. IHLENFELDT (1992): Life strategies of succulents in deserts. - Cambridge University Press, Cambridge.

WILLIAMS, M. D. & I. A. UNGAR (1972): The effect of environmental parameters on the germination, growth, and development of *Suaeda depressa* (PURSH) WATS. - Amer. J. Bot. **59** (9): 912-918.

WULFF, H. D. (1936): Die Polysomatie der Chenopodiaceen. - Planta **26** (2): 275-290.

WULFF, H. D. (1937): Karyologische Untersuchungen der Halophytenflora Schleswig-Holsteins. - Jahrb. Wiss. Bot. **84**: 812-840.

YEO, A. R. & T. J. FLOWERS (1980): Salt Tolerance in the Halophyte *Suaeda maritima* (L.) DUM.: Evaluation of the Effect of Salinity upon Growth. - J. Exp. Bot. **31** (123): 1171-1183.

ZEYBEK, N., S. TOKUR, I. AKBULUT & H. H. MERT (1977): Chromosomenzahlen von drei Salzpflanzen aus Westanatolien. - Ber. Schweiz. Bot. Ges. **87** (1/2): 60-62.

ZOPFI, H.-J. (1993) a: Ecotypic variation in *Rhinanthus alectorolophus* (SCOPOLI) POLLICH (Scrophulariaceae) in relation to grassland management. I. Morphological delimitations and habitats of seasonal ecotypes. - Flora **188** (1): 15-39.

ZOPFI, H.-J. (1993) b: Ecotypic variation in *Rhinanthus alectorolophus* (SCOPOLI) POLLICH (Scrophulariaceae) in relation to grassland management. II. The genotypic basis of seasonal ecotypes. - Flora **188** (2): 153-173.

Anschriften der Autoren:
Dipl. Biol. Detlev Metzing, Prof. Dr. Hermann Cordes, Institut für Ökologie und Evolutionsbiologie, Abt. Geobotanik & Naturschutz, Universität Bremen, D-28344 Bremen
Heinrich Kuhbier, Überseemuseum Bremen, Am Bahnhofsplatz 13, D-28195 Bremen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Drosera

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: 1996

Autor(en)/Author(s): Metzing Detlev, Cordes Hermann, Kuhbier Heinrich

Artikel/Article: Biosystematische Untersuchungen an Suaeda maritima (Chenopodiaceae) 1-26