

Die Pflanzengesellschaften der Salz- marschen in den nordöstlichen Vereinigten Staaten von Nordamerika.

(Mit 14 Abbildungen auf 5 Tafeln.)
Tafel IV bis VIII.

Von Maximilian Steiner (Stuttgart).

I. Einleitung, Literatur.

Die Strandsümpfe, welche die Küstenlinie des atlantischen Ozeans im Nordosten der Vereinigten Staaten von Amerika auf weite Strecken hin säumen, bieten dem Botaniker in mehr als einer Hinsicht ein interessantes Studienobjekt. Auf viele Kilometer hin in ihrer Artzusammensetzung völlig gleichartige Pflanzengesellschaften, die durch den Eingriff des Menschen noch kaum oder überhaupt nicht verändert sind, die klare Abhängigkeit der Vegetationszonen von der Regelmäßigkeit und durchschnittlichen Dauer der Gezeiteeinwirkung im allgemeinen, die durch feine Unterschiede im Mikorelief des Bodens bedingten Unterschiede der edaphischen Bedingungen des Standorts und — damit zusammenhängend — der Vegetationsdecke im einzelnen stellen dem Pflanzengeographen und Soziologen ebenso wie dem Ökologen eine Fülle fesselnder Aufgaben.

Über die Vegetation dieser Salzmarschen (salt marshes) wurde von amerikanischen Forschern mehrfach berichtet. Zuletzt und am eingehendsten von Nichols, der im Rahmen seiner Vegetationsmonographie des Staates Connecticut den Formationen der Anlandungsgebiete (depositing areas) und damit vor allem den Salzmarschen einen längeren Abschnitt widmet. Seine Schilderung der Pflanzenvereine und ihrer Sukzessionsreihen ist im Sinne der Cowlesschen Schule gehalten. Diese Ausführungen, deren Bedeutung über den Rahmen einer bloßen Gebietsmonographie weit hinausgeht, sind leider besonders in Mitteleuropa nur sehr schwer zugänglich, so daß schon aus diesem Grunde die folgenden Ausführungen nicht ganz überflüssig zu sein scheinen. Dieselben werden sich in vielen wesentlichen Punkten den Beobachtungen und Auffassungen von Nichols anschließen.

Nichols gliedert die Strandgesellschaften in zwei Gruppen: Gesellschaften der Abtragungsgebiete (eroding areas) und der Anlandungsgebiete (depositing areas). Die erste Gruppe umfaßt die Pflanzenvereine der Küsten, die von Felsen und von glacialeem Geschiebe gebildet werden, unter letzterer werden die Assoziationen auf Geröll-, Sand- und Schlickstränden verstanden. Dieser von den physiographischen Faktoren bedingten horizontalen Gliederung steht eine der Lage zu den Gezeitenspiegeln entsprechende vertikale Gliederung gegenüber. Es wird unterschieden:

- A. Das Sublitoral. Vom mittleren Ebbespiegel bis zur unteren Existenzgrenze höherer Algen.
- B. Das Litoral zwischen mittlerem Ebbe- und Flutspiegel.
 - I. Unteres, bis zum normalen Halbflutniveau.
 - II. Mittleres, bis zum Nippflutniveau.
 - III. Oberes, bis zum mittleren Flutniveau.
- C. Das Supralitoral vom mittleren Flutspiegel bis zur oberen Grenze des direkten Einflusses der Meeresnähe auf die Vegetation.
 - I. Unteres, vom
 - II. oberen durch die Reichhöhe der gewöhnlichen Voll- und Neumondsprungfluten geschieden.

Von der wichtigsten dieser Sukzessionsreihen, von der Salzmarschserie, wird im folgenden am ausführlichsten die Rede sein. Eine kürzere Behandlung werden die Pflanzengesellschaften der brakischen Marschen und der Sandstranddünen erfahren.

Schon vor Nichols hatte Shales über die Strandsümpfe der atlantischen Küste der Union berichtet. Eingehendere Beschreibungen der Salzmarschvegetation, insbesondere des Staates New Jersey, verdanken wir Harshberger, der auch als erster durch experimentell-ökologische Untersuchungen über den Salzgehalt des Bodens den Gesetzmäßigkeiten in der Verteilung der verschiedenen Salzmarschassoziationen näher zu kommen suchte. An weiteren Forschern, die sich mit der Strandvegetation unseres Gebietes von pflanzengeographischen, ökologischen, zum Teil auch geologischen Standpunkten aus beschäftigten, sind Davis, Ganong, Kemp, Penhallow, Sheve, Snow, Townsend und Transeau zu nennen. Jüngst ist Hill in seiner Vegetationsmonographie der Penobscot Bay-Region in Maine auf die Pflanzenwelt einiger Salzmarschen in diesem nördlichsten der Unionsstaaten eingegangen. Uphof bringt in den Schenk-Karstensen Vegetationsbildern etliche Aufnahmen aus Salzmarschen der Südstaaten.

Aus den zuletzt genannten Arbeiten kann vor allem entnommen werden, daß die von mir selbst näher studierten Verhältnisse der Salzmarschvegetation im Staate Connecticut in großen Zügen ohne weiteres auf die in der gemäßigten Zone liegenden Oststaaten überhaupt verallgemeinert werden können. Erst in den subtropischen Gebieten des südlichen Florida wird die Formation der Salzmarschen von den Mangrovewäldern abgelöst.

Mein sieben Monate währender Studienaufenthalt¹⁾ in Connecticut wurde vor allem für ökologische Untersuchungen in den Salzmarschen verwendet. Angestrebt wurde in erster Linie eine Klärung der Synökologie und der ökologischen Grundlagen der Sukzessionsfolge durch das Studium der als entscheidend erkannten Konzentrationsverhältnisse der Standortsböden und weiter ein Einblick in die Autökologie der wichtigsten Vertreter der Salzmarschflora durch näheres Eingehen auf ihr osmotisches Verhalten und ihren Salzhaushalt. Über einen größeren Teil dieser Arbeiten wurde bereits an einer anderen Stelle (Steiner 1934) berichtet. Für derartige Untersuchungen war natürlich eine eingehende Kenntnis der studierten Pflanzengesellschaften Voraussetzung.

II. Physiographische Bedingungen der Salzmarschbildung.

Die Salzmarschen lassen sich als extrem bis mäßig hygrophile Pflanzengesellschaften kennzeichnen, die wenigstens zeitweise unter dem unmittelbaren Einfluß des in der Flutwelle landeinwärts strömenden Meerwassers stehen. Als Formationen sind sie vor allem durch das Vorherrschen einiger Gräser und grasähnlicher Formen charakterisiert. Nach ihrer Entstehung sind sie als verlandende Küstenstriche des Ozeans aufzufassen. Für eine solche landbildende Tätigkeit der See durch Schlickanlagerung, die sehr wesentlich durch die vegetationsbedingte organische Verlandung unterstützt wird, kommen naturgemäß nur Stellen in Frage, wo die Erosionswirkung der Brandung, von Meeresströmungen u. dgl. aus irgendeinem Grunde zurücktritt. Ferner scheiden Küstenstriche aus, wo die Anlandungsprodukte des Meeres sandiger Natur sind und zur Bildung von Stranddünen den Anlaß geben. Derartige Bedingungen für die Verlandung in Form der Salzmarschreihe sind aber an der atlantischen Küste Nordamerikas, insbesondere in ihrem nördlichen Teile (Neu-England-Staaten), in weitem Umfange verwirklicht. Dieses Gebiet hat erst in jüngster geologischer Vergangenheit eine starke positive Strandverschiebung (Küstensenkung) erfahren. Ob diese noch bis in die Gegenwart wirksam ist, ist umstritten. Manche Ergebnisse stratigraphischer Untersuchungen an Salzmarschdepots (Süßwasser- und Brackmarschtorfe, ja sogar Stubbenhorizonte unter der heutigen euhalophilen Salzmarschpflanzendecke) würden an sich dafür sprechen. Von geologischer Seite scheint man aber (vgl. Sharp) eher dazu zu neigen, solche Schichtenfolgen als Zeugen lokaler Meereseinbrüche in jüngster Vergangenheit zu werten und die Küstensenkung des Gebietes als schon vor längerer Zeit abgeschlossen zu betrachten. Zweifellos dürfte eine Vertiefung und Erweiterung der nur ganz vereinzelt Angaben über die Stratigraphie

¹⁾ Dieser Studienaufenthalt war mir durch die Verleihung des Theresa-Seessel-Fellowships 1932/33 der Yale-Universität in New Haven, Conn., U.S.A., ermöglicht worden. Durch Herrn Professor Dr. G. E. Nichols und die übrigen Professoren des Osborn Botanical Laboratory der genannten Universität wurde ich bei meinen Arbeiten in wirksamster Weise unterstützt, wofür ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank zum Ausdruck bringen möchte.

der Salzmarschtorfe (Bartlett, Davis, Flint, dort auch weitere Literatur) mit einem sehr bedeutenden Interesse nicht nur von botanischer, sondern auch von geologischer Seite rechnen dürfen. Auf alle Fälle aber steht schon auf Grund geomorphologischer Befunde (Sharp) eine ausgiebige postglaziale Küstensenkung für Neu-England fest, und zwar wird für das nördliche Maine von Sharp (nach Johnson) ein Senkungsbetrag von insgesamt 400 m angegeben, für Connecticut von noch immerhin rund 100 m. Die Folge dieser jüngsten geologischen Vorgeschichte ist aber eine ungemein stark zerklüftete Strandlinie, die sich in Europa höchstens mit der Fjordküste Skandinaviens vergleichen lassen dürfte. Recht eindringlich stellen sich diese Verhältnisse dar, wenn man die mit der Signatur für „salt-marshes“ bezeichneten Flächen der Spezialkarte, wie es genetisch ganz richtig ist, dem Meere zurechnet oder auch im Gelände von einem etwas erhöhten Beobachtungspunkte aus eine ausgedehntere Salzmarsch überblickt und nur die waldbedeckten „Ufer“ oder einzelne gebüsch- oder baumbestandene „Inseln“ tatsächlich als Ufer und Inseln nimmt, die aus stillen Meeresbuchten oder Lagunen entstandene Marschfläche aber sich als Wasserfläche vorstellt. Unmittelbar gegeben ist dieses Bild, wenn zur Zeit einer Springflut das Marschland weithin vom Wasser bedeckt ist und höchstens die über den Wasserspiegel herausragenden Halmspitzen der Gräser die wahre Natur des Geländes verraten (vgl. Abb. 1). Besonders lehrreich wird dann der Vergleich mit etwas weiter meerwärts gelegenen Stellen: Buchten, die zur Zeit des tiefsten Gezeitenstandes trocken liegen, begrenzt von lang vorgestreckten Felszungen und Eilanden und auf der Landseite gesäumt von der unaufhaltsam vordringenden Salzmarschvegetation, die früher oder später dieses ganze Vorgelände dem Festland zurückerobern wird. Sehr schön ließen sich solche Übergänge z. B. unweit der Stadt New Haven am Strande bei Mansfield Grove im Bezirke von Easthaven, Conn., beobachten. In gleicher Weise muß man sich die Salz- und Brackwassersümpfe, welche die Trichtermündungen des Westriver, des Quinnipiac. und Connecticut-River weit landeinwärts umsäumen, als ursprüngliche Teile der freien Wasserfläche vorstellen. Die eben genannten morphologischen Gebilde: stille, brandungsgeschützte Buchten und Lagunen mit vorgelagerten Inseln oder Dünenstreifen oder auch die Trichtermündungen der Wasserläufe sind Voraussetzung für den Verlandungszyklus der Salzmarschen.

Für die Ausdehnung der halophilen Pflanzenvereine landeinwärts ist naturgemäß die Gezeitenamplitude von Wichtigkeit. Diese nimmt an der Küste des Long-Island-Sounds in Connecticut von Norden nach Süden stetig zu. Die normale Ebbe-Flutdifferenz beträgt (nach Nichols) für

New London	0,8 m	New Haven	2,0 m
Stonington	0,9 m	Greenwich	2,3 m
Saybrook	1,2 m		

Die Springfluten unmittelbar nach Voll- und Neumond steigen um etwa 16 bis 20% höher, während die Nippfluten nach dem ersten und

dritten Mondviertel hinter den Springfluten um etwa 50% zurückbleiben. Noch höher als diese schwellen die Fluten zur Zeit der Tag- und Nachtgleichen an. Ebenso sind natürlich stärkere landwärts gerichtete Windströmungen die Ursache für besonders hohe Flutstände.

III. Die Vegetation der eigentlichen Salzmarsch.

a) Die *Spartina glabra*-Zone des unteren und mittleren Litorals.

Die ersten Vorposten der Salzmarschvegetation begegnen uns, wenn wir zur Ebbezeit landeinwärts schreiten, in der Zone des unteren Litorals. Diese bei Niederwasser trockenliegenden Flächen von übelriechendem, schwarzem Schlamm zeigen noch die letzten Relikte von submersen Gewächsen des Sublitorals: Büschel von *Zostera marina*¹⁾ und zahlreiche eingeschwemmte, den Boden oft weit hin überdeckende Thalli von *Ulva* und *Enteromorpha*. Dazwischen aber finden wir schon in einzelnen, isoliert stehenden Horsten das erste Marschgras; *Spartina glabra* (Muhl) in der var. *pilosa* Merr. und var. *alterniflora* (Loisel.) Merr. (Abb. 9.) Dieses unter günstigen Bedingungen bis zu 1 m hoch werdende Gras mit seinen recht tief reichenden Rhizomen stellt wohl den wichtigsten Faktor im Verlandungsprozeß dar. Die Pflanze dürfte nicht nur einen guten Schlickfänger darstellen, wofür der feine graue Überzug auf den Blättern nach Rückzug der Flut spricht, sondern sie spielt auch als Torfbildner beim Aufbau des Marschbodens eine ganz hervorragende aktive Rolle. Dies wird besonders sinnfällig, wenn wir ein Stück weiter landeinwärts schreiten. Die zunächst einzeln stehenden Büschel des Salzmarschgrases (salt marsh-grass) schließen bald zu einem vollkommen deckenden reinen Bestande zusammen. Zugleich ändert sich aber auch die Bodenbeschaffenheit grundlegend. Der weiche Schlick des Vorlandes macht einem sehr zähen und dichten Torf Platz, der sich bei näherer Untersuchung als ein Gewirr abgestorbener Rhizome und Wurzeln der *Spartina glabra* darstellt. Das Aussehen solchen Torfes ist ganz ähnlich dem von Radizellen-Torf unserer Riedmoore. Die Torflager der Salzmarschen können sehr häufig eine Mächtigkeit von über einem Meter erreichen. Auch weiter im Landinnern, wo die *Spartina glabra*-Bestände („reed-marsh“) längst anderen Gesellschaften der oberen Salzmarsch Platz gemacht haben, finden wir als Zeugen der Vegetationsentwicklung bald unter der Bodenoberfläche noch zahlreiche unverkennbare Reste von *Spartina glabra*.

¹⁾ Das Seegrass ist in den letzten Jahren in der Umgegend von New Haven plötzlich aus ungeklärten Ursachen bis zum fast völligen Schwund zurückgegangen. Es ist von Interesse, daß kürzlich aus Holland über ein ähnliches *Zostera*-Sterben berichtet wurde. (Soest.)

Auch dort, wo das untere Litoral, also die regelmäßig zweimal innerhalb von 24 Stunden vom Flutstrom überspülte Zone, gewissermaßen in langen Zungen landeinwärts vorstößt, in den Gezeitenbächen oder Prielen, besetzt ein Saum von *Spartina glabra* das ihn dem Gezeiteenniveau nach zukommende Areal. An solchen, meist stark mäandrierenden Prielen tragen vor allem die sanft geneigten Konvexufer üppig gedeihende *Spartina-glabra*-Bestände, während unmittelbar an den Rand der steil abbrechenden, in Erosion begriffenen Konkavufer weiter vorgeschrittene Sukzessionsgesellschaften heranreichen. Auch in den Gruppen, die in vielen Salzmarschen künstlich gezogen werden, um stehende Wasseransammlungen mit ihrer Brutgelegenheit für Stechmücken möglichst abzuleiten, siedelt sich *Spartina glabra* gerne an (Abb. 1 und 2). Immer wieder müssen diese Gräben neu ausgehoben werden, wenn sie nicht durch die rasch wirksame Verlandung verstopft und der angestrebte Zweck in sein Gegenteil verkehrt werden soll.

b) Die Salzmarsch des oberen Litoral.

Als nächstes Sukzessionsstadium folgt landeinwärts die „salt meadow“, die „upper littoral marsh“ der amerikanischen Autoren, die weitausgedehnte Fläche der Salzmarsch im engsten Sinne des Wortes. Ihr physiognomisches Gepräge erhalten ihre Pflanzenverciue durch die ausgesprochene Dominanz einiger Graminiden, die das Bild einer kurzrasigen Wiese bedingen. Vor allem sind drei Arten von Wichtigkeit: *Spartina patens* (Ait. Muhl., zumeist in der var. *juncea* (Michx.) Hitchc. (Abb. 5), *Distichlis spicata* (L.) Greene (Abb. 6) und *Juncus Gerardi* Loisel. (Abb. 7). Bald treten diese drei Arten gleichmäßig vergesellschaftet, häufiger aber (zusammen mit anderen unterdominanten Charakterarten der Salzmarschserie) in fast reinen Beständen auf. Wenn auch erst das eingehendere Studium der Standortbedingungen gestattet, einen Einblick in die Gesetzmäßigkeiten des scheinbar vorliegenden regellosen Mosaiks zu gewinnen, so lassen sich doch bereits durch den Vergleich zahlreicher Einzelbestände gewisse Anhaltspunkte für die soziologische Funktion der einzelnen Arten erheben. Schon Nichols nennt *Juncus Gerardi* als die Charakterpflanze höher gelegener Stellen, *Spartina patens* als kennzeichnend für tiefer gelegene Partien mit guter Entwässerung und *Distichlis* endlich als Zeigerart schlecht entwässerter Plätze. Durch die Methode der Linientaxierung können wir in vielen Fällen zu einem klaren Bild über die regionale Aufeinanderfolge der drei Dominanten und damit auch über ihre Stellung in der natürlichen Sukzessionsreihe gelangen. In Tabelle 1 wird ein Beispiel aus mehreren solcher Aufnahmen herausgegriffen, welche alle im wesentlichen gleiche Verhältnisse erkennen ließen. Vom Rande eines Priels ausgehend, wurde gegen den Rand der Salzmarsch hin eine gerade Linie abgesteckt und längs dieser Profillinie Quadratmeter für Quadratmeter soziologisch aufgenommen. Die Deckungsgrade der vertretenen Arten wurden nach der fünfteiligen Skala Braun-Blanquets geschätzt.

Tabelle 1.
Linienprofil: Salzmarsh bei Manfields Grove (Momaugoin), Easthaven,

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
je 1×1 m Gesamt- deckung in %	50	50	80	100	100	100	100	100	100	95	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
<i>Spartina glabra</i>	5	4	3	1-2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Spartina patens</i>	—	3	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Distichlis spicata</i>	—	—	—	—	+	+	1-2	+	—	—	—	+	1	2	2	2	2	2	2	1	—	—	—	—
<i>Juncus Gerardi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	5	5	5	5	5	5	5	—	—	—	4
<i>Salicornia europaea</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	+	++)	+	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Iva oraria</i> Keim- linge	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	1	2	2	—	—
" " erwachsen	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	—
<i>Solidago sempervirens</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	2	2	3	3
<i>Potentilla pacifica</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2

*) Kleine offene Stelle.

Die Deckungsgrade beziehen sich immer auf die vegetationsbedeckte Fläche = 100 %.
 Probefläche 1: Randböschung eines stark mäandrierenden Priels.

Auf Probefläche 24 folgt eine 5 m breite Zone von *Panicum virgatum*, *Solidago sempervirens*, *Potentilla pacifica*, *Helianthus giganteus*, *Myrica carolinensis*, *Rumex* sp., *Rosa virginiana*, *Achillea millefolium*, *Elymus virginicus* var. *hirsutiglumis*, *Aster nov-belgii*, *Daucus carota*, *Rhus toxicodendron*, darauf ein lichter Eichen-Hickory-Bestand. u. a.

Wenn wir uns zunächst auf die Betrachtung der dominanten Graminiden beschränken, so ergibt sich aus Tabelle 1 folgendes: auf die aus reiner *Spartina glabra* bestehende Vegetation der flachen Priel-Böschung folgt eine Zone mit höchstem Deckungsgrad von *Spartina patens*. An anderen Stellen könnten hintereinander leicht Hunderte von Meterquadraten mit immer gleichbleibendem soziologischen Gefüge ähnlich dem in den Probestflächen 5 bis 11 gelegt werden. Klar ersieht man auch aus dem Profil die bereits von Nichols richtig hervorgehobene Funktion von *Juncus Gerardi* als Besiedler randnaher, wohl auch etwas erhöht gelegener Partien. Gänzlich unbemerkt ist aber anscheinend für die bisherigen Untersucher der Streifen von *Distichlis* geblieben, der sich mehr oder weniger ausgeprägt zwischen die *Spartina patens*-Wiese und die Randgesellschaft des *Juncetum Gerardi* einschleibt und an dieser Übergangszone kaum jemals vermisst wird. Das vorliegende Linienprofil aus der Salzmarsch von Mansfield Grove ist gerade deswegen in dieser Hinsicht so bemerkenswert, weil dort *Distichlis* überhaupt nur in der oben beschriebenen soziologischen Funktion zu finden ist und Komplikationen des Bildes durch „Wannen“, wie sie an anderen Örtlichkeiten häufig sind, gänzlich fehlen. Selbst an Stellen, wo die Randgesellschaft offenbar durch Zutagetreten von süßem Grundwasser den Charakter der brackischen Marschen annimmt, also etwa aus Beständen von *Scirpus Olneyi* besteht, läßt sich diese *Distichlis*-reiche Facies einwandfrei feststellen. Es wird sich ergeben, daß gerade das soziologische Verhalten von *Distichlis* gegen eine zu schematische Erklärung der Gesellschaftsfolge aus der Lage zum Gezeittenniveau spricht.

Als halophile Charakterarten, die in wechselnder Menge die oben besprochenen Dominanten begleiten, sind vor allem zu nennen: *Puccinellia angustata* (R.Br.) Rand et Redfield, *Limonium carolinianum* (Walt.) Britton (Abb.4), mit seinen hellvioletten Blüten eine wahre Zierde des Frühherbstaspektes der Salzmarschen, *Plantago decipiens* mit extrem fleischigen Blättern, der ebenfalls stark sukkulente *Aster subulatus* Michx. (Abb.8), *Triglochin maritimum* L., *Gerardia maritima* Raf. und die einjährigen Quellerarten: *Salicornia europaea* L. (= *S. herbacea* L.) (Abb.10) und *Salicornia mucronata* Bigel. Ferner — im allgemeinen schon auf randnahe Teile der Salzmarschen beschränkt: *Aster tenuifolius* L. und *Solidago sempervirens* L.¹⁾. Besonders etwas offene Stellen des Rasens der oberen Salzmarsch sind günstige Standorte für die genannten Begleitarten.

c) Die Wannen.

Eine sehr auffallende Abwechslung in die weiten, gleichförmigen Bestände der Salzmarsch bringen eigenartige Stellen, die in der Literatur mehrfach Berücksichtigung gefunden haben: die „salt meadows“, „rotten spots“ oder „pans“ der amerikanischen Autoren. Wir wollen sie im folgenden in Anlehnung an den englischen Sprach-

¹⁾ In der Nomenklatur halte ich mich an die 7. Auflage von „Gray's Manual“.

gebrauch („pans“) als „Wannen“ bezeichnen. Es handelt sich dabei um sehr verschieden große Flächen — der Durchmesser kann zwischen einem halben und vielen Dutzenden von Metern schwanken —, die sich durch die Zusammensetzung und die geringere Dichte des Pflanzenwuchses auffallend gegen ihre Umgebung abheben. Eine Bodenbedeckung von 5% und weniger ist in der Mitte solcher Wannen gar nichts Seltenes, ja es finden sich sogar ganz sterile Flächen, die dann an sonnigen Tagen häufig von weißen Salzausblühungen bedeckt sind (Abb. 3). Wie der Name schon andeutet, stellen diese Wannen meist flache Depressionen dar, was sich nach dem Rückzug der Flut an dem zurückbleibenden, stagnierenden Wasser besonders schön beobachten läßt. Doch ließen sich genug Fälle beobachten, wo solche Niveauunterschiede fehlen oder zumindest stark zurücktreten. Nichols beschreibt die Vegetation zutreffend, aber in etwas allgemeinen Zügen: „*Distichlis* ist oft vorhanden, Charakterpflanzen sind *Spartina glabra* und *Salicornia* — but even for them, the soil conditions are not wholly favorable and very often they succumb to their manifestly unsuitable environment... , salt marsh-grass (*Spartina glabra*, d. Verf.) is low..., impoverished habit, often failing to flower..., samphire (*Salicornia*) and sea lavender (*Limonium*) grow less vigorously than on better drained soils, frequently exhibiting a very sick appearance.“ Besonders in tieferen und feuchteren Wannen sind dichte Algenüberzüge an der Bodenoberfläche zu finden (*Enteromorpha*, *Cladophora expansa*, *Lyngbya*, *Microcoleus*, *Chroococcus* u. a.), die übrigens auch für die Böschungen der Grabenwände charakteristisch sind und ebensowenig in der Bodenschicht des Salzmarschrasens fehlen.

Die hier beschriebene kümmerliche Entwicklung der pflanzlichen Bewohner solcher Wannen ist nun allerdings höchst auffallend. Besonders *Spartina glabra*, die sonst Blätter bis zu 40 cm Länge entwickelt und mit ihren Infloreszenzschäften bis 1 m hoch wird, entfaltet nur ganz wenige Blätter von knapp 15 cm Länge und treibt, wofern sie nicht überhaupt steril bleibt, spärliche Blütenstände von kaum 20 cm Höhe. Ein Ähnliches gilt für die übrigen Arten, die an diese offensichtlich höchst ungünstigen Standorte vordringen.

Durch Vergleich zahlreicher Einzelstellen kam ich zur Unterscheidung von drei verschiedenen Typen solcher „Wannen“:

I. *Spartina glabra*-Wannen. Sie unterscheiden sich von der Randvegetation der Gruppen und Priele eigentlich im Wesen nur durch die weitaus kümmerlichere Entwicklung der *Spartina glabra*. Auch ist das floristische Bild meist ein wenig bunter als im homogenen Bestande der unteren Salzmarsch: *Salicornia europaea* und *S. mucronata*, *Limonium*, *Triglochin*, *Plantago* können mehr oder weniger reichlich vertreten sein. Die Bodenbedeckung reicht bis an 100% heran. Gegen den Rand zu gewinnt allmählich *Spartina patens* die Oberhand und leitet einen allmählichen Übergang zur eigentlichen *Spartina patens*-Marsch ein.

II. *Spartina glabra*-*Distichlis*-Wannen. Die Bodenbedeckung ist — mit Typ I verglichen — wesentlich niedriger. Sie beträgt oft

nur 10% und darunter. Der Pflanzenwuchs besteht in erster Linie aus ganz dürrtigen und meist steril bleibenden Exemplaren von *Spartina glabra*. Abgestorbene Reste dieser Art weisen auf die ungünstigen Lebensbedingungen hin. *Salicornia-europaea*-Keimlinge gehen meist schon frühzeitig in der Vegetationsperiode ein. Besonders charakteristisch für diesen Wannentyp ist eine sehr deutlich ausgeprägte *Distichlis*-reiche Facies in der randlichen Zone des Übergangs zu den normalen Salzmarschgesellschaften.

Typ I und II sind durch mannigfache Übergänge miteinander verbunden. Ich konnte oft die Beobachtung machen, daß sich Wannen auf der einen Seite, wo sie sich einer Gruppe oder einem Priel nähern, mehr wie der erste Typ verhalten, während die andere Seite mit *Distichlis*-Beständen dem Typus II entspricht.

III. *Salicornia-mucronata*-Wannen. Sie stellen schon nach dem äußeren Gepräge den extremsten Typus dar. Meist klein an Ausdehnung, zeigen sie in der Mitte häufig gänzlich vegetationsfreie Stellen mit gelegentlicher Salzausblühung an der Oberfläche. Daran schließt sich randwärts ein lockerer Gürtel von verzweigter *Salicornia mucronata*, ein weiterer Gürtel von *Distichlis* folgt und leitet schließlich zu den Beständen der normalen Salzmarschfläche über.

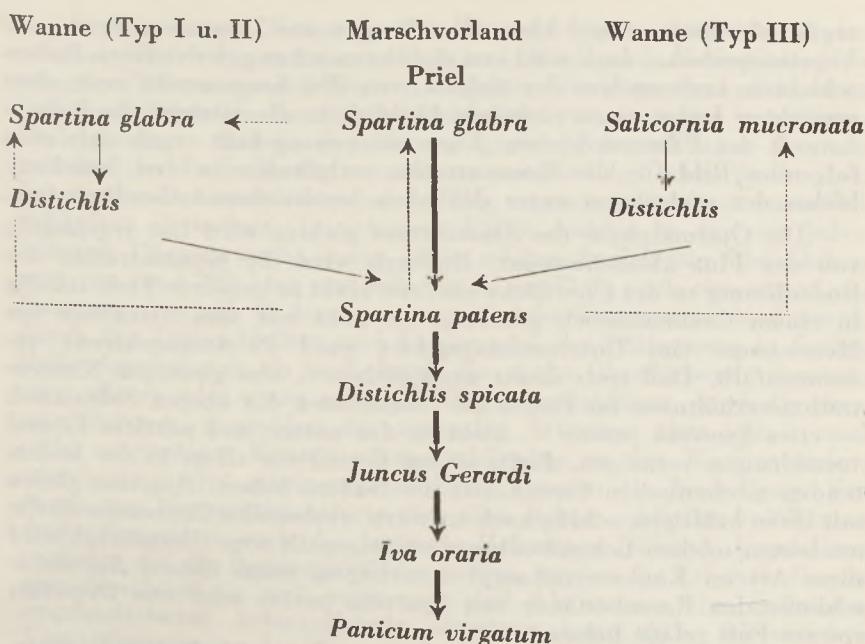
Wannen vom Typ I liegen durchwegs in tieferem Gezeitenniveau als solche der zweiten Art. Sie sind häufiger bei Flut überschwemmt als diese. An einigen Beispielen vom Typus III konnte überhaupt während der ganzen Beobachtungen (April bis Ende September) eine Überflutung durch Meerwasser nicht sicher festgestellt werden.

Für die Entstehung der Wannen gibt Nichols eine sehr einleuchtende Erklärung, die auf zwei von früheren Forschern geäußerte Ansichten zurückgreift. Die eine Möglichkeit liegt darin, daß durch eingeschwemmtes Driftmaterial organischer oder anorganischer Natur die ursprünglich vorhandene Pflanzendecke zum Absterben gebracht wird. Stellen, die auf diese Art vegetationslos geworden sind, müssen unter wesentlich verschärften Bedingungen die Sukzessionsreihe von neuem durchlaufen. Auf diese Form der Wannenentstehung hat vor allem Harshberger (1916) in einer eigenen Studie hingewiesen — sekundäre „pans“ nach Nichols. Die Anordnung und räumliche Gestaltung anderer Wannen läßt unschwer ihren Ursprung aus teilweise verwachsenen Prielen oder Gruppen erkennen (primäre Wannen). Es bedarf keines besonderen Hinweises, daß nach dem Gesagten die letztere Art der Wannenbildung vorwiegend zum Typus I führen wird, allenfalls zu Übergangsformen oder mittelbar im Verlaufe weiterer Entwicklung zum Typus II. Die sekundären Wannen dagegen werden sich regelmäßig als Typ II oder III darstellen, es sei denn, daß lokale Bedingungen, wie Nähe eines Grabens, Lage im unteren Teil des mittleren Litoral, eher für die Bildung einer reinen *Spartina glabra*-Wanne entscheiden. Bei Typus III mag schließlich auch noch die Bodenbeschaffenheit kennzeichnende Bedeutung haben. Regelmäßig wurde an solchen Stellen ein sehr stark mit Sand untermischter Schlick festgestellt.

d) Die supralitoralen Randgesellschaften der Salzmarsch.

Anschließend an die *Juncus-Gerardi*-Zone, vielfach mit ihr teilweise vereinigt, tritt am Salzmarschrand die strauchförmige Komposite *Iva oraria* Bartlett (Abb. 1, 3 und 11) auf. Längs der Gruppen, hier vielleicht durch die leichte Bodenerhöhung beim Grabenauswurf bedingt, dringt der bis 1 m hohe Strauch auch weit in die eigentliche Marschfläche vor. Den Abschluß nach außen bildet eine Zone, die vor allem durch das mannshohe *Panicum virgatum* L. charakterisiert ist. Daneben findet sich, besonders an feuchteren Stellen, auch *Spartina Michauxiana* Hitchc. und die damit nahe verwandte, im Gebiet relativ seltene *S. cynosuroides* (L.) Roth. Als weitere Charakterarten dieser Gesellschaft haben die kumarinduftende *Hierochloa odorata* (L.) Wahlenb., der fleischigblättrige *Solidago sempervirnaes* L., *Teucrium canadense* L. var. *littorale* (Blicknell) Fernald, *Baccharis halimifolia* L. (Abb. 12), *Helianthus giganteus* L., *Cirsium spinosissimum* (Walt.) Scop. (= *Cnicus horridulus* (Pursh.), *Aster novi-belgii* L. u. m. a. zu gelten. An offenen Stellen dieser Zone findet sich *Suaeda linearis* (Ell.) Moq. Der Compositenstrauch *Baccharis halimifolia* befindet sich im Gebiete von New Haven, Conn., bereits an der Nordgrenze seines Verbreitungsareals. Weiter südlich, etwa schon im Staate New Jersey, scheint diese Art, nach den Angaben von Harshberger zu schließen, an ganz ähnlichen Stellen vorzukommen wie *Iva oraria*. Schon die hier genannten Arten wurzeln meist in landeigenem Mineralboden, sind also, streng genommen, eigentlich nicht mehr der Sukzessionsserie der Salzmarschen zuzuzählen. Manche ubiquistische Formen mit geringen Standortsansprüchen dringen bereits in diese mäßig halischen Reviere vor: *Solidago graminifolia* (L.) Salisb., *S. bicolor* L., *Rhus toxicodendron* L., *Myrica caroliniensis* Mill. Ein dichtes Buschwerk von verschiedenen Sumach-Arten (*Rhus copallina* L., *R. glabra* L., *R. typhina* L.), *Gaylussacia baccata* (Wang.) C. Koch, *Clethra alnifolia* L., *Rosa humilia* Marsh., *Amelanchier spec. div.*, *Pirus arbutifolia* (L.) L. f., *Sassafras variifolium* (Salisb.) Ktze., *Smilax spec. div.* führt schließlich zu lichten Wäldern von Eichen (*Quercus stellata* Wang., *Qu. velutina* Lam., *Qu. alba* L. u. a. Arten), *Carya* s. p. s. p., *Nyssa silvatica* Marsh. usw. über. Diese und andere nicht genannte Arten bilden zwar einen für die genannten Standorte durchaus charakteristischen Verein, ohne aber im einzelnen auf solche Biotope beschränkt zu sein.

Die wichtigsten Sukzessionsreihen der Salzmarschvegetation lassen sich in Form des folgenden Pfeilschemas zusammenfassen:



Die Hauptsukzessionsreihe ist durch stärkere Linien hervorgehoben. Die Möglichkeiten rückläufiger Entwicklung sind durch unterbrochene Linien angedeutet. Für die einzelnen Pflanzengesellschaften ist jeweils nur der Name der dominanten Art verzeichnet.

IV. Zur Ökologie der Salzmarschen.

a) Synökologie.

Die wesentlichsten Ergebnisse meiner ökologischen Studien in den nordamerikanischen Salzmarschen sollen hier nur in Form einer knappen Zusammenfassung wiedergegeben werden. Einzelheiten wären in der ausführlichen Veröffentlichung (Steiner a.a.O.) nachzulesen.

Als entscheidender Standortsfaktor für die Verteilung und Aufeinanderfolge der einzelnen Salzmarschgesellschaften wurde die Salzkonzentration des Bodens erkannt. Diese Größe steht natürlich in engem Zusammenhang mit der durch die Niveaulage des Standortes bedingten Gezeitenhäufigkeit und Gezeitendauer. Die Beziehungen zwischen beiden Faktoren sind aber verwickelterer Art.

Bei der Kennzeichnung des osmotischen Verhaltens eines Standortbodens müssen zwei Größen berücksichtigt werden: die durchschnittliche und maximale Höhe der Salzkonzentration einerseits und die Amplitude der durch den Gezeiteinfluß, die Witterungsbedingungen usw. hervorgerufenen Schwankungen derselben andererseits. Schon die Ermittlung der osmotischen Werte an der Bodenoberfläche

ergibt oft überraschend klare Beziehungen zur Zusammensetzung der Vegetationsdecke, doch wird erst die Untersuchung der tieferen Bodenschichten, insbesondere der tiefsten, von den Saugwurzeln noch eben erreichten Lagen einen richtigen Einblick in die tatsächliche Lebensumwelt der Pflanzen bieten. Kurz zusammengefaßt ergab sich etwa folgendes Bild für die Konzentrationsverhältnisse in den Standortsböden der wichtigsten unter den oben beschriebenen Gesellschaften.

Die Optimalphase des *Spartinetum glabrae* wird fast regelmäßig von der Flut überschwemmt. Dadurch wird die Konzentration der Bodenlösung an der Oberfläche und erst recht in größerer Tiefe ständig in einem Größenbereich gehalten, der etwa mit dem Salzgehalt des Meerwassers (im Untersuchungsgebiet rund 19 Atmosphären) zusammenfällt. Daß trotz dieser ausgeglichenen, also günstigen Konzentrationsverhältnisse im Boden die Dominanten der oberen Salzmarsch — etwa *Spartina patens* — nicht in das untere und mittlere Litoral vorzudringen vermögen, dürfte seinen Grund vor allem in der bedeutenden mechanischen Unstabilität des Bodens haben. *Spartina glabra* mit ihren kräftigen, schräg nach aufwärts wachsenden Rhizomen dürfte am besten solchen Lebensbedingungen angepaßt sein. Umgekehrt wird diese Art im Konkurrenzkampf unterliegen, wenn einmal die dichtschießenden Rasenbestände von *Spartina patens* oder von *Distichlis spicata* Fuß gefaßt haben.

Spartina-patens- und *Juncus-Gerardi*-Böden verhalten sich untereinander sehr ähnlich. In der Wurzelregion (bei etwa 30 cm Tiefe und darunter) liegt die Salzkonzentration bei nur geringfügigen Schwankungen im Größenbereich derjenigen des Meerwassers. Auch an der Bodenoberfläche sind die Schwankungen des osmotischen Wertes mäßig. Im *Spartina-patens*-Rasen fanden sich Maximalschwankungen von 7 Atm. Sie sind noch etwas geringer als in *Juncus-Gerardi*-Beständen (10 Atm.). Bei letzterer Art macht sich die etwas erhöhte Lage des Standortes in einem längeren Ausbleiben der ausgleichenden Gezeitenüberflutung und damit bedeutenderen Konzentrationsanstiegen bei trockenem Wetter einerseits, in einer stärkeren Auswaschung bei Regenfällen anderseits bemerkbar. Der dichte Rasenschluß der *Spartina-patens*- und *Juncus-Gerardi*-Wiesen wirkt übrigens durchaus im Sinne einer Evaporationsverminderung an der Bodenoberfläche und damit in der Richtung einer weitgehenden Stabilisierung des osmotischen Verhaltens auch der oberflächlichsten Bodenlagen.

Bei der eingehenden Prüfung einer Anzahl von *Distichlis*-Böden fiel die überaus breite Amplitude der Salztoleranz dieser Art auf, sowohl was die absolute Höhe der schädigungslos ertragenen Konzentrationen wie die an ein und derselben Stelle innerhalb kurzer Zeitspannen auftretenden Konzentrationsschwankungen betrifft. Diese Eigenschaft befähigt *Distichlis* offenbar zur Besiedlung ganz verschiedenartiger Standorte. Sie wird sich überall dort ansiedeln können, wo die Lebensbedingungen für andere Rasengesellschaften noch nicht oder nicht mehr gegeben sind. Das scheint zum Beispiel an der Assoziationsgrenze des *Spartinetum glabrae* und des *Juncetum Gerardi* und besonders auffällig am Rande der Wannen der Fall zu sein.

Eine genauere Kenntnis der Konzentrationsverhältnisse in den Salzmarschböden gestattet es auch, eine befriedigende ökologische Deutung des Phänomens der Wannen zu geben. Sie ist in den außerordentlich hoch liegenden Konzentrationshöchstwerten — selbst in größeren Bodentiefen — und in den überaus großen Schwankungen des Salzgehaltes der Bodenlösung an solchen primär oder sekundär in ihrer Vegetationsdecke verarmten oder völlig vegetationslos gewordenen Örtlichkeiten zu suchen. In extremen Fällen wurden in der von jedem höheren Pflanzenwuchs freien Mitte solcher Stellen ein Oberflächenwert von rund 220 Atm. und selbst in 25 cm Tiefe noch eine osmotische Konzentration von 40 Atm. gemessen. Solche Extremwerte sind sowohl durch das Zurückbleiben und Eindampfen des Flutwassers in flachen Bodendepressionen als auch durch die starke Oberflächenverdunstung ganz offener oder wenig gedeckter Böden zu erklären. Auch die etwas gemäßigten, gegenüber der normalen Salzwiese aber immer noch recht ungünstigen Konzentrationsverhältnisse an den Wannenrändern erlauben nur den salzunempfindlichsten Formen die Ansiedlung. Erst durch den Evaporationsschutz, den eine dichter schließende Pflanzendecke, besonders auch die lagernde Halmstreu früherer Vegetationsperioden auf die Bodenoberfläche ausübt, werden die Lebensbedingungen allmählich so weit verbessert, daß schrittweise eine Sukzession empfindlicherer Artenverbände einsetzen kann. Als salztoleranter Vegetationspionier der Wannen kommt vor allem *Spartina glabra* in Frage. Diese Art verträgt starke Anstiege des osmotischen Wertes in der Oberflächenschicht des Bodens und selbst in der Rhizosphäre noch immerhin Konzentrationen von mindestens 30 Atm. Freilich ist unter solchen Umständen die Vitalität der Pflanzen schon merklich gemindert. Häufig kommt es bei kümmerlichem vegetativen Wachstum überhaupt zu keiner Blütenentfaltung mehr. Die gleichfalls bedeutende Salzresistenz von *Distichlis spicata*, die in der Randzone der Wannen häufig zu finden ist, wurde bereits oben vermerkt.

Als Erstbesiedler der Wannen haben wir weiter die *Salicornia*-Arten, insbesondere *Salicornia mucronata*, kennen gelernt. Während die bisher besprochenen perennierenden Gewächse nur an Stellen zu finden sind, die ihnen in normalen Jahren zusagende Lebensbedingungen bieten, können wir bei den einjährigen Queller-Arten im Verlaufe einer jeden Vegetationsperiode einen interessanten natürlichen Auslesevorgang beobachten. Er wird ausgelöst durch die an verschiedenen Standorten ganz ungleichen Zunahmen der Bodenkonzentration während des Sommers. Im Frühjahr bietet sich bei den durchwegs niedrigen Salzkonzentrationen der Bodenoberfläche (12 bis 20 Atm.) so gut wie überall ein geeignetes Keimbett für die *Salicornia*-Samen, die durch die winterlichen Sturmfluten über die ganze Salzmarschfläche ausgesät wurden. Bald aber werden an vielen Stellen die Bedingungen für ein weiteres Gedeihen ungünstig. Entweder bewirkt die heranwachsende Feldschicht der Salzgräser eine empfindliche Einschränkung des Lichtgenusses, was zu einem Verkümmern der *Salicornia*-Pflänzchen führt. Oft findet man sie noch am Ende der Vegetationsperiode unter der Grasdecke am Leben. Nach der Ent-

faltung der Keimblätter wurden nur wenige, ganz dünne und zarte Stammglieder entwickelt, eine Verzweigung fehlt. Zur Blüte kommen solche extreme Schatten-Kümmerformen niemals, es sei denn, daß es ihnen gelingt, durch die deckende Feldschicht der Gräser ans Licht durchzustößen. Das wird ihnen manchmal dadurch erleichtert, daß sowohl *Spartina patens* als auch *Juncus Gerardi*, weniger *Distichlis*, während des Sommers unter dem Einfluß von Flut und Regen zum Lagern neigen. Dann tritt im oberen Teile dieser Pflänzchen noch nachträglich eine mehr oder weniger normale Ausbildung und Verzweigung des Sproßsystems und Blüten- und Fruchtbildung ein. An offenen Stellen mit optimalem Lichtgenuß bedeutet andererseits das rasche Ansteigen der Konzentrationswerte des Bodens einen begrenzenden Faktor. Soweit die *Salicornia*-Arten — insbesondere *Salicornia europaea* ist recht empfindlich! — nicht überhaupt eingehen, zeigen sie an solchen salzreichen Stellen eine verbeulte, zwergige Tracht mit sparriger, unregelmäßiger Verzweigung. Für *Salicornia europaea* dürfte die absolute Existenzgrenze bei einem osmotischen Wert von 35 bis 40 Atm. in der Wurzelregion (5 bis 10 cm tief) zu suchen sein. *Salicornia mucronata* ist wesentlich widerstandsfähiger; noch bei 50 bis 60 Atm. in der Wurzelregion (mehr als 100 Atm. in den obersten 5 cm) wurden durchaus normal entwickelte *S. mucronata*-Bestände angetroffen. Diese Art ist also in ganz besonderer Weise als Erstbesiedler extrem ungünstiger Wannenstandorte ausgerüstet. Zur optimalen Entwicklung — bis $\frac{1}{2}$ m hohe, üppig verzweigte und reichlich blühende und fruchtende Büsche — kommt *Salicornia europaea* nur an Stellen, wo sich gute Lichtverhältnisse mit gemäßigten Konzentrationsbedingungen im Boden vereinen. Das ist vor allem an etwas vegetationsoffenen Stellen mit regelmäßiger Überflutung der Fall, also in tieferen Lagen der *Spartina-patens*-Bestände.

b) Autökologie.

Auch die Autökologie der Salzmarschpflanzen wird zu einem sehr wesentlichen Teile von der halischen Natur des Bodensubstrates her bedingt. Durch reichliche Kochsalzaufnahme ist der osmotische Wert des Zellsaftes der Marschhalophyten gegenüber den Vertretern glykischer Hygrophytenvereine bedeutend erhöht, und zwar um einen Betrag, der ungefähr der Salzkonzentration in der Wurzelregion entspricht. Durch diese Erhöhung der Zellsaftkonzentration ist die ungestörte Wasseraufnahme auch aus der salzreichen Bodenlösung gewährleistet, so daß auch diese Befunde für die Annahme einer physiologischen Trockenheit im Sinne Schimpers keine Anhaltspunkte liefern. Auch die ökologische Untersuchung des Wasserhaushaltes der Halophyten (vgl. die Zusammenstellung bei Stocker) ist ja zu einer restlosen Ablehnung der Schimperschen Theorie gekommen.

Auch beim Vergleich von Pflanzen der gleichen Art, die an Standorten mit verschiedener Salzkonzentration gewachsen waren, zeigt sich, daß die Erhöhung des osmotischen Wertes der Pflanzenzelle auf salzreicheren Böden fast ausschließlich in einer Zunahme des Salzgehaltes im Zellsaft beruht.

Ist auf der einen Seite die erhöhte Salzaufnahme der Halophyten bis zu einem gewissen Grade als eine Einrichtung zur Sicherung des Wasserhaushaltes zu deuten, so kann auf der anderen Seite durch den Transpirationsstrom eine übermäßige Anhäufung von Salzen in den Vegetationsorganen zustandekommen, die leicht zu kritischen Anstiegen des osmotischen Wertes führen könnte.

Bei *Juncus Gerardi* ist ein solcher stetiger Anstieg des osmotischen Wertes — von 23 Atm. im Mai auf mehr als 40 Atm. im August — festzustellen. Er geht ausschließlich auf Rechnung einer Anhäufung leichtlöslicher Chloride im Zellsaft. Das wirkt sich in einer frühzeitigen Beendigung der Vegetationszeit dieser Art aus. (Konzentrations-typus.)

Bei allen übrigen näher untersuchten Salzmarschpflanzen hingegen ließen sich Regulationseinrichtungen beobachten, die einer derartigen Überschwemmung der Blattzellen mit Salzen steuern. Bei einem Teil der Marschhalophyten finden sich Absalzdrüsen, die den durch Transpiration bewirkten Überschuß von Salzen in Form konzentrierter Lösungen aktiv wieder aus der Pflanze hinausbefördern. Außer *Limonium carolinianum* gehören *Spartina glabra*, *patens*, *S. Michauxiana*, *S. cynosuroides* und *Distichlis spicata* hierher, also mehrere der wichtigsten, dominierenden Vertreter der Salzmarschflora überhaupt. Dem Absalztypus kommt im Gefüge der Salzmarschvegetation demnach eine mengenmäßig ganz überragende Rolle zu.

Bei den Sukkulenten der Strandsümpfe wirkt eine Zunahme des Wassergehaltes bei fortschreitendem Alter des Blattes einem Anstieg der Salzkonzentration im Zellsaft entgegen. Wenn die Leistungsmöglichkeiten dieses Regulationsmechanismus erschöpft sind, scheinen die Blätter rasch zu vergilben und abzufallen. Sehr schön ließ sich dieses Verhalten bei *Iva oraria*, *Atriplex patula* var. *hastata*, *Plantago decipiens* und *Limonium carolinianum* aufzeigen. Weniger klar, doch grundsätzlich wohl nicht verschieden, liegen die Dinge bei den *Salicornia*-Arten.

Alle absalzenden und alle sukkulenten Formen zeigen daher im Laufe der Vegetationsperiode im Wesen nur solche (vorübergehende) Schwankungen des osmotischen Wertes, die durch die Witterungsverhältnisse und deren Auswirkung auf die Salzkonzentration im Boden bedingt sind. Nur *Juncus Gerardi* steht mit dem unaufhaltsam zunehmenden Chloridgehalt seiner Vegetationsorgane außerhalb der Reihe. Es wird durch dieses Verhalten auch verständlich, warum wir diese Art nur unter gemäßigt halischen Bedingungen in der Natur vorfinden.

V. Zur Vegetation der Brackmarschen und der Sanddünen.

Brackwassermarschen kommen dort zur Entwicklung, wo zu Tage tretendes oder den Boden durchtränkendes Süßwasser mit dem Meerwasser in der Beeinflussung der Salzverhältnisse des Bodens in Wettbewerb tritt. Diese Bedingungen sind entweder in den Salzmarschen selbst, besonders an den Rändern, durch örtlichen Grundwasseraustritt verwirklicht oder aber in ausgedehntestem Maße in den

Aestuarien der Flußmündungen, wo sich alle Übergänge von den eigentlichen Salzmarschen über brackische Reviere zu den rein glykischen Hydro- und Hygrophytenvereinen feststellen lassen. Ebenso wenig wie sich eine scharfe Abgrenzung des Begriffes „brackisch“ nach den Seiten „rein halisch“ und „rein glykisch“ geben läßt, besteht eine scharfe Grenze zwischen den entsprechenden Pflanzengesellschaften. Die Übergänge sind ganz allmähliche. Manche Arten der euhalischen Salzmarsch finden sich weit hinauf in die brackischen Regionen. Umgekehrt transgredieren viele Formen der Süßwassergebiete in relativ stark salzige Brackreviere.

Die schlammigen Böden des unteren Litorals solcher Brackmarschen sind vor allem von *Ruppia maritima* L. besiedelt; daneben finden sich an fakultativen Halophyten *Potamogeton pectinatus* L. und verschiedene andere Laichkräuter, *Vallisneria spiralis* L., *Zannichellia palustris* L., an marinen Chlorophyceen vor allem *Ulva*- und *Enteromorpha*-Arten. Das Mesolitoral ist durch Bestände von *Spartina glabra* Hitchc., *Scirpus americanus* Pers., *Zizania palustris* L., *Acnida cannabina* L. gekennzeichnet. Das obere Litoral beherbergt artenreiche Gesellschaften; an salzigen Orten findet man kurzgrasige Wiesen nach Art der *Spartina-patens*-Marschen mit *Spartina patens* (Ait.) Muhl., *Distichlis spicata* (L.) Greene, *Juncus Gerardi* Loisel, *Triglochin maritimum* L., *Solidago sempervirens* L., an salzärmeren Stellen Bestände mit *Agrostis alba* L. var. *maritima* (Lam.) G. F. M. Mey., *Eleocharis palustris* (L.) R. et S., *E. rostellata* Torr., *Cyperus Nuttallii* Eddy, *Scirpus nanus* Spreng, *Polygonum exsertum* Small., *Polygonum aviculare* L. var. *littorale* (Link) Koch., *Spergularia marina* (L.) Groseb., *Potentilla anserina* L. var. *pacifica*, *Sabatia stellaris* Pursh., *Gerardia maritima* Raf., *Pluchea camphorata* (L.) DC. (Abb. 14), *Iva oraria* Bartlett, in feuchteren Senken *Scirpus americanus* L., *S. Olneyi* Gray, *S. campestris* Britton var. *paludosus* (A. Nelson) Fernald, *S. robustus* Pursh, mehr gegen die Ränder zu *Panicum virgatum* L., *Hierochloë odorata* (L.) Wahlenb., *Cladium mariscoides* (Muhl.) Torr., *Carex hormathodes* Fernald, *Lilium superbum* L., *Iris primatica* Pursh., *Sanguisorba canadensis* L., *Cicuta maculata* L., *Ptilimnium capillaceum* (Michx.) Raf., *Samolus floribundus* HBK., *Teucrium canadense* L. var. *littorale* (Bicknell) Fernald, *Aster novi-belgii* L. var. *littoreus* Gray, *Baccharis halimifolia* L. u. a. MäBig brackische Marschen tragen mächtige Bestände von *Typha angustifolia* L., *Phragmites communis* Trin., *Spartina Michauxiana* Hitchc. und *Hibiscus Moscheutos* L. (Abb. 13). Die herrlichen großen rosa Blüten der „rose mallow“ machen im Spätsommer solche Brackmarschen schon weithin kenntlich. Diese Pflanzenlisten stellen ein buntes Mosaik dar von Typen der eigentlichen Salzmarschen, insbesondere ihrer Randgebiete, von Arten, die ökologisch zu ausgesprochen glykischen Standorten gravitieren und schließlich von Formen, die als mesohalophytische Charakterarten der in Rede stehenden Gesellschaften zu gelten haben.

An einigen Stichproben wurden die osmotischen Bodenwerte solcher Brackmarschen bestimmt. Sie unterschreiten ganz wesentlich

die Werte, die wir selbst in den wenigst extremen Böden der eigentlichen Salzmarsch vorfinden. Auch die Zellsaftkonzentrationen der Pflanzen liegen entsprechend niedrig. Sie sind nur wenig höher als die Vergleichszahlen aus rein glykischen Flachmoorvereinen. Die Salzgehalte des Zellsaftes bleiben im allgemeinen — aber nicht immer — absolut und nach Hundertteilen gerechnet wesentlich hinter den Werten der Euhalophyten zurück.

Sanddünen sind an der Küstenlinie des Staates Connecticut verhältnismäßig spärlich und immer nur von recht bescheidenen Ausmaßen. Selten nur erheben sie sich höher als 2 Meter über die Flutmarke. Der der Düne vorgelagerte Sandstrand ist im unteren Teile frei von höherem Pflanzenwuchs, im oberen Teile (beidseitig begrenzt von der Reichweite der Wellen der durchschnittlichen sommerlichen bzw. winterlichen Sturmfluten) vegetationsarm und auf weite Strecken von allem möglichen Driftmaterial bedeckt. Als erste Pioniere der Vegetation sind zu nennen: *Euphorbia polygonifolia* L., *Chenopodium album* L. und *C. leptophyllum* Nutt., *Atriplex arenaria* Nutt., *A. patula* var. *hastata* (L.) Gray, *Salsola Kali* L. *Cakile edentula* (Bigel.) Hook. und *Xanthium canadense* Mill. Die Düne selbst ist bewachsen vor allem von *Ammophila arenaria* (L.) Link, verschiedenen *Oenothera*-Arten, *Solidago sempervirens* L., *Cyperus filiculmis* Vahl. var. *macilentus* Fernald, *Cyperus Grayii* Torr., *Cakile edentula* (Bigel.), *Strophostyles helvola* (L.) Britton, *Lathyrus maritimus* (L.) Bigel., u. a. Auf der Leeseite treten dann Sträucher hinzu: *Prunus maritima* Wang., *Myrica carolinensis* Mill., *Rhus Toxicodendron* L., *Rosa virginiana* Mill. und schließlich kleine Bäumchen von *Rhus*-Arten (*R. typhina* L., *R. glabra* L., *R. copallina* L.) sowie verschiedene Eichen. Zu einer eigentlichen Waldformation kommt es, wenigstens im beobachteten Gebiet von Connecticut, niemals.

Auch die Dünenstandorte dürfen streng genommen nicht zu den halischen Revieren gerechnet werden. Der Salzgehalt sowohl des Bodens als auch der Pflanzen selber hält sich in sehr bescheidenen Grenzen. Beachtung scheint die Tatsache zu verdienen, daß gelegentlich eines heftigen, landwärts gerichteten Sturmes sehr viele Arten der Dünenvegetation und der strandnahen Wäldchen starke Schädigungen an den Vegetationsorganen erlitten, die nur durch die Einwirkung von Salzwasserspritzern eine Erklärung finden können. Besonders auffallend ist diese Empfindlichkeit gegen aerische Salzeinwirkung bei *Prunus maritima*, die als Charakterart der Dünenassoziationen bezeichnet werden muß. Als vollkommen unempfindlich erwies sich vor allem *Ammophila arenaria*. Allerdings zeigte diese Art im Anschluß an den Orkan ein durch Salzüberschuß verursachtes Ansteigen ihres osmotischen Wertes um mehr als 13 Atm. (= 97%), das allerdings sehr rasch im Verlaufe einiger regenreicher Tage (wohl durch kutikuläre Exkretion im Sinne von Arens) wieder zurückging. Über diese, hier nur kurz erwähnten Beobachtungen der Salzwasserschädigungen bei Pflanzen der Strandformationen soll an einer anderen Stelle ein ausführlicherer Bericht gegeben werden.

Literatur.

- 1934 Arens, K.: Die kutikuläre Exkretion des Laubblattes. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **80**, 248.
- 1909 Bartlett, H. H.: The submarine *Chamaecyparis* bog at Woods Hall, Massachusetts. — *Rhodora* **11**, 221.
- 1911 Ders.: Botanical evidence of coastal subsidence. — *Science* **II**, **33**, 29.
- 1928 Braun-Blanquet, J.: *Pflanzensoziologie*. — Berlin.
- 1910 Davis, C. A.: Salt marsh formation near Boston and its geological significance. — *Econ. Geol.* **5**, 623.
- 1930 Flint, R. F.: The glacial geology of Connecticut. — *State of Conn. State Geol. and Nat. Hist. Survey*. — Bull. **47**.
- 1903 Ganong, W. F.: The vegetation of the Bay of Fundy salt and diked marshes: an ecological study. — *Bot. Gaz.* **63**, 161, 280, 349, 429.
- Gray's New manual of botany. VII. Aufl., herausgeg. von Robinson, D. L., und Fernald, M. L. — New York, Cincinnati, Chicago.
- 1900 Harshberger J. W.: An ecological study of the New Jersey strandflora. — *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*. 623.
- 1909a Ders.: The vegetation of saltmarshes and of the salt and fresh water ponds of northern coastal New Jersey. — *Ebenda*, 373.
- 1911 Ders.: An hydrometric investigation of the influence of the sea water on the saltmarsh estuarine plants. — *Proc. Am Philos. Soc.* **48**, 72.
- 1916 Ders.: The origin and the vegetation of saltmarsh-pools. — *Ebenda* 481.
- 1923 Hill, A. F.: The vegetation of the Penobscot Bay region. — *Maine. Proc. Portland Soc. of Nat. Hist.* **3**, 305.
- 1862 Kemp, A. F.: On the shore zones and limits of marine plants on the northeastern coast of the United States. — *Can. Nat.* **7**, 20.
- 1920a Nichols, G. E.: The vegetation of Connecticut. VI. The plant associations of eroding areas along the seacoast. — *Bull. Torr. Bot. Club.* **47**, 89.
- 1920b Ders.: —. VII. The plant associations of depositing areas along the seacoast. — *Ebenda.* **47**, 511.
- 1885 Shales, N. S.: Sea coast swamps of the atlantic coast. — *U.S. Geolog. Survey Ann. Report* **6**, 353.
- 1895 Ders.: Beaches and tidal marshes of the eastern United States. — *National Geographic Monographs.* **1**, 137.
- 1929 Sharp, H. S.: The physical history of the Connecticut shoreline. *State of Connecticut*. — *State Geolog. and Nat. Hist. Survey*. Bull. **46**.

- 1910 Shreve, F., Chrysler, M. A., Blodgett, F. H. and Besley F. W.: The plant life of Maryland. — Maryland Weather Surv. Spec. Publ. 3, 1.
- 1902 Snow, L. M.: Some notes on the ecology of the Delaware coast. — Bot. Gaz. 34, 284.
- 1913 Ders.: Progressive and retrogressive changes in the plant associations of the Delaware coast. — Ebenso 55, 45.
- 1933 Soest, J. L.: Botanische Untersuchungen während der Trockenlegung der Zuidersee. — Der Biologe. 2, 242.
- 1934 Steiner, M.: Zur Ökologie der Salzmarschen der nordöstlichen Vereinigten Staaten von Nordamerika. — Jahrb. wiss. Bot. 81, 94.
- 1928 Stocker, O.: Das Halophytenproblem. — Ergebn. d. Biol. 3, 265.
- 1913 Townsend, C. W.: Sand dunes and saltmarshes. — Boston.
- 1909 Transeau, E. N.: Successional relations of the vegetation about Yarmouth, Nova scotia. — Plant World, 12, 271.
- 1929 Uphof, J. C. Th.: Vegetationsbilder aus den östlichen Staaten Amerikas. I. Der nördliche Teil. — Karsten-Sehenks Vegetationsbilder. 20. Reihe, Heft 5/6.
- 1930 Ders.: II. Der südliche Teil. Ebenda. 21. Reihe, Heft 1/2.

Erklärung zu den Bildern der Tafel IV bis VIII.

- Abb. 1. Salzmarsch bei Springflut. — Im Vordergrunde *Spartina glabra* längs einer Grütpe. In der Mitte des Bildes *Spartina patens*-Wiesen an die sich nach rückwärts ein Saum von *Iva oraria* und (links) von *Panicum virgatum* anschließt. Ganz im Hintergrunde lockere Baumgruppen verschiedener Eichen- und Hickory-Arten. (Southend, Easthaven, Conn. 27. VIII. 1933.)
- Abb. 2. Salzmarschgraben bei Ebbe. — Im Vordergrunde *Spartina glabra*. In der Mitte *Spartina patens* und *Juncus Gerardi* sowie *Iva oraria*. Im Hintergrunde ist ein Gebüschstreifen von *Sassafras officinale*, *Rhus*-Arten usw. sichtbar, an den ein Laubwäldchen sich anschließt. (Southend, Easthaven, Conn., 2. VII. 1933.)
- Abb. 3. Salzmarsch-Wanne. — Sterile Mitte mit Salzausblühung. Die Umrandung besteht aus einem (kaum sichtbaren) lockeren Gürtel von *Salicornia mucronata* und weiterhin von *Distichlis spicata* — *Spartina patens* — *Juncus Gerardi*. Im Hintergrunde sind einige kleine Exemplare von *Iva oraria* zu sehen. (Southend, Easthaven, Conn., 22. VI. 1933.)

- Abb. 4. Gruppe von blühendem *Limonium carolinianum* im *Distichlis-spicata-Juncus-Gerardi*-Rasen. (Southend, Easthaven, Conn., 27. VIII. 1933.)
- Abb. 5. *Spartina patens* v a r. *caespitosa* in Blüte. (Momauguin, Easthaven, Conn., 19. VII. 1933.)
- Abb. 6. *Distichlis spicata* in Blüte. (Southend, Easthaven, Conn., 27. VIII. 1933.)
- Abb. 7. *Juncus Gerardi* in Blüte. (Southend, Easthaven, Conn., 9. VI. 1933.)
- Abb. 8. *Aster subulatus*, blühend im *Distichlis-spicata*-Rasen.
- Abb. 9. *Spartina glabra* in Blüte. (Southend, Easthaven, Conn., VIII. 1933.)
- Abb. 10. *Salicornia europaea* im lockeren Salzmarschrasen. (Southend, Easthaven, Conn., IX. 1933.)
- Abb. 11. *Iva oraria* in Blüte. (Southend, Easthaven, Conn., IX. 1933.)
- Abb. 12. *Baccharis halimifolia*, männliches Exemplar in Blüte. (Southend, Easthaven, Conn., IX. 1933.)
- Abb. 13. Brackmarsch. *Hibiscus Moscheutos* (in Blüte) und *Panicum virgatum*. (Southend, Easthaven, Conn., 27. VIII. 1933.)
- Abb. 14. Brackmarsch. *Pluchea camphorata* in Blüte. Links davon *Scirpus americanus*, im Vordergrunde *Iva-oraria*-Keimlinge und *Distichlis spicata*. (Southend, Easthaven, Conn., 31. VIII. 1933.)

Sämtliche Bilder nach photographischen Originalaufnahmen des Verfassers.



Abb. 1.



Abb. 2.



Abb. 3.



Abb. 4.

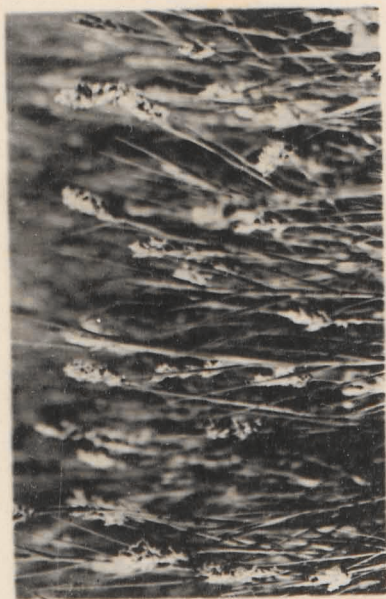


Abb. 6.



Abb. 8.



Abb. 5.

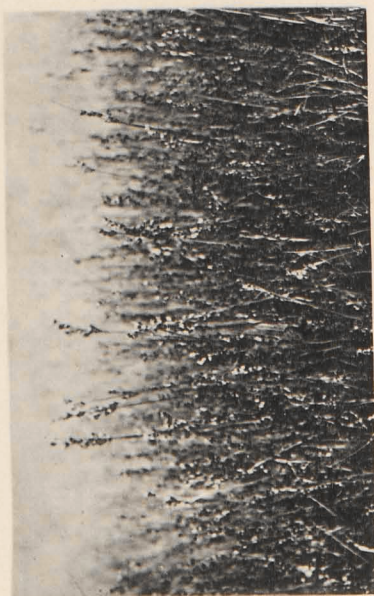


Abb. 7.



Abb. 9.



Abb. 10.



Abb. 11.



Abb. 12.



Abb. 14.



Abb. 13.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Repertorium specierum novarum regni vegetabilis](#)

Jahr/Year: 1935

Band/Volume: [BH_81](#)

Autor(en)/Author(s): Steiner Maximilian

Artikel/Article: [Die Pflanzengesellschaften der Salzmarschen in den nordöstlichen Vereinigten Staaten von Nordamerika 108-128](#)