

Populations- und produktionsbiologische Untersuchungen in Salzwiesen der niedersächsischen Nordseeküste

Wolfgang Eber und Heide Strutz-Fischer

Synopsis

Population biology and primary production of coastal halophytes are subject of detailed studies in the salt marshes of Lower Saxony. The research program combines conventional harvesting methods with detailed analysis of modular construction and demographic studies.

salt marshes, modular construction, plant demography, primary production

1. Einleitung

Die Gezeitenküsten der Meere stellen ausgesprochene Extremstandorte für Höhere Pflanzen dar. Der periodische und aperiodische Wechsel zwischen Überflutungen und Trockenliegen, starke mechanische Belastungen durch Wellen, Eisgeschiebe, Zufuhr und Abtrag von Sedimenten sowie der hohe Salzgehalt üben einen so starken Selektionsdruck auf die Vegetation aus, daß sich nur eine geringe Zahl hochspezialisierter Arten in diesem Lebensraum behaupten kann. Diese bilden jedoch in den Salzwiesen eine geschlossene Pflanzendecke, die wesentlich zur Festlegung der Sedimente beiträgt und über Stoffproduktion und Stoffwechsel die Ionenverhältnisse und Redoxprozesse in der Rhizosphäre sowie die Lebensbedingungen der heterotrophen Lebensgemeinschaften beeinflusst.

Während pflanzensoziologische Untersuchungen über die Salzwiesenvegetation bereits in großer Zahl aus allen Teilen Europas vorliegen und nur noch regionale Defizite vorhanden sind (GLAHN & al. 1989), ist über die Populationsbiologie der sie aufbauenden Arten erst wenig bekannt. Über die Stoffproduktion der Salzwiesenvegetation liegen wohl zahlreiche Arbeiten aus Nordamerika (s. GROENENDIJK & VINK-LIEVAART 1987) vor, die überwiegend die Produktionsleistung des Bestandes behandeln, die Anteile der Arten und die Verteilung von Biomasse und Produktion innerhalb der Populationen der Einzelpflanzen jedoch vernachlässigen. Das war neben der räumlichen Nähe der Nordseeküste für die Arbeitsgruppe Pflanzenmorphologie/Vegetationskunde der Universität Oldenburg der Hauptanlaß, sich systematisch mit den Halophyten der Salzwiesen der deutschen Nordseeküste auseinanderzusetzen. Nach orientierenden Untersuchungen an *Limonium vulgare* (EBER 1987, EBER & VEENHUIS 1991), *Halimione portulacoides* (FISCHER & EBER, im Druck) und *Aster tripolium* (STRUTZ-FISCHER & EBER 1991) werden jetzt Arbeiten begonnen, die neben einer Vertiefung der bisherigen Ansätze erstmalig vollständige Pflanzengesellschaften zum Objekt haben und auch deren Stoffproduktion mit einbeziehen. Diese Arbeiten werden voraussichtlich in das geplante Projekt "Ökosystemforschung Niedersächsisches Wattenmeer" (ARSU GmbH 1989) eingehen.

2. Untersuchungsgebiet

Wegen der räumlichen Nähe wurden alle bisherigen Untersuchungen im Deichvorland des Caecilienrodens (westl. Jadebusen) durchgeführt. Die Probeflächen sind nie genutzt worden oder schon länger aus der Nutzung entlassen (Abb. 1). Sie liegen sehr tief und sind durch die Buchtlage geschützt, was zu einer besonders starken Sedimentation in diesem Bereich führt. Die Vegetation wird dadurch gezwungen, ihre Sproßsysteme entsprechend der Substraterhöhung von Jahr zu Jahr höher zu lagern. Arten, bei denen der jährliche Höhenzuwachs gut erkennbar ist wie

Limonium vulgare, *Plantago maritima* und *Triglochin maritimum* können daher gut als Indikatoren für die Sedimentationsrate ihres Wuchsortes dienen. Für unsere Untersuchungsflächen ergaben sich dabei Zuwächse um 20 mm gegenüber nur 8 mm auf den höher gelegenen Salzwiesen im östlichen Jadebusen (EBER & VEENHUIS 1991).

Da die Salzwiesen der Nordseeküste eine große standörtliche Vielfalt besitzen, sind ergänzende Untersuchungen in anderen Bereichen vorgesehen.

An der Festlandsküste wurde zusätzlich der stärker exponierte Elisabeth-Außengroden gewählt, der wie der Jadebusen ein Schlickwatt besitzt, aber deutlich höher gelegen ist und eine andere Morphologie aufweist. Weiter sollen die Sandplaten der Inseln Spiekeroog und Mellum mit einbezogen werden (Abb. 1); letztere ist weder eingedeicht noch genutzt, daher Wind und Wellen sehr viel stärker ausgesetzt. Durch Erosion und Übersandung ändert sie kontinuierlich ihre Gestalt (KUHBIER 1987); die ständige Vernichtung und Neuentstehung von Lebensräumen ist Ursache einer starken Vegetationsdynamik.

Die Lage der Probeflächen in der Ruhezone des Nationalparks "Niedersächsisches Wattenmeer" macht Kompromisse bei der Auswahl der Probeflächen und der Probenahme notwendig. Alle zur Zeit laufenden Untersuchungen werden auf Probeflächen durchgeführt, die in der Nachbarschaft von Besucherwegen liegen, so daß keine zusätzlichen Störungsquellen entstehen. Die Begrenzung auf ein relativ geringes Areal macht es notwendig, Pflanzenentnahmen auf ein Minimum zu reduzieren.

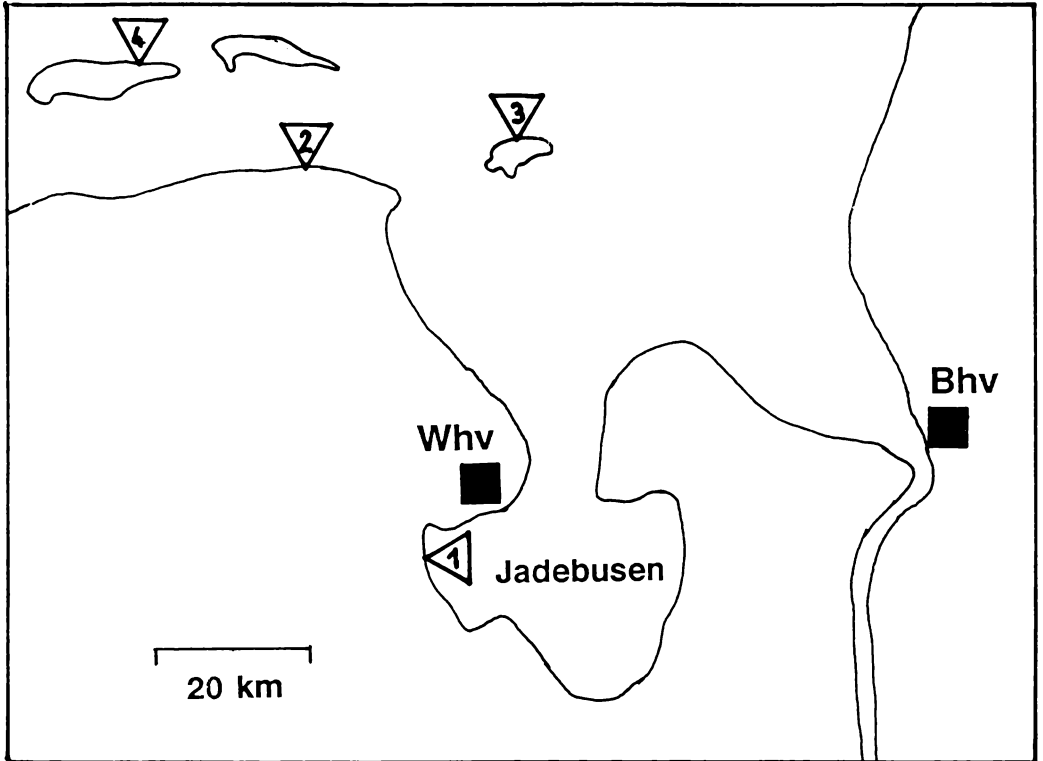


Abb. 1: Lage der Untersuchungsgebiete

1 Caeciliengroden, 2 Elisabeth-Außengroden, 3 Mellum, 4 Spiekeroog, Whv Wilhelmshaven, Bhv Bremerhaven

3. Die Vegetation der Salzwiesen

Die Vegetation der beiden Festlandsuntersuchungsgebiete ist in den letzten Jahren sehr detailliert durch GLAHN & al. (1989) untersucht worden, die auch eine synthetische Übersichtstabelle der von ihnen in den Festlands- und Inselhellern der niedersächsischen Nordseeküste erfaßten Pflanzengesellschaften vorgelegt haben. In der vorgelegten Übersicht werden 91 Syntaxa (Vegetationstypen) unterschieden, die die Standortvielfalt der Halophytenvegetation widerspiegeln. Einige Arten besitzen eine außerordentlich breite ökologischer Amplitude und treten in einer Vielzahl von Vegetationstypen auf. Sie zeigen dabei eine große phänotypische Plastizität; für viele Arten wurde zudem die Bildung von Ökotypen nachgewiesen oder wird vermutet (HUISKES & al. 1985, GRAY 1985).

Eine genaue Charakterisierung der Probeflächen erschien uns notwendig, um den Gültigkeitsbereich der Ergebnisse deutlich zu machen. Es lag dabei nahe, die durch GLAHN & al. (1989) ausgedehnten Vegetationseinheiten als Bezug zu verwenden. Hauptuntersuchungsobjekte sind zunächst Bestände des *Puccinellietum maritimae limonietosum* (Strandflieder-Ausbildung des Andelrasens), des *Halimionetum portulacoides* (Keilmelden-Gesellschaft) und des *Spartineum anglicae* (Schlickgras-Gesellschaft). Bei einigen Arten werden auch zum Vergleich Untersuchungen in Beständen anderer Vegetationstypen durchgeführt.

4. Bauplananalyse

Am Anfang aller populations- und produktionsbiologischen Untersuchungen an ausdauernden Arten steht eine genaue Bauplananalyse (EBER 1991), bei der der Aufbau der Pflanzen aus modularen Einheiten (Einzelsprosse, Nodien/Internodien mit Achselknospen, Blätter, Wurzeln) und deren Anordnung untersucht wird. Aus diesen modularen Einheiten werden die für die Untersuchungen die demographischen Einheiten der populationsbiologischen Studien und die Kompartimente ausgewählt, in die die geernteten Proben zerlegt werden.

Narben abgestorbener Blätter, Sprosse, Infloreszenzen und Wurzeln sowie ein regelmäßiger Wechsel in der Länge und Dicke von Internodien und spezifische Verzweigungsmuster als Ergebnis eines rhythmischen Wachstums geben viele Hinweise auf die Lebensgeschichte der untersuchten Pflanzen. Bei vielen Arten mit umfangreichen langlebigen und stark gegliederten Rhizomsystemen können so Informationen gewonnen werden, die sonst nur durch mehrjährige Untersuchungen zu erhalten sind wie

- 1) Jahreszuwachs
- 2) Lebensalter oder Anzahl der vorhandenen Jahrgänge
- 3) Lebensdauer modularer Einheiten
- 4) Geburtsraten und Mortalität modularer Einheiten
- 5) räumliche Anordnung der modularen Einheiten
- 6) Anteile der verschiedenen Sproßjahrgänge

Bisher liegen für *Limonium vulgare* (EBER 1987, EBER & VEENHUIS 1991), *Halimione portulacoides* (STRUTZ-FISCHER & EBER, im Druck) und *Aster tripolium* (STRUTZ-FISCHER & EBER 1991) bereits genauere Analysen vor. Dabei wurden deutliche Unterschiede in Lebensdauer, Wuchsform und Phänologie der Arten sichtbar, eine Nischendifferenzierung, wie sie nach GRUBB (1977) Voraussetzung für eine Koexistenz verschiedener Arten ist.

Einzige annuelle Arten, die regelmäßig, aber mit geringer Individuenzahl und Biomasse im *Puccinellietum* auftreten, sind *Cochlearia anglica*, *Spergularia media* und *Suaeda maritima*. Sie besitzen einen einzigen bewurzelten Sproß, der nur oberirdisch verzweigt ist. Die ausdauernden Arten unterscheiden sich beträchtlich in Lebensdauer und Wuchsform. Reiche generative Vermehrung wurde bisher vor allem bei *Aster tripolium* beobachtet, die lediglich ein Alter von zwei bis vier Jahren erreicht, während die Klone der anderen Arten außerordentlich langlebig sind. Genaue Datierungen sind jedoch nur bei den Arten möglich, deren Sproß- oder Rhizomsystem über die ganze Lebenszeit erhalten bleibt (*Limonium vulgare* bis 30 Jahre, *Plantago maritima* bis 10 Jahre). Einzig *Halimione portulacoides* kann ein oberirdisches Sproßsystem mit bis zu sieben Jahrgängen aufbauen (FISCHER & EBER, im Druck). Bei Arten jedoch, deren Sproßsysteme nach wenigen Jahren fragmentieren, findet man nur ein (*Puccinellia maritima*) bis wenige Jahre (*Triglochin maritimum*) alte Klonfragmente. In ihrer Lebensgeschichte durchlaufen sie typische Entwicklungsstadien und Altersklassen, die für die Populationen (z. B. Regeneration)

und Pflanzenbestände (z. B. Stoffproduktion) von unterschiedlicher Bedeutung sind. Durch klonales Wachstum können sie ein ausgedehntes Sproß- oder Rhizomsystem mit einer Vielzahl von Sproßmodulen bilden, dessen Größe von Jahr zu Jahr zunehmen kann.

5. Struktur und Dynamik der Populationen und Pflanzengesellschaften

In einer Pflanzengesellschaft sind die Arten und Individuen nie gleichmäßig verteilt, sondern zeigen entweder zufällige oder durch geselliges Keimen in der Nähe der Mutterpflanze oder klonales Wachstum bedingte aggregierte Verteilung. Diese fleckenhafte Verteilung ("Patchiness") ist bisher, wie HARPER (1988) hervorhebt, hauptsächlich auf der Ebene der Verteilung der Arten untersucht worden, während die sehr viel schwierigere Beschreibung der Verteilung von Individuen oder Klonen kaum behandelt wurde. Bei unseren Untersuchungen soll versucht werden, die Hierarchie der Muster (KERSHAW 1973) durch Rasterkartierungen mit unterschiedlicher Quadratgröße und, wo es die Wuchsform der Arten erlaubt, Individualkartierungen zu erfassen. Im Gegensatz zu den vorliegenden pflanzensoziologischen Kartierungen (GLAHN & al. 1989), die die Verbreitung abstrakter Vegetationstypen darstellen und subjektive Einschätzungen enthalten, liefern die Rasterkarten objektive Bilder, können mit Computerprogrammen gespeichert und ausgewertet werden und mit Karten der Verteilung von Standortparametern für eine kausale Interpretation verglichen werden. Für Flächen von etwa 1 ha, die die ganze Zonierung vom Deich bis zu den Quellerfluren umfassen, sind, wie im Sollingprojekt (EBER 1982) erprobt, Teilquadratgrößen bis zu einem Minimum von 1 m^2 vorgesehen. Mit der Reduzierung der Quadratgröße steigt der Arbeitsaufwand, so daß die Größe der Untersuchungsfläche reduziert werden muß; Raster mit kleineren Kantenlängen - im Extrem bis zu 2 cm - sind daher nur für die Erfassung der Struktur und des Wachstums einzelner Klone von *Limonium vulgare*, *Plantago maritima*, *Triglochin maritimum* und *Aster tripolium* vorgesehen. Bei den Kartierungen sollen auch die Bestimmungen der Individualdichte vorgenommen werden, wie sie für die Erfassung der Stoffproduktion nach der Einzelpflanzenmethode notwendig sind (EBER 1971).

Wenn auch in Pflanzengesellschaften die Mengenanteile der Arten weitgehend stabil bleiben, so stellen sie doch in Wirklichkeit Raum-Zeit-Mosaik dar (WATT 1947), in denen Individuen sterben, ersetzt werden oder sich neu ansiedeln. Zur Erfassung dieser Populationsdynamik sind regelmäßige Wiederholungen der Kartierungen notwendig, die bei den gröberen Maßstäben in Abständen von mehreren Jahren, bei den feineren von wenigen Wochen erfolgen sollen. Damit wird der unterschiedlichen Lebensdauer der Klone und ihrer modularen Einheiten Rechnung getragen. Die genaue Erfassung der Gewinne und Verluste, die nach Entwicklungsstadien (Samenpopulation, Keimpflanzen, juvenile sowie vegetative, reproduktive und senescente adulte Pflanzen) getrennt durchgeführt werden soll, erfolgt durch Zählungen und Messungen auf Dauerprobestflächen und an markierten Pflanzen. Durch sie sollen die individuellen Lebensgeschichten (Lebenszyklen) der Arten und die Übergangsraten von Stadium zu Stadium gewonnen werden; sie dienen auch der exakten Erfassung des Zuwachses und der Streuverluste für die Berechnung der Stoffproduktion. Die Messungen müssen in Intervallen durchgeführt werden, die den spezifischen Geburts- und Sterberaten der Untersuchungsobjekte angemessen sind, und sollten sich über mehrere Jahre erstrecken (EBER 1986).

6. Produktionsbiologische Untersuchungen

Die Stoffproduktion der Vegetation basiert auf den Änderungen der Biomasse, die entweder durch das Abernten von Flächen (Quadratmethode) oder die Änderungen von Anzahl und Gewicht modularer Einheiten, ihrer Hauptvariablen (Einzelpflanzen-Methode), erfaßt werden können. Die Quadratmethode ist relativ einfach, kann jedoch nur bei relativ homogener Vegetation angewandt werden. Für die Einzelpflanzen-Methode besteht diese Einschränkung nicht; sie ist allerdings erheblich arbeitsaufwendiger und kann daher nur für artenarme Vegetationstypen sinnvoll eingesetzt werden. Bei beiden Methoden wird die Produktion als Differenz zwischen maximaler und minimaler Biomasse berechnet. Unterschätzungen können dabei aus zwei Ursachen leicht entstehen: zum einen, wenn die Anteile der Arten nicht getrennt werden und die Zeiten ihrer minimalen und maximalen Biomasse deutlich differieren; zum anderen können beträchtli-

che Verluste durch Mortalität zwischen den Probenahmeterminen auftreten, die vor allem bei Arten mit hohem Sproß- und Blattturnover extrem hoch sein können (MATTHEWS & WESTLAKE 1969).

Wir versuchen, diese Fehlerquellen zu minimieren, indem wir einerseits auf Dauerprobeflächen und an markierten Pflanzen detaillierte demographische Untersuchungen über Geburts- und Sterberaten modularer Einheiten (Sprosse, Blätter, Blüten) durchführen und andererseits die Pflanzen nach Arten getrennt ernten und das Probematerial in die modulären Einheiten der Dauerbeobachtungen zerlegen. Bei mehrjährigen Sproß- und Rhizomsystemen wird zwischen dem Zuwachs des Untersuchungsjahres und älteren Jahrgängen unterschieden. Dadurch können vor allem bei der unterirdischen Biomasse zuverlässigere Ergebnisse erzielt werden. Besonderer Wert wird darauf gelegt, den Probenumfang möglichst gering zu halten, um Störungen des Lebensraumes zu reduzieren. Wir messen dazu an den Probenahmeterminen die Länge von Blättern und Sprossen, und, sofern möglich, die Blattfläche für jedes Entwicklungsstadium und jede Blattkohorte getrennt. Für die Umrechnung auf Gewichtseinheiten werden Längen:Gewichts- bzw. Flächen:Gewichts-Regressionen aufgestellt. So ist es möglich, Zuwächse zwischen Probenahmeterminen aus Gewichts-differenzen der bereits vorher vorhandenen Organe und den Differenzen zwischen Teilen, die während des Probenahmeintervalls neu produziert und verlorengegangen sind, zu berechnen.

7. Ausblick

Es ist offensichtlich, daß diese Methoden nicht bei allen Arten im vollen Umfang angewandt werden können. Sie haben sich bisher vor allem bei Arten mit klonalem Wachstum, mäßiger Mortalität und Dichte sowie ausreichender Größe der Sprosse und Blätter als praktikabel erwiesen. Die Salzwiesenarten sind weitgehend unproblematisch; nur *Puccinellia maritima* dürfte aufgrund ihrer großen Sproßdichte, ihrer kleinen Blätter und deren kurzer Lebensdauer schwieriger sein. Das Hauptproblem produktionsbiologischer Untersuchungen ist die Erfassung der unterirdischen Biomasse, da deren Entwicklung nicht kontinuierlich verfolgt werden kann und sowohl die Ernte als auch die Unterscheidung lebender und toter Wurzeln sehr schwierig ist. Die geringsten Probleme bereiten dabei die Rhizome, da ihr Zuwachs bei allen Arten gut erkennbar ist. Kräftige Speicherwurzeln, wie sie von *Limonium vulgare* und *Plantago maritima* ausgebildet werden, können zumindest annähernd vollständig geerntet werden. Bei den feinen Adsorptionswurzeln hingegen machen die tonigen Böden das unmöglich. Ihre Biomasse und Produktion sind zwar sehr gering; dennoch wird eine genaue Erfassung angestrebt, da ihre Kenntnis für das Verständnis wichtiger Austauschprozesse in der Rhizosphäre unerlässlich ist. Ergänzende Untersuchungen an Wuchsorten mit sandigem Substrat sind daher als Ergänzung vorgesehen, auch wenn deren Ergebnisse nur mit Einschränkungen vergleichbar sind.

Der Aufwand für die hier vorgestellten Methoden ist sehr hoch, so daß bei der Dichte der Probenahmen, der Anzahl der untersuchten Parameter und Parallelen Kompromisse gemacht werden müssen, deren Ausmaß noch nicht abzuschätzen ist. Da aber für Salzwiesen bereits hinreichend viele grobe Produktionswerte vorliegen, erscheint es uns wenig sinnvoll, diesen noch einen weiteren hinzuzufügen. Ein Bedarf besteht hingegen für Untersuchungen mit definierten Aussagen, wie sie für ökologische Interpretationen und die Anwendung in der Praxis (Bewirtschaftung, Naturschutzmanagement) benötigt werden.

Literatur

- ARSU GmbH: Programmkonzeption zur Ökosystemforschung im Niedersächsischen Wattenmeer. Umweltbundesamt Texte 11/89.
- EBER, W., 1971: The primary production of the ground vegetation of the Luzulo-Fagetum. Ecol. 2: 53-56.
- EBER, W., 1982: Struktur und Dynamik der Bodenvegetation im Luzulo-Fagetum. In: DIERSCHKE, H. (Hrsg.): Struktur und Dynamik von Wäldern. Ber. Int. Symp. Int. Ver. Vegetationsk. J. Cramer, Vaduz: 495-511.

- EBER, W., 1986: Jahresrhythmus und Produktion der Kraut- und Mooschicht. In: ELLENBERG, H., MAYER, R. & J. SCHAUERMANN, (Hrsg.): Ökosystemforschung - Ergebnisse des Solling-Projektes. Eugen Ulmer, Stuttgart: 127-136.
- EBER, W., 1987: The growth form of *Limonium vulgare* Mill.: Structural demography and ecological significance. Abstr. XIV Int. Bot. Congr. Berlin: 436.
- EBER, W., 1991: Morphology in modern ecological research. In: ESSER, G. & G. OVERDIECK (Hrsg.): Facets of modern ecology. Elsevier, Amsterdam: 3-20.
- EBER, W. & B. VEENHUIS, 1991: Natalität und Mortalität bei *Limonium vulgare*. In: SCHMID, B. & J. STÖCKLIN (Hrsg.): Populationsbiologie der Pflanzen. Birkhäuser-Verlag, Basel.
- GLAHN, H. VON, DAHMEN, R., LEMM, R. VON & D. WOLFF, 1989: Vegetationssystematische Untersuchungen und großmaßstäbliche Vegetationskartierungen in den Außengroden der niedersächsischen Nordseeküste. *Drosera* '89 (1/2): 145-168.
- GRAY, A. J., 1985: Adaptation in perennial coast plants - with particular reference to heritable variation in *Puccinellia maritima* and *Ammophila arenaria*. *Vegetatio* 61: 179-188.
- GROENENDIJK, A. M. & M. A. VINK-LIEVAART, 1987: Primary production and biomass on a Dutch coastal salt marsh: emphasis on the below-ground component. *Vegetatio* 70: 21-27.
- GRUBB, 1977: The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107-145.
- HARPER, J. L., 1988: An Apophasis of plant population biology. In: DAVY, A. J., HUTCHINGS, M. J. & A. R. WATKINSON (eds.): *Plant Population Biology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 435-452.
- HUISKES, A. H. L., SOELEN, J. VAN & M. M. MARKUSSE: Field studies on the variability of *Aster tripolium* L. in relation to marsh zonation. *Vegetatio* 61: 163-169.
- KERSHAW, K. A., 1973: Quantitative and dynamic plant ecology. Edward Arnold, London.
- KUHBIER, H., 1987: Die Entwicklung des Grünlandes auf Mellum. In: GERDES, G., KUMBEIN, W. E. & E. D. REINECK, (Hrsg.): *Mellum - Portrait einer Insel*. Kramer-Verlag, Frankfurt/Main: 243-261.
- MATTHEWS, C. P. & D. F. WESTLAKE, 1969: Estimation of production by populations of higher plants subject to high mortality. *Oikos* 20: 156-160.
- STRUTZ-FISCHER, H. & W. EBER, 1991: Zur Populationsbiologie von *Halimione portulacoides*. *Verh. Ges. Ökol.* 19: im Druck.
- STRUTZ-FISCHER, H. & W. EBER, 1991: Lebenszyklus, Jahresrhythmus des Wachstums und Reproduktionsgröße von *Aster tripolium*. *Verh. Ges. Ökol.* 20: 951-957.
- WATT, A. S., 1947: Pattern and Process in the plant community. *J. Ecol.* 35: 1-22.

Adresse

Prof. Dr. Wolfgang Eber
 Dipl.-Biol. Heide Strutz-Fischer
 Universität Oldenburg
 FB Biologie
 Ammerländer Heerstr. 114-118

W - 2900 Oldenburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [20_2_1991](#)

Autor(en)/Author(s): Eber Wolfgang, Strutz-Fischer Heide

Artikel/Article: [Populations- und produktionsbiologische Untersuchungen in Salzwiesen der niedersächsischen Nordseeküste 945-950](#)