©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Vegetationskundliche und blütenökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Borkum

- Angelika Schwabe und Anselm Kratochwil -

ZUSAMMENFASSUNG

Der Groden im Südosten der Insel Borkum wird durch üppige Prielrand-Vegetation gekennzeichnet. Hier finden sich auf kleinem Raum 7 verschiedene Pflanzengesellschaften, deren Soziologie und deren Bodenprofile studiert wurden. *Salicornietum dolichostachyae*, *Salicornietum ramosissimae* und eine *Suaeda*flexilis*-Gesellschaft kommen als Pionier-Gesellschaften vor. Die sippentaxonomischen Probleme mit der *Suaeda maritima*-Gruppe werden diskutiert.
Eine besonders auffällige Gesellschaft ist das blumenreiche *Plantagini-Limonietum*, deren Vorkommen bisher aus Deutschland noch nicht mit publizierten Originalaufnahmen belegt wurde. Sie ist kleinräumig mit dem *Puccinellietum maritimae* verzahnt. Fragen nach der Syndynamik dieser beiden Gesellschaften sowie nach der Eigenständigkeit des *Plantagini-Limonietum* werden behandelt. Als weitere Gesellschaften kommen *Halimionetum portulacoidis* und *Artemisietum maritimae* vor, die verschieden hohe Uferwall-Standorte besiedeln.

Die Vielfalt und gesetzmäßige Anordnung der Vegetation der Grüppenbeete wird mit Hilfe von Sigma-Aufnahmen dargestellt.

Die Blütenbesucher-Gemeinschaft (*Hymenoptera*, *Lepidoptera*, *Diptera*) der Salzrasen setzt sich aus wenigen Arten zusammen, welche die Salzrasen besonders zur Zeit der Massenblüte von *Limonium vulgare* und *Aster tripolium* nutzen und dann in hohen Individuenzahlen vorkommen. Hierzu gehören vor allem verschiedene Hummelarten, welche die schwierigen Standortsbedingungen besonders gut meistern. Ferner gehören in die Gruppe der Salzrasen-Blütenbesucher zahlreiche Wanderfalter (z.B. *Autographa gamma* und verschiedene Nymphaliden-Arten) sowie wandernde Dipteren (*Syrphidae*), die das Nahrungsangebot auf ihren Wanderstrecken nutzen können. Für sie dienen die Salzrasen als wichtige "Auftank-Stationen". Daneben gibt es jedoch auch Blütenbesucher, die für diesen Lebensraum sehr charakteristisch und die als biotopeigen zu betrachten sind, wie z.B. unter den apoiden Hymenopteren *Colletes halophilus*, ein Blütenbesucher von *Aster tripolium*.

ABSTRACT

The salt marshes on the southeastern part of Borkum are characterized by creek-fringe vegetation. Seven different plant communities, even some growing in small areas, can be recognized. The sociology and soil profiles of these communities have been studied. The pioneer communities are: *Salicornietum dolichostachyae*, *Salicornietum ramosissimae* and a *Suaeda* flexilis* community. The taxonomic problems with the *Suaeda maritima* group will be discussed.
An especially remarkable community is the flower-rich *Plantagini-Limonietum*. At present no relevés from Germany have been published demonstrating the occurrence of this community. Questions of the syndynamics between *Puccinellietum maritimae* and *Plantagini-Limonietum* and the syntaxonomical status will be discussed.
Halimionetum portulacoidis and *Artemisietum maritimae* are typical for creek levée areas and demonstrate different successional phases. The diversity and pattern of different vegetation types in the creek area will be shown by means of sigma-relevés.

The flower-visiting insect community (*Hymenoptera*, *Lepidoptera*, *Diptera*) of the studied salt marshes consists of few species, mainly foraging in large numbers at the time of mass flowering of *Limonium vulgare* and *Aster tripolium*. The main flower visitors are bumblebees, well adapted to master the difficult habitat conditions. Frequently, migratory butterflies such as *Autographa gamma* (*Noctuidae*) or different species of *Nymphalidae* are common flower-visiting insects in the salt marshes, just as are the migratory hoverflies (*Syrphidae*) which use these nectar resources along their flight way. Certain flower visitors prefer salt marshes: e.g. the solitary bee *Colletes halophilus* visiting *Aster tripolium*.

EINFÜHRUNG

Im Rahmen einer von uns durchgeführten vorbereitenden Exkursion (A. KRATOCHWIL, A. SCHWABE) und einer Exkursion mit 23 fortgeschrittenen Geobotanik-Studenten (Leitung: O. WILMANNS, A. SCHWABE) hatten wir im August/September 1983 Gelegenheit, Vegetation und blütenbesuchende Insekten auf der Nordseeinsel Borkum zu studieren.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

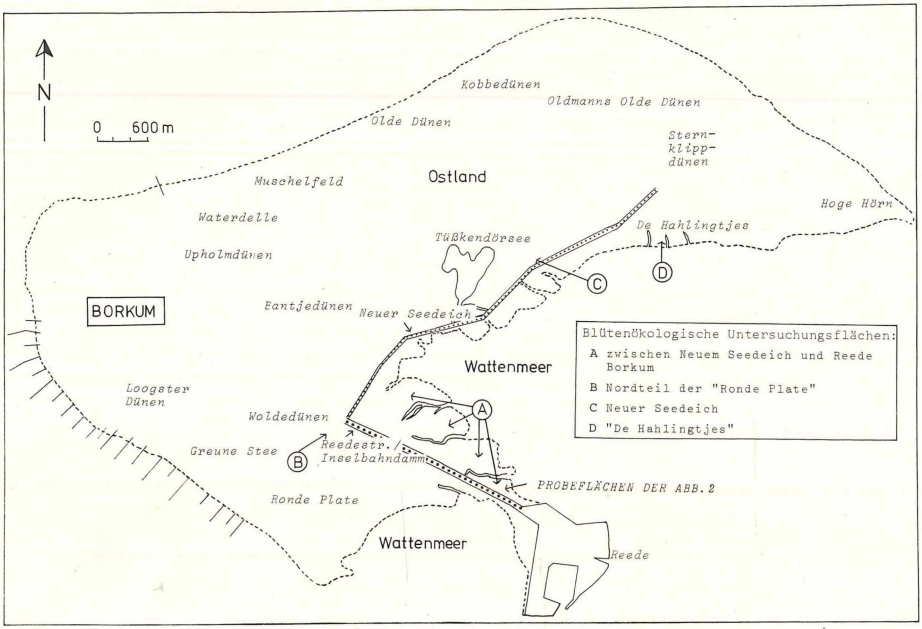


Abb. 1: Übersichtskarte der Insel Borkum mit den Untersuchungsgebieten.

In dieser kleinen Arbeit sollen besonders die Grüppenbeete[1)] im Salzrasen-Bereich zwischen Neuem Seedeich und Reede Borkum behandelt werden (s. Abb. 1), die ein sehr spezifisches Vegetationsmosaik haben und reich sind an den entomophilen Arten *Limonium vulgare* und *Aster tripolium*. Diese Grüppenbeete werden nicht beweidet, und man sticht offenbar die Grüppen auch nicht mehr regelmäßig nach, so daß hier sogar natürliche Abbruchkanten vorkommen. Ihr Vegetationsmosaik, das pro Grüppenbeet bis zu 8 verschiedene Pflanzengesellschaften umfassen kann, steht in wohltuendem Gegensatz zu den intensiv beweideten, "technisch gepflegten" Vorländern vieler Festlands-Grüppenbeete, die lediglich mit fast reinen *Puccinellia maritima*-Rasen bewachsen sind. Wenn *Aster tripolium* oder *Limonium vulgare* dort überhaupt vorkommen, dann zumeist nur steril.
Die Bodenaufhöhung durch den früheren Aushub der Grüppen ist im Borkumer Untersuchungsgebiet nicht so stark, daß sich auf den Grüppen-Beeten Salzrasenfremde Arten ansiedeln könnten. Alle Bereiche werden bei Springtide, zumindest wenn der Wind begünstigend wirkt, auch in den Sommermonaten überflutet.

Neben diesen anthropogen geschaffenen Grüppenbeeten und ihren Salzrasen gibt es auf Borkum auch "klassische" Salzrasen-Zonationen, so vor allem im Osten der Insel im Gebiet "De Hahlingtjes", wo *Salicornietum dolichostachyae*, *Salicornietum ramosissimae*, *Puccinellietum maritimae* und *Juncetum gerardii* einander ablösen oder in Vertiefungen einen engräumigen Komplex bilden.

Besonders vielfältige Verzahnungen von Salzrasen und Brackwasser-Vegetation kommen schließlich im Gebiet der "Ronde Plate" im Südwesten der Insel und in flachen, teilweise überschlickten "Sandbetten" im Osten von Borkum, nördlich der Oldmanns Olde Dünen und der Sternklippdünen vor.

Die vegetationskundlichen Untersuchungen beschränken sich auf den Bereich der Grüppenbeete (Gebiet A in Abb. 1), blütenökologische Beobachtungen wurden hingegen auch in den anderen Gebieten (B, C, D) durchgeführt.

[1)] Grüppen oder Grüppeln: Gräben, die ausgehoben werden, um die Sedimentierung zu fördern.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Salzrasen gehören zu den Typen von Rasengesellschaften, in denen windbestäubte Pflanzenarten nicht nur nach Deckung, sondern auch nach Artenzahl vorherrschen, letzteres im Gegensatz etwa zu Kalkmagerrasen oder alpinen Rasen. So sind in den Grüppenbeeten 62% (N=18) der Salzrasen-Pflanzen als anemophil, nur 38% (N=10) als entomophil einzustufen. Ein Grund für dieses Übergewicht an anemophilen Arten ist sicher in den für blütenbesuchende Insekten weniger günstigen Umweltbedingungen zu suchen. Als wichtige Punkte sind hier zu nennen:

- regelmäßige durch die Gezeiten hervorgerufene Überflutungen im Bereich der Pioniergesellschaften; unregelmäßige Überflutungen - je nach Wasserstandshöhe und Windstärke - im Bereich der Salzrasen. Für blütenbesuchende Insekten können somit Nahrungsressourcen für Stunden überflutet oder schwer zugänglich sein;
- starker, fast ununterbrochen wehender Wind. Für fliegende Insekten bedeutet dies nicht nur einen hohen Energieaufwand und damit häufig auch eine Einschränkung ihrer Aktivität, sondern birgt auch die Gefahr einer Verdriftung. Solche verdriftete Insekten (z.B. apoide Hymenopteren) konnten auf Feuerschiffen der Nord- und Ostsee in einer Entfernung von bis zu 30 km zum Festland festgestellt werden (HAESELER 1974);
- wenige Nistmöglichkeiten für apoide Hymenopteren. Im Boden (endogäisch) und am Boden nistende Arten wären Überflutungen ausgesetzt, wobei neben der Zerstörung ihrer Bauten für die Brut zusätzlich respiratorische Probleme auftreten könnten. Auch ist das tonige Substrat für den Bau von Niströhren wenig geeignet. Deshalb finden sich die Nistplätze in der Regel in den landeinwärts gelegenen geschützteren Bereichen. Die Entfernungen Nistautotop - Nahrungsautotop sind für blütenbesuchende Insekten der Salzrasen somit meist recht weit. Viele Kleinbienen können mit ihrem geringen Aktionsradius die Salzrasen schon aus diesem Grund nicht nutzen. So ist zu vermuten, daß es sich im wesentlichen um Arten mit einem großen Flugareal (home range), in einigen Fällen auch um Durchzügler (z.B. Wanderfalter, wandernde Dipteren u.a.) handeln wird.

Nur wenige Blütenbesucher meistern diese ungünstigen Umweltbedingungen; sie kommen in der Regel in hohen Individuenzahlen vor und besuchen vor allem die in nicht oder wenig beweideten Salzrasen-Gebieten hohe Blumendichte erreichenden Arten *Limonium vulgare* und *Aster tripolium*. Auch *Odontites litoralis* hat eine große blütenökologische Bedeutung.

Wir wollen im folgenden nach der pflanzensoziologischen Charakterisierung des Untersuchungsgebietes einige blütenökologische Gesichtspunkte vorstellen. Auch wenn sie derzeit noch nicht umfassend sein können, mögen sie dennoch dazu beitragen, die Blütenbesucher-Gemeinschaft von Salzrasen-Vegetationskomplexen näher zu charakterisieren, und Ansporn für weitere biozönologische Untersuchungen sein.

Wenn auch die hier vorgetragenen Beobachtungen auf eigenen Untersuchungsergebnissen beruhen, so gab doch die Exkursion mit unseren Freiburger Studenten den Ausschlag zur Beschäftigung damit. Nicht zuletzt regten die wißbegierigen Fragen und der unermüdliche Fleiß der Exkursionsteilnehmer dazu an, solch ein Spezialthema zu behandeln. Allen sei an dieser Stelle herzlich gedankt.
Unser besonderer Dank gilt Frau Prof.Dr. WILMANNS, die das Manuskript kritisch durchsah.

DIE GRÜPPEN-GEBIETE IM NORDWESTEN DER REEDE BORKUM
(Abb. 1, 2, 3)

Am Rande des Wattenmeeres zwischen Reede und Neuem Seedeich fiel uns auf, daß der Groden hier durch üppige Prielrand-Vegetation mit reichlich *Halimione portulacoides*, *Limonium vulgare* und *Artemisia maritima* gekennzeichnet wird. Insbesondere der Reichtum an dem Chamaephyten *Halimione portulacoides* verleiht der Wattrand-Vegetation fast ein für die deutsche Nordseeküste fremdartiges Aussehen, das an die Halbstrauch-reichen Gesellschaften in den Lagunen des Mediterran-Gebietes erinnert.
Ende Juli/Anfang August überziehen zartviolette Teppiche von blühenden *Limonium vulgare*-Pflanzen die Grüppenbeete. Die Pflanze kann auf einem Quadratmeter über 100 Blütenstände mit Tausenden von Einzelblüten emporstrecken und erreicht somit eine hohe Blumendichte; Mitte August löst *Aster tripolium* den Strandflieder ab.

Es schien lohnend zu sein, das Gesellschaftsmosaik dieses Grodengebietes näher zu untersuchen und u.a. der Frage nach der soziologischen Zugehörigkeit der *Limonium*-Teppiche nachzugehen. Das Anwachsgebiet wird von mehreren natür-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

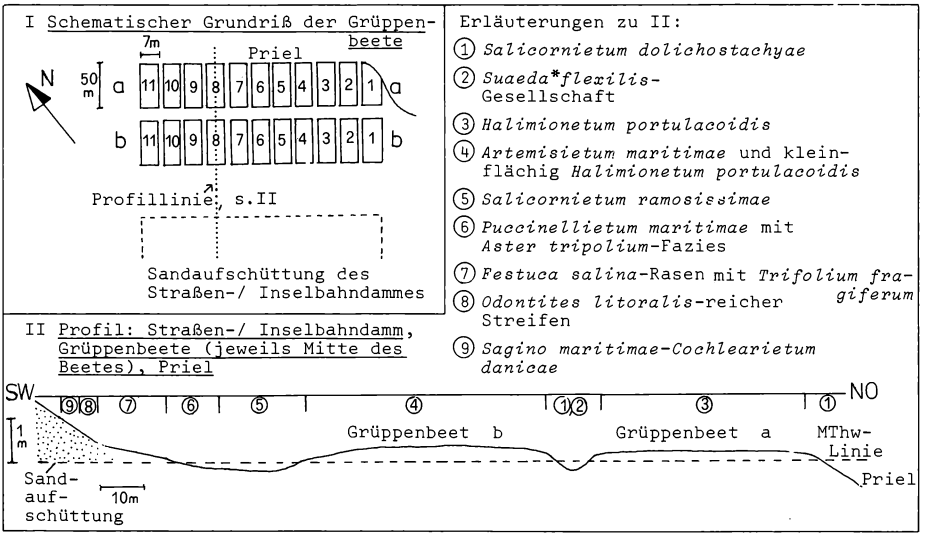


Abb. 2: Grundriß (I) und Längsprofil (II) des Untersuchungsgebietes zwischen Neuem Seedeich und Reede Borkum.

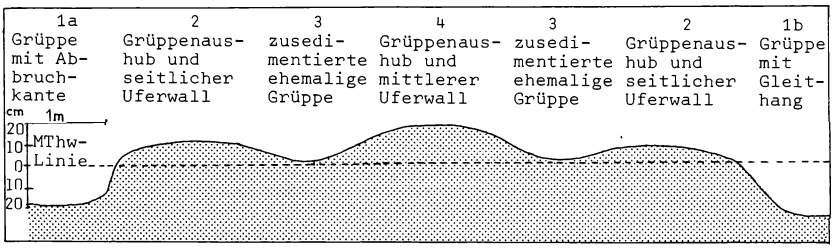


Abb. 3: Schematisches Querprofil durch ein Grüppenbeet mit dem Mikrorelief und den unterschiedlichen Kleinstandorten (s. dazu auch die Profile mit den Pflanzengesellschaften, Abb. 11).

lichen Prielläufen durchzogen. Zwischen diesen hob man eine Reihe von Grüppen aus, die in der Regel zur Zeit eine Tiefe von 40-50 cm und eine Breite von 1 m und darüber haben (s. Abb. 2, 3). Viele dieser Grüppenbeete sind etwa 7 m breit und mindestens 50 m lang. In sich weisen sie wiederum eine Standortsdifferenzierung auf, da sie von kleinen Vertiefungen durchzogen werden, die zusedimentierte frühere Grüppen darstellen (s. Abb. 3). Durch den Grüppen-Auswurf entstanden kleine Rücken, die von *Halimione-* und *Artemisia*-Bändern nachgezeichnet werden.
Exemplarisch wurden 2 x 11 Grüppenbeete, die in zwei Streifen (a und b) zwischen Priel und Inselbahn-/Straßendamm angeordnet waren, untersucht (s. Abb. 2). Der Priel-nahe Streifen (a) wies eine etwas geringere Höhe über MThw auf als der Damm-nahe Streifen (b), so daß hier auf ein unterschiedliches Alter geschlossen werden kann.

Ein Ziel der Untersuchung war die Erfassung der Gesellschaftskomplexe dieser verschieden alten Grüppenbeete, die reich an Kleinstandorten sind. Zunächst mußten jedoch die "Vokabeln" (s. TÜXEN 1978), die einzelnen Gesellschaften, studiert werden, um die Komplexe dann mit Hilfe von Sigma-Aufnahmen aufzunehmen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

DIE PFLANZENGESELLSCHAFTEN

1. P i o n i e r - G e s e l l s c h a f t e n

Salicornietum dolichostachyae W. Christ. 1955, Salicornietum ramosissimae W. Christ. 1955, Suaeda*flexilis-Ges. (Tab. 1, Abb. 4, 5, 6)

Salicornia dolichostachya[1] und *Suaeda*-reiche Gesellschaften fanden sich größerflächig auf dem jüngsten Grüppenbeet 1a und ansonsten nur kleinflächiger am Rande der Beete. Das *Salicornietum dolichostachyae* (Tab. 1, Aufn. 1-3) besiedelte hier die Gleithänge zum Priel hin, wohingegen eine hochwüchsige *Suaeda maritima*-Gesellschaft (Tab. 1, Aufn. 4-8) als schmales Band zwischen Grüppe und Grüppenbeet vermittelte. Das *Salicornietum ramosissimae* schließlich (Tab. 1, Aufn. 9, 10) wuchs in kleinen Flecken in den Grüppenbeet-Vertiefungen (Kleinstandort 3, Abb. 3) und größerflächig, im September karminrot sich verfärbend, in der Senke zwischen Beetreihe b und Damm (s. Abb. 2). Dieser Bereich wird bei etwas höheren Fluten überspült. Anfang August beobachteten wir hier Trockenrisse und Salzausblühungen, die den Eindruck einer "Salzwüste en miniature" (GILLNER 1960) vermittelten.

Tabelle 1 Pionier-Gesellschaften

	Ausbildung:	1			2				3	
	Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	Veg.bed.(%) Phanerogamen	50	75	90	80	90	80	80	80	40	45
	Veg.bed.(%) Phycophyta	30	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Flächengröße (qm)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	Artenzahl	3	4	4	3	3	4	5	7	4	4
Ch1	*Salicornia dolichostachya*	3.3	3.3	4.4	2b.2	2a.2	2b.2	1.1	2m.2	.	.
Ch2	*Suaeda***flexilis*	.	+	+	4.4	4.4	4.4	4.4	4.4	.	.
Ch3	*Salicornia ramosissima*	.	.	.	.	.	.	2m.2	1.2	3.3	3.3
	Asteretea tripolii-Arten, abbauend:										
	Puccinellia maritima	+	+	1.2	.	.	.	1.2	+	+	1.1
	Aster tripolium	.	.	.	.	.	1.2	.	+	+	+
	Spergularia media	.	.	.	.	.	.	.	+	+.2	+
	Sonstige:										
	Spartina anglica	.	2b.2	+	1.2	+	1.2	+	1.2	.	.
	Enteromorpha spec.	3.3	.	.	.	.	.	.	.	.	.

1 *Salicornietum dolichostachyae (strictae)* 2 *Suaeda***flexilis*-Ges.

3 *Salicornietum ramosissimae (patulae)*

Eine hochwüchsige *Suaeda maritima*-Gesellschaft, in der die aufbauende Strandsode bis über 60 cm hoch werden kann, fand sich an ganz entsprechendem Standort, nämlich an Prielrändern, 1971 bis 1974 auf der Insel Trischen und wurde dort als "Überlagerung mit Spülsaumpflanzen" kartiert (SCHWABE 1972). Wir bemerkten sie auch auf einer internationalen Studienreise im Jahre 1972, die Prof.Dr. TÜXEN leitete, in der Leybucht bei Emden. Die damals in der Leybucht gesammelten Exemplare wurden von Prof.Dr. AELLEN, Basel, als Pflanzen determiniert, die in die Nähe von *Suaeda macrocarpa* Moq. gehören (spec. oder ssp.). Der leider inzwischen verstorbene Chenopodiaceen-Spezialist fügt hinzu: "Die Systematik dieser Gattung ist die perfideste, die ich von den Chenopodiaceen kenne" (s. dazu TÜXEN 1974: 153).

In den deutschen Floren wird die Art *Suaeda maritima* nicht weiter aufgeschlüsselt; nur ROTHMALER (1976) weist darauf hin, daß auf *Suaeda***macrocarpa* zu achten wäre. GARCKE (1972) gibt eine Zeichnung von *Suaeda maritima* agg. wieder, die genau dem Habitus von *Suaeda***flexilis* entspricht. Drei Sippen (var. *mari-*

---

[1] *Salicornia dolichostachya* und *S. ramosissima* ließen sich Anfang September ohne Probleme determinieren (nach AELLEN 1959 ff.), nicht jedoch Anfang August, wo die Scheinähren noch nicht so ausgereift waren, daß eine Zuordnung schlechter entwickelter Exemplare - vor allem im *Puccunellietum*-Bereich - vorgenommen werden konnte.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

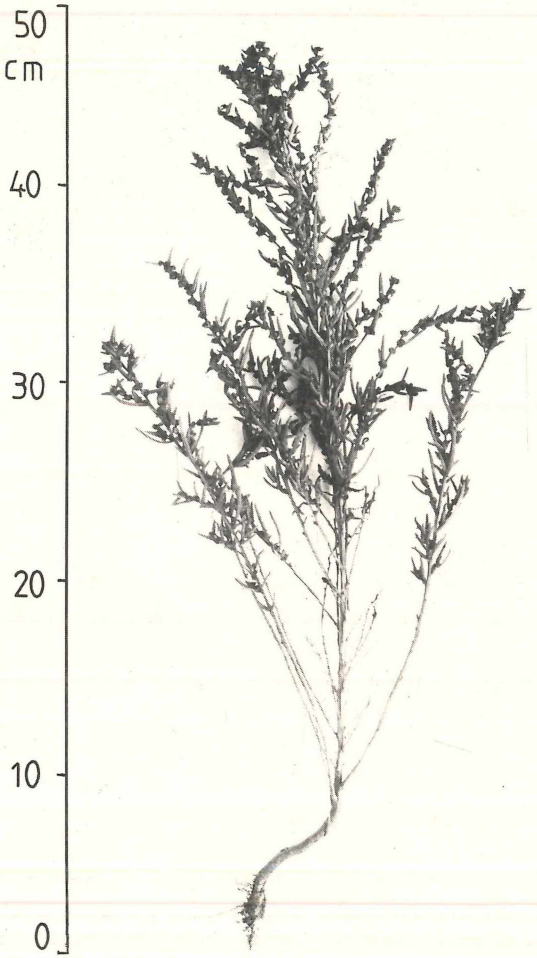


Abb. 4: Habitus von *Suaeda***flexilis* (1.10.1983).

tima, var. *macrocarpa* und var. *flexilis*) werden in den Floren von CLAPHAM et al. (1962) für die Britischen Inseln und von DE LANGHE et al. (1978) für Belgien und Nordfrankreich erwähnt; diese Untergliederung wird in der 3. Auflage von CLAPHAM et al. (1981) wieder fallen gelassen.
Nach dem Habitus handelt es sich bei den gesammelten Exemplaren nach der Determination von H. KUHBIER[1)] um typische *Suaeda maritima* (L.)Dum. ssp. *flexilis* (W.O. Focke)Rouy - Pflanzen (s. Abb. 4).

Freundlicherweise sammelte eine Borkumer Schülerin am 1.10.1983 für uns *Suaeda*-Material mit ausgereiften Samen. Hier zeigte sich, daß die Samen-Durchmesser der *flexilis* - Pflanzen bei über 2,2 mm lagen, die der *Suaeda maritima* s.str. - Pflanzen hingegen hatten Samen-Durchmesser von um 1,5 mm (s. Abb. 5). Nach der Samengröße würde diese Sippe demnach *Suaeda***macrocarpa* zuzuordnen sein.

Nach KUHBIER (in litt.) sind wohl nur zwei *Suaeda*-Sippen an unserer Küste zu unterscheiden: *Suaeda***flexilis* und *Suaeda maritima* s.str., da das Samen-Merk-

---

[1)] Herrn H. KUHBIER, Überseemuseum Bremen, sei für die Determination, freundliche Auskünfte und Literaturhinweise sehr herzlich gedankt.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

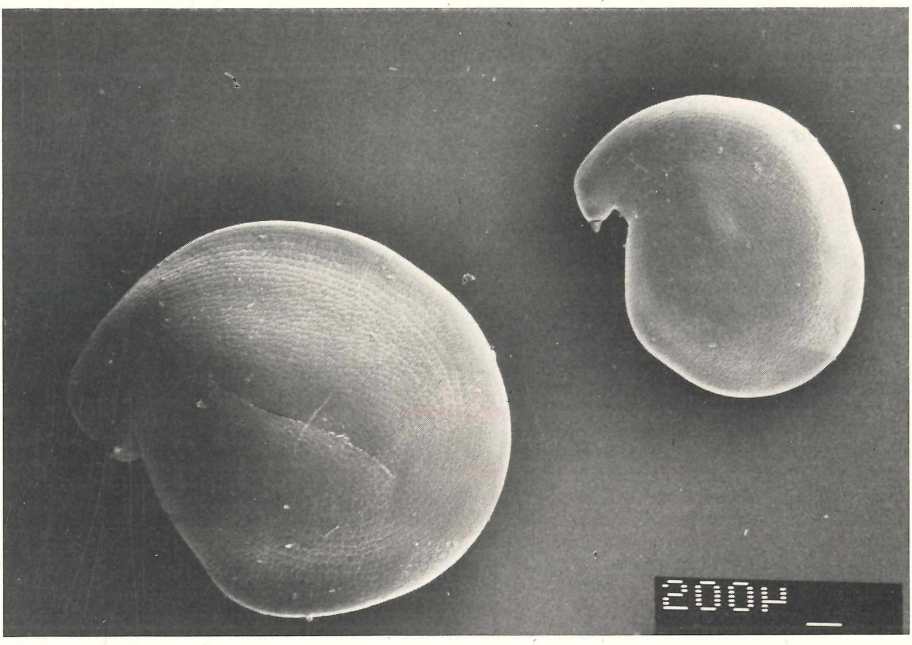


Abb. 5: Typische große Samen der gefundenen *Suaeda*flexilis*-Pflanzen, die den Größenangaben von *Suaeda*macrocarpa* entsprechen (Ø 2,3 mm) und von *Suaeda maritima* s. str. (Ø 1,6 mm); (Photo: Th. ESCHE).

mal nicht konstant bestimmten Formenkreisen zuzuordnen ist. Die Unterscheidung dieser zwei Hauptformen hatte schon FOCKE (1873) getroffen. *Suaeda*flexilis* unterscheidet sich durch die Wuchshöhe und die aufrechten Seitenäste (s. Abb. 4) von der prostrater wachsenden *Suaeda maritima* s.str. mit niedergestreckten Ästen. Die Samengröße spielt für die Determination keine Rolle.
Möglicherweise handelt es sich um einen Samen-Dimorphismus innerhalb der *maritima* s.str. und *flexilis*-Sippen[2]. Ein Diasporen-Dimorphismus, hier gekoppelt mit Selbst- bzw. Fremdbestäubung, ist auch von anderen Arten bekannt, z.B. von *Cirsium vulgare* (s.v. LEEUWEN 1981). Von diesem Autor wird der Dimorphismus von *Cirsium*-Arten unter dem Gesichtspunkt verschiedener Besiedlungsstrategien gedeutet (leichte Diasporen - entstanden durch Fremdbestäubung - als Fernbesiedler, schwerere Diasporen - entstanden durch Selbstbestäubung - als Nahbesiedler).

GÉHU & GÉHU (1976), GÉHU et al. (1976) und FRILEUX & GÉHU (1976) scheiden ein *Astero-Suaedetum macrocarpae* (De Lit. et Malcuit 1927) J.-M. et J. GÉHU 1969 aus, in dem *Aster tripolium*, oft nur als Keimpflanze vorkommend, als Differentialart zu bewerten ist. GÉHU & GÉHU (1976) geben eine Karte wieder, die das Vorkommen der Gesellschaft an der gesamten französischen Küste belegt. Das *Astero-Suaedetum macrocarpae* kommt besonders an Prielrändern vor und ist vielleicht sogar identisch mit unserer Gesellschaft, denn die Autoren erwähnen eine "fo. érigée" von *Suaeda*macrocarpa*. Die taxonomischen Schwierigkeiten mit den *Suaeda*-"Sippen" zeigt das "*Suaedetum prostratae* J.-M. Géhu 1975" mit *Suaeda maritima* s.l. fo. *prostrata* als Kennart. GÉHU et al. (1976) geben dazu an (p. 204) "caractérisé par les écomorphoses prostrées de *Suaeda macrocarpa* et de plantes intermédiaires avec la ssp. *vulgaris* de *Suaeda maritima*".

---

[2] Beim Vergleich der großen und kleinen Samen ließen sich keine Strukturunterschiede feststellen; dies würde für einen Dimorphismus in der Samen-Größe sprechen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

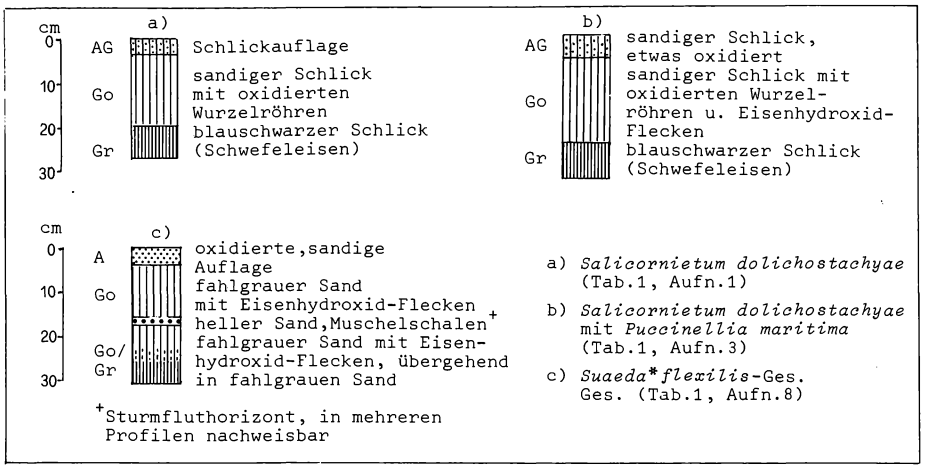


Abb. 6: Bodenprofile in Pionier-Gesellschaften.

Solange die *Suaeda*-"Arten" sippentaxonomisch so umstritten sind, sollte man von syntaxonomischen Einordnungen absehen. Möglicherweise handelt es sich um Standortsmodifikationen an gut mit Nährstoffen versorgten Prielrändern und in geschützten Meeresbuchten. Der Standort der hochwüchsigen *Suaeda*-Gesellschaft ist jedoch so charakteristisch und auch ihre Physiognomie, daß man ihr besonderes Augenmerk schenken sollte.

Die *Suaeda***flexilis*-Gesellschaft kam auf Borkum auf sandigerem, besser durchlüfteten Substrat als das *Salicornietum dolichostachyae* vor (s. Abb. 6, Profil a und c).

Tabelle 2 Puccinellietum maritimae und Plantagini-Limonietum

	Ausbildung	1a		1b					
	Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8
	Veg.bed. (%)	70	90	95	95	90	90	95	95
	Flächengröße (qm)	1	1	1	2	2	2	2	1,5
	Artenzahl	4	5	7	7	9	9	7	8
Ch1,VC	*Puccinellia maritima*	3.3	4.4	4.4	5.5	2b.2	2m.2	1.2	1.2
d1a	*Salicornia ramosissima*	2b.2	2b.2	+	.	.	.	.	.
Ch2	*Limonium vulgare*	.	.	.	.	2b.2	3.3	3.3	3.3
	Plantago maritima	.	.	.	.	2b.2	3.3	2a.2	2b.2
VC,d2a	*Halimione portulacoides*	.	.	.	+	1.2	1.2	1.2	1.2
d2b	*Artemisia maritima*	.	.	.	.	.	+°	.	.
	Glaux maritima	.	.	.	.	.	.	.	.
	Festuca salina	.	.	.	.	.	.	.	.
OC,KC	*Aster tripolium*	+	1.1	1.2	2m.2	2a.2	1.2	2a.2	2a.2
	Triglochin maritimum	.	.	2a.2	+	1.2	1.2	2a.2	1.2
	Spergularia media	+	+	+	1.2	1.2	+	.	.
	Cochlearia anglica	.	.	.	.	+.2	.	.	.
Begl.	*Suaeda maritima* agg.	.	1.1	+	+	1.1	1.1	+	1.2
	Salicornia dolichostachya	.	.	+	.	.	.	.	.
	Spartina anglica	.	.	.	+	.	.	.	+
	Salicornia spec.	.	.	.	.	.	.	.	.

1 *Puccinellietum maritimae* 1a Initialphase 1b Optimalphase

2 *Plantagini-Limonietum* 2a Typische Ausbildung

2b Ausbildung mit *Artemisia maritima*, zum *Artemisietum maritimae* vermittelnd

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

2. P u c c i n e l l i e t u m m a r i t i m a e (Warming 1890) W. Christ. 1927 und P l a n t a g i n i - L i m o n i e t u m Westh. et Segal 1961 (Tab. 2, Abb. 7, 8)

Üppige *Limonium-*, *Plantago maritima-* und *Puccinellia maritima*-reiche Streifen durchziehen die Grüppenbeete, vor allem an den etwas tieferliegenden Stellen, wo ehemalige Grüppen zusedimentiert wurden (Kleinstandort 3, Abb. 3). Das Bodenniveau liegt kurz oberhalb der MThw-Linie. Differenziert nach der Höhe über MThw wechseln kleine Flecken der Initialphase des *Puccinellietum maritimae* (Ausbildung 1a) mit den wenig höher gelegenen der Optimalphase (Ausb. 1b) und *Limonium-Plantago*-Beständen (Ausb. 2a). Die mittlere Artenzahl steigt von 4-5 (Ausb. 1a) über 7 (1b) bis auf 8 (2).

Das Vorkommen der *Limonium-Plantago*-Gesellschaft wurde bisher aus Deutschland - unseres Wissens nach - noch nicht mit publizierten Originalaufnahmen belegt. RUNGE (1980) erwähnt die Gesellschaft als *Plantagini-Limonietum* Westhoff et Segal 1961 und weist auf ihre Häufigkeit mancherorts hin; er gibt eine römische Tabelle wieder.
Die Eigenständigkeit des *Plantagini-Limonietum* wird von verschiedenen Autoren bezweifelt. BEEFTINK bezeichnet die Gesellschaft, die er 1959 als erster auf der Halbinsel Skallingen (Dänemark) studierte, als "*Puccinellietum maritimae*, Phase mit *Limonium vulgare* und *Plantago maritima*", 1965 stuft er sie als "Terminale Phase des *Puccinellietum*" ein. Die Aufnahmen von BEEFTINK aus Skallingen entsprechen genau unserer Gesellschaft, wie ein Stetigkeitsvergleich zeigt (Tab. 2). BEEFTINK (in litt.) würde jedoch, wenn sich eine standörtliche Differenzierung zeigt (sandigeres Substrat ?), die Eigenständigkeit des *Plantagini-Limonietum* für gerechtfertigt halten[1]. Dies ist in der Tat der Fall, wie unsere Profile zeigen (s.u. und Abb. 6, 8).

WESTHOFF & SEGAL (1961) beschreiben die Assoziation von der Insel Terschelling und geben zwei Aufnahmen wieder, behandeln das *Plantagini-Limonietum* je-

---

[1] Herrn Dr. W.G. BEEFTINK, Delta Institut Yerseke, sei für freundliche Auskünfte und Literaturhinweise gedankt.

	2a							2b			Aufn. Ausb.2	
9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Zahl d.		
80	90	95	95	90	90	95	90	90	95	Aufn. 14		*
2	2	2	2	1,5	2	1	2	3	2	Mittl.		
7	8	7	8	7	8	9	8	8	10	A.zahl 8		7
2a.2	2m.2	2a.2	2b.2	2a.2	2a.2	2a.2	2a.2	2a.2	2a.2		V$^{1-2}$	V$^{2-4}$
.	.	.	+^{o}	.	.	.	+^{o}	.	.		I^{+}	V$^{1-2}$**
3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3	4.4	3.3	3.3		V$^{2-4}$	V$^{3-5}$
1.2	2b.2	2a.2	1.2	.	2b.2	2b.2	1.2	2a.2	1.2		V$^{1-3}$	V$^{1-3}$
+	1.2	1.2	1.2	.	1.2	1.2	.	.	+		IV^{+-1}	V^{+-1}
.	+	.	.	+^{o}	+^{o}	+^{o}	1.2	+	2a.2		III^{+-2}	I^{+}
.	.	.	.	.	.	+	.	.	2m.2		I^{+-2}	II^{+}
.	.	.	.	.	.	.	.	2m.2	+.2		I^{+-2}	II^{+}
.	2a.2	.	1.2	2a.2	2m.2	2a.2	1.1	1.1	1.1		V$^{1-2}$	V$^{1-2}$
2m.2	1.2	2m.2	2a.2	1.2	+.2	1.2	1.2	.	1.2		IV^{+-1}	V^{+-2}
.	.	+	.	.	.	.	.	+	.		II^{+-1}	.
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		+$^{+}$	V^{+-1}
1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	+^{o}	1.2	1.1	1.1	1.1		V^{+-1}	V^{+-1}
1.2	.	.	.	.	.	.	.	.	.		+$^{+-1}$	**
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		+$^{+}$	II^{+-1} (agg.)
.	.	.	.	+^{o}	.	.	.	.	.		+$^{+}$	.

* 7 Aufn. von BEEFTINK (1959), Skallingen ("Phase with *Limonium vulgare* and *Plantago maritima*" des *Puccinellietum maritimae)*

** *Salicornia europaea* agg.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

doch nicht im Text. WESTHOFF & DEN HELD (1969) führen - anknüpfend an die Terschelling-Arbeit - die Gesellschaft als selbständige Assoziation innerhalb des *Puccinellion*-Verbandes. GÉHU et al. (1976), GÉHU & GÉHU (1976), PROVOST (1976) und GÉHU & DELZENNE (1976) belegen das Vorkommen des *Plantagini-Limonietum* für Nordfrankreich, die Normandie und Bretagne sowie England und Wales; ihre Gesellschaft enthält jedoch recht viele *Armerion*-Arten, und sie ordnen die Assoziation auch diesem Verband zu.
Unsere Gesellschaft gehört klar in den *Puccinellion*-Verband, fehlen doch in der Typischen Ausbildung (2a) alle *Armerion*-Arten. Eine Ausbildung mit *Artemisia maritima* und *Festuca salina* vermittelt zum *Artemisietum maritimae* (2b). WESTHOFF & DEN HELD (1969) weisen darauf hin, daß es sich bei dieser Gesellschaft wohl um ein nicht mehr beweidetes *Puccinellietum* handelt, in dem sich *Limonium* und *Plantago* anreichern. Erstaunlicherweise geben GÉHU et al. (1976) an, daß die Assoziation sogar intensive Beweidung erträgt (p. 210): "supporte parfaitement le pâturage, même intense".

Die widersprüchlichen Angaben von WESTHOFF & DEN HELD und GÉHU et al. werfen die Frage nach der Dynamik von *Puccinellietum* und *Plantagini-Limonietum* und die Frage nach der Natürlichkeit des *Puccinellietum* auf. Das Vorkommen von nicht beweideten Andelrasen wird von manchen Autoren ganz bestritten (s. dazu die Diskussionsbemerkung von WESTHOFF zu RUNGE 1972). Diese Aussage ist sicherlich zu generell, denn Dauerquadrat-Untersuchungen zeigten eindeutig, daß sich in Gebieten, die vom Menschen unbeeinflußt sind, das *Puccinellietum* einstellen kann (z.B. auf der Vogelinsel Trischen; s. SCHWABE 1974). RUNGE (1972) wies die Entstehung eines *Puccinellietum* auf anthropogen unbeeinflußtem Standort aus einem *Salicornietum ramosissimae* nach. Eine mögliche Beweidung durch Vögel, die sicherlich *Puccinellia* fördert, kann hier natürlich nicht ausgeschlossen werden, wäre aber als Faktor einzustufen, den es in der Urlandschaft auch schon gegeben hat. Die Aussage von WESTHOFF dürfte jedoch eingeschränkt für manche Standorte (z.B. auf sandigem Substrat) gelten (s.u.). Die Frage nach der potentiellen natürlichen Vegetation stellt sich auch beim *Halimionetum portulacoidis*, das nach RAABE (1981) das *Puccunellietum* unter natürlichen Bedingungen ersetzen soll. Gegen diese Auffassung sprechen gerade die Ergebnisse der erwähnten Dauerquadrat-Untersuchungen.



Abb. 7: Kleinmosaik von *Puccinellietum maritimae* (niedrigwüchsige Bereiche), *Plantagini-Limonietum* und *Halimionetum portulacoidis* auf Borkum (6.8.1983).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Die Untersuchung der Gesellschaftskomplexe der Grüppenbeete auf Borkum macht deutlich, daß es hier ein kleinflächiges Nebeneinander von *Puccinellietum* und *Plantagini-Limonietum* gibt (s. Tab. 5). Die Bodenprofile des *Plantagini-Limonietum* zeigen, daß die Sandanteile recht hoch sind und daß kein FeS im Profil zu finden ist. Dies trifft auch für eine zu postulierende Ausgangsgesellschaft des *Plantagini-Limonietum* zu, einer Übergangsgesellschaft zwischen *Salicornietum dolichostachyae* und *Puccinellietum* (Abb. 8, Profil a), die auf vergleichbarem Standort im Bereich der jüngeren Grüppenbeete gefunden werden konnte:

Vegetationsbedeckung 80%, 1 qm.
Salicornia dolichostachya 3.3, Suaeda*flexilis 1.2, Puccinellia maritima 2a.2, Halimione portulacoides +.2, Limonium vulgare 1.2, Aster tripolium +, Triglochin maritimum 1.2.
Aus solchen Beständen können sich offenbar flächig üppige *Limonium*- und *Plantago*-Fazies entwickeln, denen *Puccinellia* mit geringer Menge und hoher Stetigkeit beigemischt ist.

RUNGE (1975/76) beobachtete in einem zumindest seit 1970 nicht mehr beweideten Dauerquadrat in einem *Puccinellietum maritimae* auf der Insel Wangerooge die Zunahme von *Limonium vulgare* um fast 10% und die von *Plantago maritima* um 5% in den Jahren 1970 bis 1974. Die Zahl der Pflanzen wuchs bei *Limonium* um 19, bei *Plantago* um 10. Der Anteil von *Puccinellia maritima* sank von 95% auf 70%. Eine Bodenaufhöhung war praktisch nicht festzustellen, über das Substrat wird keine Angabe gemacht.
ADAM (1981) gibt an, daß die Gesellschaft, die er als "*Limonium-Armeria* nodum" bezeichnet, in England in manchen Gebieten eine regelrechte Zone bildet, dort wo Salzmarschen und Dünen sich berühren. Er weist auch auf die z.T. behinderte Entwässerung durch benachbarte erhöhte Prieluferdämme hin; es handelt sich demnach offenbar um ganz ähnliche Standorte wie auf Borkum. Die Gesellschaft fehlt nach ADAM in stark beweideten Salzmarschen. Die Gesellschaft von ADAM entspricht unserer Assoziation, enthält jedoch *Armeria maritima* mit hoher Stetigkeit. Dies ist jedoch kennzeichnend für die Britischen Inseln, wo *Armeria* schon im *Puccinellion* aspektbildend ist.

Die bisher spärlichen Angaben über die Ökologie des *Plantagini-Limonietum* und die Borkumer Beobachtungen weisen darauf hin, daß die Gesellschaft an sandigere Substrate gebunden ist. So ist es sicherlich kein Zufall, daß die Assoziation auf den Westfriesischen Inseln häufig vorkommt (z.B. auf Terschelling und Texel), ebenfalls auf der westlichsten ostfriesichen Insel Borkum, im Bereich der nordfriesischen Inseln dagegen seltener ist oder sogar fehlt. Eine Bodenkarte von JOENJE, WOLFF & v.d. MAAREL (in ABRAHAMSE et al. 1976) zeigt, daß die Sandwatt-Bereiche im Gebiet der Westfriesischen Inseln gegenüber dem Schlickwatt bei weitem überwiegen; dieses Verhältnis ist an der schleswig-holsteinischen Westküste viel stärker zugunsten des Schlickwattes verschoben. Auf den Halligen durchsetzen die *Limonium*-Pflanzen das ausklingende *Puccinellietum* und das initiale *Juncetum gerardii*. Nach den Tabellen von RAABE (1981) erreicht *Plantago maritima* dort keine höheren Deckungswerte; die mittlere Deckung liegt zumeist unter 5%.

Halimione portulacoides kommt im *Plantagini-Limonietum* stet, aber mit geringer Menge vor, obwohl sie am benachbarten Kleinstandort 2 (s. Abb. 3) breite Bänder bildet. Der Standort in kleinen Vertiefungen, in denen sich zeitweise Salzwasser sammelt, fördert offenbar *Limonium* und *Plantago*. Die Bildung von üppigen luxurierenden *Plantago*-Flecken neben dem *Halimionetum* konnte auch auf Trischen beobachtet werden, wo *Limonium* fehlt (SCHWABE 1972). Ein Vergleich der Bodenverhältnisse *Plantagini-Limonietum/Halimionetum* (s. Abb. 10, Profil a) zeigt, daß es neben der etwas niedrigeren Lage der *Plantago-Limonium*-Gesellschaft auch noch andere Standortsunterschiede gibt; so sind die Sandanteile höher als im *Halimionetum*. Möglicherweise spielt hier der ehemals aufgeworfene Grüppenaushub eine Rolle. Die oberen Profilbereiche im *Halimionetum* sind schlechter durchlüftet und weisen noch FeS auf.

Die Folgegesellschaft des *Plantagini-Limonietum* auf Borkum ist das *Artemisietum maritimae*; dies zeigt eine Übergangsgesellschaft (Tab. 2, Ausb. 2b) zwischen beiden Assoziationen. Auch das Bodenprofil hat sehr große Ähnlichkeiten, ist jedoch in der höher entwickelten Strandbeifuß-Flur noch besser durchlüftet (s. Abb. 10).

Unseres Erachtens sprechen die hier vorgetragenen Argumente dafür, die *Plantago-Limonium*-Gesellschaft wegen ihrer charakteristischen Artenkombination, der eigenen Synökologie, Symphänologie u.a. als eigenständige Assoziation *Plantagini-Limonietum* zu fassen. Bei Beweidung dürften die Bestände der Strandflieder-Flur in das *Puccinellietum* übergehen. Es müßte geprüft werden, ob sich

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

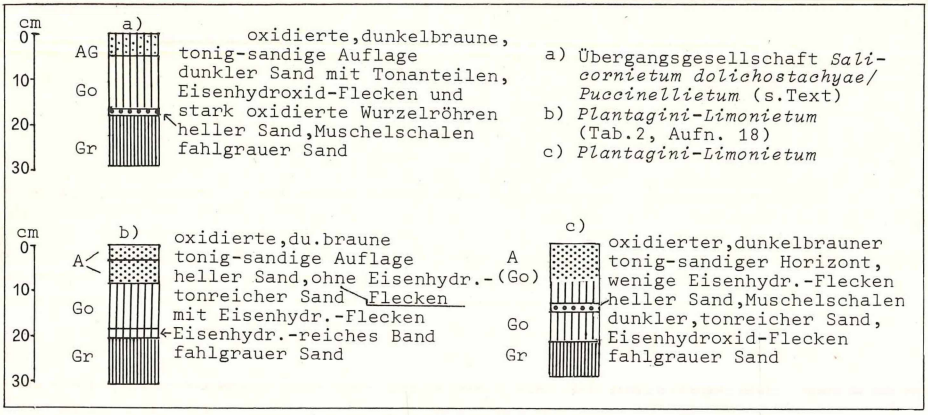


Abb. 8: Bodenprofile im *Plantagini-Limonietum* und der zu postulierenden Ausgangsgesellschaft (s. Text).

dieses vom natürlichen *Puccinellietum* nicht nur standörtlich sondern auch floristisch unterscheidet.

3. H a l i m i o n e t u m p o r t u l a c o i d i s (Kuhnh.-Lordat 1927) Des Abb. et Corill. 1949 und
A r t e m i s i e t u m m a r i t i m a e (W. Christ. 1927) Br.-Bl. et De Leeuw 1936 (Tab. 3, Abb. 9, 10)

Das *Halimionetum portulacoidis* faßt als graugrünes, zur Blütezeit der Keilmelde bräunlich-rosa überhauchtes Band in ausgedehnten Teppichen die Ränder der Grüppenbeete ein (Kleinstandort 2, Abb. 3). Die Flächen liegen wenige cm höher als die des *Puccinellietum* und *Plantagini-Limonietum*, bedingt durch Grüppenaushub und verstärkte Sedimentation an diesem Uferwall-Standort.
Am Rande sehr junger Grüppenbeete findet sich eine Initialphase mit geringer Deckung von *Halimione*, in der *Salicornia dolichostachya* bis zu 50% Menge erreicht (Ausb. 1a); in der Optimalphase hingegen decken die dichten Chamaephyten-Bestände über 80%. Die mittlere Artenzahl sinkt im Vergleich zum *Plantagini-Limonietum* durch diese Teppich-Bildung von 8 auf 7. Eine Ausbildung mit *Artemisia maritima*, die von BEEFTINK (1959) als Terminalphase des *Halimonietum* bezeichnet wird, vermittelt zum *Artemisietum*.

RUNGE (1972) konnte auf einem Grüppenbeet der Insel Langeoog innerhalb von zwei Jahren die Zunahme von *Artemisia* in einem *Halimionetum* von 1% auf 15% registrieren; damit verbunden war eine Bodenaufhöhung um bis zu 2 cm. Diese Zunahme von *Artemisia* muß jedoch nicht von Dauer sein, wie BEEFTINK et al. (1978) zeigen konnten. Die Autoren wiesen nach, daß nach dem kalten Winter 1962/63 die Frost-empfindliche, mediterran-atlantisch verbreitete *Halimione* durch die frosthärtere (europäisch) kontinental verbreitete *Artemisia maritima* agg. ersetzt wurde; nach 5 Jahren jedoch stellte sich das ursprüngliche Dominanzverhältnis wieder ein.

Der Boden im *Halimionetum* war auf den Borkumer Untersuchungsflächen mit einer dünnen Schlickauflage überzogen, die - bedingt durch das dichte Gewirr dieses Halbstrauches - schlecht abtrocknet. Die hohe Luftfeuchtigkeit im *Halimione*-Gesträuch stellt offenbar günstige Habitatbedingungen für Crustaceen dar; so konnten hier viele Strandkrabben (*Carcinus maenas*) an der Bodenoberfläche und in den obersten Bodenschichten *Ochestia* spec.-Individuen beobachtet werden.

Schon Anfang des 20. Jahrhunderts war *Halimione portulacoides* auf Borkum verbreitet. REINKE (1909:20) erwähnt das häufige Vorkommen in Gräben am Hopp-Priel. Nach TÜXEN et al. (1957:216) haben bereits vor nun etwa 30 Jahren weite chamaephytische Reinbestände der Pflanze die Hellerflächen überzogen.

Das *Artemisietum maritimae* fand sich nur in der Beetmitte der untersuchten Grüppenbeete (Kleinstandort 4, Abb. 3) und liegt deutlich höher als das *Halimionetum*. Die Gesellschaft nimmt im älteren Grüppenbeet-Bereich (b, s. Abb. 2

Tabelle 3 Halimionetum portulacoidis und Artemisietum maritimae

	Ausbildung	1a	1b				1c	2a								2b
	Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
	Veg.bed. (%)	80	95	95	95	95	100	95	95	100	100	100	100	100	100	100	100
	Flächengröße (qm)	2	5	4	4	6	4	10	10	4	4	6	6	12	10	10	10
	Artenzahl	7	7	7	5	7	7	8	10	7	9	7	7	6	8	10	7
Ch1	*Halimione portulacoides*	2b.2	5.5	5.5	5.5	5.5	4.4	1.2	1.2	1.2	.	+	+	1.2	.	+	+
d1a	*Salicornia dolichostachya*	3.3	1.2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
d1a,b	*Suaeda maritima* agg.	1.2	+	+	+	+	.	.	.	.	1.1	.	.	.	.	.	.
	Spartina anglica	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
VC1*	*Puccinellia maritima*	2a.2	+	1.2	1.2	+	2a.2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ch2	*Artemisia maritima*	.	.	.	.	+	2a.2	3.3	3.3	3.3	2b.2	2b.2	2b.2	2b.2	2b.2	2b.2	3.3
d2	*Festuca salina*	.	.	.	.	.	2a.2	3.3	3.3	3.3	4.4	4.4	4.4	4.4	4.4	4.4	3.3
d2a	*Glaux maritima*	.	.	.	.	.	1.1	1.2	2m.2	2m.2	.	2a.2	2a.2	2a.2	2a.2	2m.2	.
d2a	*Spergularia media*	.	.	.	.	.	.	+	1.1	.	+	1.1	2m.2	.	.	.	.
d2b	*Atriplex triangularis*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
d2b	*Agropyron littorale*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2m.2
d2b	*Atriplex littoralis*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
VC2**	*Armeria maritima*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	1.2	.
	Juncus gerardii	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2m.2	.	.
	*Agrostis*maritima*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.2
OC,KC	*Aster tripolium*	+	+	+	1.1	1.1	1.1	+	1.1	1.2	1.2	1.1	2a.2	1.2	1.2	1.2	.
	Triglochin maritimum	1.2	+	1.2	.	1.2	.	1.2	+	.	1.2	.	1.2	.	+	+	.
	Limonium vulgare	1.2	.	.	.	1.2	1.2	+	+	1.2	1.2	.	.	2a.2	2a.2	1.2	.
	Plantago maritima	.	.	1.2	.	.	.	.	1.2	1.2	.	+	.	.	+	+	.
	Cochlearia anglica	.	.	.	.	.	.	.	1.2	.	+	.	.	.	.	.	.

1 *Halimionetum portulacoidis* 1a Initialphase 1b Optimalphase 1c Terminalphase mit *Artemisia* Beeftink 1959

2 *Artemisietum maritimae* 2a Typische Ausbildung 2b Ausbildung mit *Atriplex triangularis* und *Agropyron littorale*

* V1 *Puccinellion maritimae*

** V2 *Armerion maritimae*

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft, www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at



Abb. 9: Uferwall-Vegetation auf Grüppenbeeten: der niedrigere Uferwall am Rande der ehemaligen Grüppe wird durch das *Halimionetum portulacoidis* besiedelt, der höhere Uferwall im mittleren Bereich des Grüppenbeetes durch das silbrigweiße *Artemisietum maritimae* (6.8.1983).

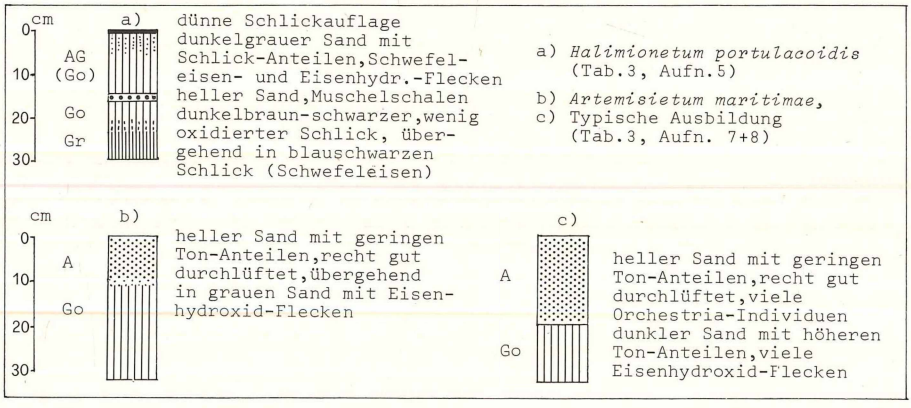


Abb. 10: Bodenprofile im *Halimionetum portulacoidis* und im *Artemisietum maritimae*.

und Tab. 5) zu. Der Wuchsort des *Artemisietum* wurde hier zum einen durch Grüppenaushub erhöht, zum anderen sind die Profile recht sandreich, was auf Ablagerungen bei hohen Fluten mit stark bewegtem Wasser zurückzuführen sein dürfte. Eine gute Differentialart für solche sandreichen Standorte ist *Glaux maritima*. Der Gleyhorizont mit Eisenhydroxid-Flecken beginnt erst in 10 bis 20 cm Tiefe. Auch GILLNER (1960) gibt an, daß die Drainierung im *Artemisietum* gut und die Unterlage oft mit Sand vermischt ist.

Im *Artemisietum* kann *Festuca salina* hohe Menge erreichen und feine, dichte und stark verfilzte Rasen bilden. Dies sind die etwa 30 bis 40 cm über MThw

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

gelegenen bevorzugten Rastplätze von Austernfischern, Brandgänsen u.a. Vögeln. Anfang August konnten wir hier auch noch mehrere Austernfischer-Nachgelege beobachten. Auch Küstenseeschwalben, die sich hier Anfang August sehr agressiv zeigten, brüteten vermutlich in diesem Gebiet. Möglicherweise wird *Festuca salina* durch die Brut- und Rastaktivitäten der Vögel gefördert.
Die am höchsten über MThw gelegenen Bestände des *Artemisietum* im Bereich der Grüppenbeete werden durch eine Ausbildung mit *Atriplex triangularis* und *Agropyron littorale* gekennzeichnet, die alte Winter-Spülsäume markiert (Ausb. 2b).

4. Gesellschaften im Übergangsbereich zum aufgeschütteten Straßen-/Inselbahndamm (Abb. 2 und Tab. 4)

Der Übergang Außengroden - aufgeschütteter Sanddamm wird durch eine Zonierung: dichter *Festuca salina*-Teppich mit reichlich *Trifolium fragiferum* - lückiges Band mit viel *Odontites litoralis* - lückige *Plantago coronopus-Sagina maritima*-Gesellschaft gekennzeichnet (s. Abb. 2).
Die zuletzt genannte Gesellschaft fällt vor allem durch ihre Lückigkeit und die im August/September schon abtrocknenden Therophyten auf. Diese Bestände der *Saginetea maritimae* im "wechselhalinen Bereich" (TÜXEN & WESTHOFF 1963) sind hier recht scharf abgegrenzt; sie besiedeln einen kaum 50 cm breiten Streifen genau am Fuße der Sandaufschüttung des Dammes. Die Therophyten-reichen Gesellschaften der *Saginetea* erreichen ihr phänologisches Optimum im späten Frühling und Frühsommer, die abgetrockneten Pflanzen waren jedoch auch im Spätsommer noch ansprechbar. Das ansonsten charakteristische Dänische Löffelkraut (*Cochlearia danica*) fehlte; wir fanden es jedoch im Bereich von "De Hahlingtjes" im

Tabelle 4 Sagino maritimae-Cochlearietum danicae

	Ausbildung	1a				1b	
	Nr.	1	2	3	4	5	6
	Veg.bed. (%)	80	90	80	90	90	90
	Phanerogamen	30	40	60	50	50	50
	Cyanophyta	50	60	20	40	40	50
	Neigung (°)	5	5	5	5	5	5
	Exposition	NO	NO	NO	NO	NO	NO
	Flächengröße (qm)	1	1	1/2	1	1	1
	Artenz. (Phanerogamen)	6	6	7	8	6	6
AC,VC	*Plantago coronopus*	2m.2	2m.2	2m.2	2m.2	2m.2	2m.2
AC,VC	*Sagina maritima*	2b.2	3.3	3.3	2b.2	2b.2	2b.2
VC	*Parapholis strigosa*	2m.2	.	.	.	.	1.2
d1	*Glaux maritima*	+	1.1	+.2	+.2	+.2	.
	Artemisia maritima	.	.	+	+	.	+
d1a	*Centaurium pulchellum*	+.2	+	1.1	+.2	.	.
	Juncus ranarius	+.2	.	.	.	.	.
Begl.	*Armeria maritima*	.	+	.	.	.	+
	Puccinellia maritima	.	.	+	.	+	.
	Limonium vulgare	.	.	.	+	+	.
	*Agrostis*maritima*	.	.	.	+.2	.	1.2
	Festuca salina	.	+	.	.	.	.
	Spergularia salina	.	.	+	.	.	.
	Odontites litoralis	.	.	.	1.2	.	.
	Halimione portulacoides	.	.	.	.	+	.
	Cyanophyta (dom.: *Nostoc commune*, *Microcoleus* spec., *Microcystis* spec., außerdem: *Chroococcus turgidus*, *Phormidium cf. corium*)	3	4	2b	3	3	3

1 Ausbildung mit *Armerion*-Arten (vgl. Subass. v. *Juncus gerardii* Tx.et Westhoff 1963)
1a Ausbildung mit *Centaurium pulchellum*
1b Typische Ausbildung

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Osten der Insel, so daß wir es um diese Jahreszeit nicht übersehen haben. Die Gesellschaft wird an diesem Wuchsort vor allem von *Plantago coronopus* und *Sagina maritima* bestimmt und läßt sich dem *Sagino maritimae-Cochlearietum danicae* zuordnen, wenn auch die Artenzahlen im Vergleich zu den von TÜXEN et al. (1957) auf Neuwerk studierten Beständen niedriger liegen.

GÉHU et al. (1976) scheiden eine eigene Assoziation aus, die Bestände ohne *Cochlearia danica* kennzeichnet: das *Parapholiso-Saginetum maritimae*. GÉHU (1976) vermutet, daß die Assoziation mit dem *Sagino-Cochlearietum* vikariiert. *Cochlearia* erreicht jedoch auch in der Tabelle von TÜXEN & WESTHOFF (1963) keine hohe Stetigkeit, so daß sich diese Ausbildung ohne *Cochlearia* hier zwanglos dem *Sagino-Cochlearietum* zuordnen läßt.

Als Begleiter treten auf Borkum am Dammfuß *Armerion*-Arten auf, die die von TÜXEN et al. (1957) ausgeschiedene Subass. von *Juncus gerardii* differenzieren. TÜXEN & WESTHOFF (1963:122,123) bemerken dazu treffend: "Hier und da,....., kommt das *Sagino-Cochlearietum* (und zwar immer die Subass. *juncetosum*) nicht am Dünenfuß, sondern auf dem Hang beweideter sandiger Tondeiche vor, eben in dem Streifen, in dem der Meereseinfluß ausklingt". Der Damm auf Borkum wird zwar nicht beweidet, doch trifft die Schilderung ansonsten zu, denn oberhalb des *Sagino-Cochlearietum* finden sich kaum mehr halotolerante Arten; es schließt sich praktisch rein glykische Vegetation an mit *Trifolium repens* und verschiedenen anderen Leguminosen sowie Ruderalarten, die z.T. sicher aus Ansaaten beim Straßenbau stammen.

Im Randbereich von Straße und Inselbahn folgen *Dauco-Melilotion*-Gesellschaften (*Tanaceto-Artemisietum vulgaris*, *Daucus carota*-Bänder) und gepflanztes *Rosa rugosa*-Gebüsch. Wenn dieser Vegetationskomplex am Rande der Salzwiesen von vegetationskundlicher Seite her auch eher als "störend" empfunden wird, so haben doch gerade *Artemisietea*-Arten im August/September in einem ansonsten um diese Jahreszeit relativ blütenarmen Gebiet blütenökologische Bedeutung; dies gilt besonders für *Tanacetum vulgare*, *Daucus carota* und *Pastinaca sativa*.

Der sandige Boden des *Sagino-Cochlearietum* wird von einer gelatinösen Blaualgen-Kruste überzogen, die bei Quellung zu zeitweilig günstigen Wasserverhältnissen an der Bodenoberfläche beitragen könnte; so sind die Vorkommen von Arten, die "*Nanocyperion*-Bedingungen" widerspiegeln (*Centaurium pulchellum* und *Juncus ranarius*) vielleicht zu deuten. Als vorherrschende Arten kamen *Nostoc commune*, *Microcoleus* spec., *Microcystis* spec., in geringerer Menge *Chroococcus turgidus* und *Phormidium* cf. *corium* vor[1]. TÜXEN & WESTHOFF (1963) erwähnen eine sehr dünne, feste, trittbeständige Kruste an der Oberfläche des *Sagino-Cochlearietum*, die aus Sand, Schlamm, Diatomeen und Blaualgen besteht, und im Niederländischen "het zore korstje" heißt.
Das reichliche Vorkommen von *Centaurium pulchellum* in dieser und verwandten Gesellschaften wird auch von FRILEUX & GÉHU (1976) aus der Seine-Mündung belegt, die hier eine *Parapholis strigosa-Centaurium pulchellum*-Gesellschaft aufnahmen.

Moose fehlten dem *Sagino-Cochlearietum* an dieser Stelle. Nach KOPPE (1969) kommt hier selten das *Pottietum heimii* v. Hübschmann 1960 vor. Er konnte diese Kleinmoos-Gesellschaft auf Borkum an drei Stellen in Lücken des *Sagino-Cochlearietum* finden.

Das fast aus reinem Sand bestehende Bodenprofil wird von kleinen tonigen Schlieren durchzogen, die Sturmflutablagerungen darstellen; ein Muschel-reiches knapp 2 cm starkes Band in 15 cm Tiefe, das auch in anderen Profilen nachweisbar war (s. Abb. 6c, 8a,c, 10a), fand sich auch hier. Es handelt sich um sogenannte Schill-Lagen, die vom Seegang auf den Groden geschleudert wurden (REINECK 1970:37).

Im lückigen Bereich des *Sagino-Cochlearietum* fiel auf, daß hier verschiedene Tiere Gänge angelegt hatten. Eingangslöcher von knapp 5 mm Breite und daneben aufgetürmte, etwa 1 cm hohe Häufchen entpuppten sich bei näherer Untersuchung als Nester der Furchenbiene *Lasioglossum leucozonium* (Schrank). Diese Art konnte auch im Bereich der Grüppenbeete im *Puccinellietum maritimae* als Blütenbesucher an *Aster tripolium* festgestellt werden (s. blütenökologischer Teil), was darauf hinweist, daß sie offenbar ein Mosaik: *Puccinellietum/Sagino-Cochlearietum* als Nahrungs-/Nisthabitat nutzt. Auch eine *Bledius*-Art (*Staphylinidae*) kam hier vor (*Bledius tricornis*) deren Larven sich durch sehr

---

[1] Herrn cand. biol. U.E. SCHAIBLE sei für die Bestimmung herzlich gedankt.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

kleine Sandhäufchen verrieten. Die *Bledius*-Larven leben in Gängen und weiden dort Algen ab; sie stellen die Hauptnahrung von *Dyschirius*-Arten (*Carabidae*) dar. Im *Sagino-Cochlearietum* wurde *Dyschirius thoracicus* nachgewiesen. Im *Salicornietum dolichostachyae* und *ramosissimae* kam eine andere *Bledius*-Art in hohen Individuenzahlen vor (*Bledius spectabilis*); SOWIG in SCHWABE (Red.) 1983.

VEGETATIONSKOMPLEXE DER GRÜPPENBEETE
(Tab. 5, Abb. 11, 12)

Nach dem Studium der Gesellschaften (der "Vokablen") erschien es lehrreich, das Kleinmosaik der verschieden alten Grüppenbeete mit Hilfe von Sigma-Aufnahmen tabellarisch zu vergleichen. Pro Beet wurde eine Aufnahme angefertigt, die somit jeweils eine Größe von etwa 350 m^2 hatte. Obwohl ein Mosaik von Kleinstandorten darstellend, erschien es nicht sinnvoll zu sein, die Grüppenbeete in weitere Teilflächen zu untergliedern, selbst wenn hiermit bereits "Geo-Sigmeten" aufgenommen wurden.
Die Schätzung erfolgte in Anlehnung an die von WILMANNS & TÜXEN (1978) entwickelte Skala; es bedeuten:

r	= 1-2 Kleinbestände oder Standard-Teilflächen, Deckung < 5%	2a	= Deckung 5-15%
+	= 3-5 Kleinbestände oder Standard-Teilflächen, Deckung < 5%	2b	= Deckung 16-25%
1	= 6-50 Kleinbestände oder Standard-Teilflächen, Deckung < 5%	3	= Deckung 26-50%
2m	= > 50 Kleinbestände oder Standard-Teilflächen, Deckung < 5%	4	= Deckung 51-75%
		5	= Deckung 76-100%

(obere Grenzwerte für Kleinbestände bei Therophyten-Gesellschaften 1 m^2, bei Hemikryptophyten-Gesellschaften 10 m^2).

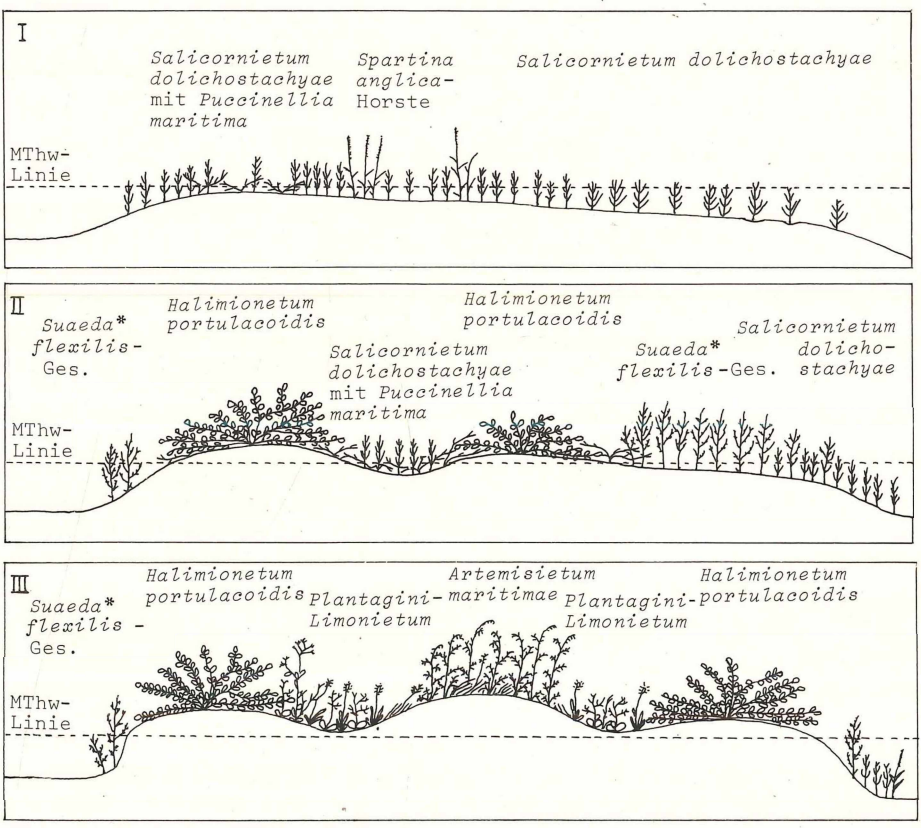


Abb. 11: Repräsentative Grüppenbeet-Querschnitte (Erläuterungen im Text).

Tabelle 5 Sigma-Tabelle der untersuchten Grüppenbeete (geordnet nach soziologischer Progression)

Laufende Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	a	b	
Beetreihe	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	b	b	b	b	b	b	b	b	b	b	b			
Nr.des Grüppenbeetes(s.Abb.)	1	2	3	9	5	7	8	4	6	11	10	2	7	1	10	5	6	9	4	8	11	3			
Veg.bed.(%)	85	95	95	85	95	90	95	95	95	95	95	95	90	95	95	95	90	95	95	95	95	95			
Gesellsch.zahl (ohne Fragm.)	5	5	6	8	8	8	8	7	7	6	5	8	6	6	7	6	6	7	6	6	5	5	ø6,6	6,2	
Salicornietum dolichostachyae	4	1	1	+	+	+	+	+	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	I	▶
Salicornietum ramosissimae	.	.	.	+	1	1	2a	2a	2a	+	+	1	.	2a	+	+	+	+	1	.	.	.	IV	IV	
*Suaeda*flexilis*-Ges.	+	1	1	+	+	+	+	.	+	+	.	+	+	.	1	.	.	+	.	+	+	.	V	III	▶
Spartina anglica-Horste	2a	2m	1	+	+	+	+	1	+	.	.	1	.	2m	+	+	1	+	1	1	.	1	V	V	
Puccinellietum maritimae *Initialphase*	2a	2a	1	2a	1	1	2a	.	2a	.	1	2b	1	2b	1	1	+	.	.	.	.	.	V	III	▶
Optimalphase	.	.	.	.	2a	2a	2a	1	2a	2m	2a	.	2a	3	2a	2a	2a	1	1	2a	2a	2a	IV	V	<
Plantagini-Limonietum	.	.	2b	2b	2b	3	2b	2b	2a	2b	2b	1	2a	2b	2b	2b	2b	2b	2a	2b	2b	+	V	V	
Halimionetum portulacoidis	+	4	4	4	4	3	4	4	4	4	4	3	3	2a	3	3	3	3	3	2b	3	2a	V	V	
Artemisietum maritimae	.	.	.	2a	+	2b	+	2a	1	+	1	2b	3	1	2b	3	3	3	3	3	3	4	IV	V	<
Fragmente u.ä.																									
Juncetum gerardii, Fragm.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	I	
Juncus maritimus-Horste	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	
Aster tripolium-Fazies	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	+	

(····) = initiale Ausbildung <, > Abnahme, Zunahme um 1 Stetigkeitsklasse ◂, ▸ um 2 Stetigkeitsklassen

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Die Gesellschaften wurden in der Tabelle nach der soziologischen Progression angeordnet. Die Beetreihe a gibt die Komplexe der jüngsten Beete auf der Wattseite wieder, die Beetreihe b die älteren, landeinwärts gelegenen (s. Abb. 2).

Es zeigt sich, daß die Gesellschaftszahl zwischen 5 und 8, im Mittel bei 6 bis 7 liegt. Entsprechende Aufnahmen auf intensiv mit Schafen beweideten Flächen würden Gesellschaftszahlen von 1 bis 3 haben. Die Vielfalt Salzrasenspezifischer Vegetation ist - hier bedingt durch natürliche Faktoren (z.B. Ablagerung von Spülsaum-Material) und anthropogene Eingriffe (Schaffung von Vertiefungen z.B. als Standort des *Plantagini-Limonietum*) - recht groß.

Die jüngeren Grüppenbeete zeigen deutlich höhere Stetigkeit des *Salicornietum dolichostachyae*, der *Suaeda*flexilis*-Gesellschaft und der Initialphase des *Puccinellietum* (s. Tab. 5 und Abb. 11). Das *Salicornietum ramosissimae* hingegen kann sich auch auf den älteren Grüppenbeeten in Lücken einstellen. Das am äußersten Prielrand gelegene Beet (1a) weist bisher praktisch nur Pionier-Vegetation auf. *Halimionetum* und *Artemisietum* stehen in einem umgekehrt proportionalen Verhältnis zueinander. Im Bereich a fehlt das *Artemisietum* den jüngsten Grüppenbeeten und erreicht höchstens Menge 2b (*Halimionetum* zumeist 4), im Bereich b kommt die Strandbeifuß-Wiese mit hoher Menge (bis 4) vor. Hier stellen sich auch erste Arten des *Juncetum gerardii* ein.
Die kleinstandörtliche Aufschlüsselung des Vegetationsmosaiks wird anhand repräsentativer Beetquerschnitte dargestellt (Abb. 11). Dabei entsprechen die Querschnitte I, II, III z.B. den Sigma-Aufnahmen 1a, 3a, 2b der Tab. 5.

Beim Studium der Profile fiel auf, daß die dominierenden Pflanzenarten am Grüppenrand: *Suaeda*flexilis*, *Halimione portulacoides* und *Artemisia maritima* aufgrund der vorangegangenen Springflut kleine "Fahnen" von Spülsaummaterial, vor allem von *Ulva lactuca*, trugen. Bei vergleichender Betrachtung der Wuchsformen dieser Pflanzen zeigt sich eine erstaunliche Konvergenz (Homoiologie): Die Verzweigungen im oberen Sproßbereich (bei *Halimione* im Blütenstandsbereich) sind kammartig ausgebildet, so daß Spülsaummaterial regelrecht "ausgekämmt" werden kann (Abb. 12). Alle drei Arten gelten als nitrophytisch; es zeigt sich, daß sie aufgrund ihrer Wuchsform in der Lage sind, organisches Material aufzufangen.

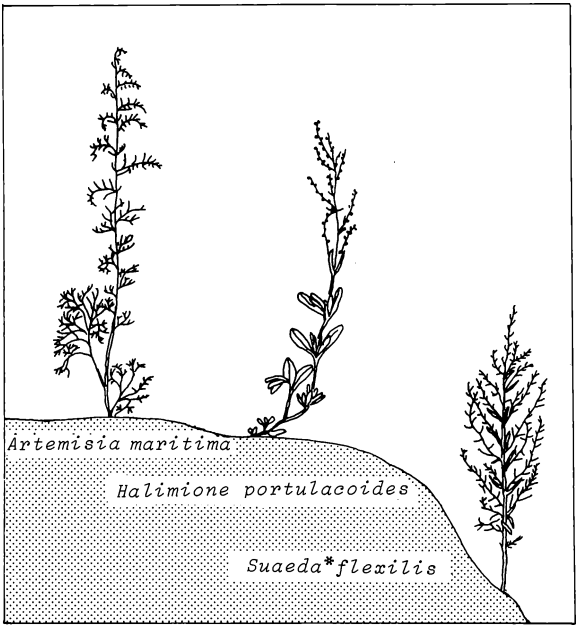


Abb. 12: Konvergente Wuchsformen (Homoiologien) bei bezeichnenden Arten der Grüppenrand-Vegetation: Typ der "Spülsaum-Auskämmer". Die Arten kennzeichnen die folgenden Pflanzengesellschaften: *Suaeda*flexilis*-Ges. am Grüppenrand; *Halimionetum portulacoidis* auf dem niedrigen Uferwall; *Artemisietum maritimae* auf dem höheren Uferwall.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

1. Untersuchungsgebiete, Methode, Untersuchungszeitraum

Die blütenökologischen Untersuchungen wurden im wesentlichen im Salzrasen-Bereich zwischen Neuem Seedeich und Reede Borkum durchgeführt (Gebiet A, s. Abb. 1). Dies ist das Gebiet der Grüppenbeete, deren Pflanzengesellschaften im pflanzensoziologischen Teil vorgestellt wurden. Weitere Untersuchungsflächen befanden sich im Nordteil der "Ronde Plate" (Gebiet B) in einem *Juncetum gerardii* mit viel *Odontites litoralis*, am Neuen Seedeich am Rande eines Brackwasser-Grabens hinter dem Deich (landeinwärts) in einem etwas ausgesüßten *Juncetum gerardii* mit *Trifolium repens* und viel *Odontites litoralis* (Gebiet C) und in "De Hahlingtjes" (Gebiet D). Im letzten Gebiet fanden wir - wie bereits angedeutet - eine "klassische" Salzrasen-Zonation vor mit einem besonders blumenreichen *Juncetum gerardii*. Auch hier bestimmte *Odontites litoralis* den Sommeraspekt.
Die Angaben beruhen im wesentlichen auf Sichtfängen bzw. Beobachtungen an den Blüten. Der Untersuchungszeitraum beschränkt sich auf Anfang August und Anfang September (3.8; 9.8.; 11.8.; 9.9.; 10.9.1983).

2. Die Bedeutung von Salzrasen für blütenbesuchende Insekten im Sommer und Spätsommer

Die drei Pioniergesellschaften (*Salicornietum dolichostachyae*, *Salicornietum ramosissimae* und *Suaeda*flexilis* Ges.) enthalten in der Regel keine entomophilen Arten; die sie aufbauenden Arten sind windblütig. Auch im *Halimionetum portulacoidis* und im *Artemisietum maritimae* treten von der Dominanz her entomophile Arten zurück[1].
Eine besonders große blütenökologische Bedeutung hat das *Plantagini-Limonietum*, wo die dichten *Limonium*-Blütenstände dichte Fazies bilden, die von blütenbesuchenden Insekten genutzt werden können. Die Insekten-Beobachtungen an *Limonium* wurden alle in dieser Gesellschaft gemacht.
Als weitere blütenökologisch bedeutende Pflanzenart ist *Aster tripolium* zu nennen. Sie kommt im Gebiet der Grüppenbeete besonders häufig im *Plantagini-Limonietum* und im *Puccinellietum maritimae* vor.

Die Beobachtungen wurden in einem *Puccinellietum* in Deichnähe gemacht, wo ein Streifen dieser Pflanzengesellschaft am Rande einer mit dem *Salicornietum ramosissimae* bewachsenen Vertiefung wuchs (s. Abb. 2 II,6). Bei Springtide konzentrierten sich hier bei Höchstwasserstand die Blütenbesucher auf einen kleinen Streifen und konnten somit gut erfaßt werden. *Limonium vulgare* und *Aster tripolium* erreichen in diesem nicht (mehr) beweideten Gebiet (A) hohe Blumendichte. Beide Arten lösen sich im August/September phänologisch ab, so daß man von zwei aufeinander folgenden "Blumenwellen" sprechen kann. In geringerer Stetigkeit und Menge treten in den Aufnahmen drei weitere entomophile Arten auf: *Spergularia media*, *Glaux maritima* und *Cochlearia anglica*. Im Gebiet "De Hahlingtjes" vor allem kommen zwei weitere blütenökologisch wichtige Arten vor, die zum einen den Frühjahrs-/Frühsommer-Aspekt, zum anderen den Sommeraspekt im *Juncetum gerardii* bilden: *Armeria maritima* und *Odontites litoralis*. Neben der Insektenbestäubung sind manche dieser Arten auch zur Selbstbestäubung befähigt, eine wichtige Voraussetzung für die generative Fortpflanzung an solchen Extremstandorten.
Im folgenden seien die Blütenbesucher-Spektren dieser Arten charakterisiert.

2.1 Limonium vulgare im Plantagini-Limonietum

Diese Art überdeckt mit ihren hell-blauvioletten Blütenständen viele Hunderte von Quadratmetern im Bereich der Borkumer Salzrasen. Die Blüten von *Limonium vulgare* sind selbstinkompatibel; Insektenbestäubung ist unbedingt notwendig (BOORMAN 1967). Darüberhinaus sind sie proterandrisch und in der Regel heterostyl.
Das Nahrungsangebot von *Limonium vulgare* lockt besonders Hummeln an, die auch Hauptbestäuber von *Limonium* sind (Tab. 6). Auch Wanderimker haben die Bedeutung von *Limonium* als Bienenweide erkannt; sie stellen häufig hinter dem Deich ihre Bienenkästen auf.

---

[1] Manche typisch anemophilen Salzrasen-Pflanzen (z.B. *Plantago maritima*, *Festuca salina*) werden bei Pollen-Mangel auch von Insekten, z.B. Hummeln, besucht, die sich an diesen sogar blumenstet verhalten und dadurch eine Bestäubung bewirken können (POJAR 1973).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tabelle 6 Blütenbesuch an *Limonium vulgare*, *Aster tripolium* und *Odontites litoralis auf Borkum* (● = gelegentlich, ●● = häufig)

	Limonium vulgare (*Plantagini-Limonietum*) Anfang August	*Aster tripolium* (*Puccinellietum maritimae*) Anfang September	*Odontites litoralis* (*Juncetum gerardii*) Anfang August
HYMENOPTERA			
Apoidea			
Bombus terrestris (LINNAEUS)	●●	●●	
Bombus lucorum (LINNAEUS)	●●		●
Bombus lapidarius (LINNAEUS)	●●	●●	
Bombus muscorum (LINNAEUS)	●		●●
Bombus veteranus (FABRICIUS)			●●
Colletes halophilus VERHOEFF		●	
Lasioglossum leucozonium (SCHRANK)		●	
Pompilidae			
Episyron rufipes (LINNAEUS)		●	
LEPIDOPTERA			
Nymphalidae			
Inachis io LINNAEUS	●		
Aglais urticae LINNAEUS		●●	
Lycaenidae			
Polyommatus icarus ROTTEMBURG			●
Noctuidae			
Autographa gamma (LINNAEUS)	●●	●●	●
DIPTERA			
Syrphidae			
Eristalis tenax (LINNAEUS)	●	●	
Syrphus balteatus (DEGEER)		●	
Metasyrphus corollae (FABRICIUS)		●	

Aufgrund ihres guten Flugvermögens, ihrer Größe und Robustheit können Hummeln auch noch bei stärkeren Windverhältnissen Pollen und Nektar sammeln (s. auch DRESCHER 1974). Zwar nimmt ihre Flugaktivität bei starkem Wind ab (KRÜGER 1951, POSTNER 1951), dennoch sind sie weniger windempfindlich als z.B. die Honigbiene (SKOVGAARD 1952 zit. nach TERÄS 1976). Als obere Grenze, bei welchen Hummeln das Fliegen einstellen, geben mehrere Autoren (HULKKONEN 1928, KRÜGER 1951, TERÄS 1976) den Wert 6 der BEAUFORT-Skala an (10,8 - 13,8 m/sec.). Diese Windstärke wird in den Salzrasen sehr häufig erreicht und oft auch überschritten, so daß Blütenbesuch nicht immer oder nur unter erschwerten Bedingungen möglich ist. Dies ist wahrscheinlich auch der Grund dafür, daß allgemein nur wenige Beobachtungen von blütenbesuchenden Insekten an Salzrasen-Pflanzen vorliegen (z.B. KNUTH 1898 ff., ALFKEN 1912, DRESCHER 1974). So führt z.B. BOORMAN (1967) in seiner Biographie von *Limonium vulgare* nur die Angaben von KNUTH (1898 ff.) an.

Die dicht beieinanderstehenden *Limonium*-Blütenstände erlauben es Hummeln, die nächste Nektar- und Pollenquelle auch "zu Fuß" zu erreichen, wie wir häufig beobachten konnten; zudem vermögen sie sich bei stark aufkommendem Wind innerhalb des Blütenstand-Bereiches festzuklammern. Längere Flugstrecken innerhalb des Nahrungsautotops oder auch der Anflug des in der Regel einige 100 m entfernt jenseits des Deiches liegenden Nestes können nur bei geringeren Windstärken bewältigt werden. Je stärker der Wind, desto dichter über der Vegetation fliegen die Tiere. Auch gegenüber niedrigen Temperaturen sind die *Bombus*-Arten weniger empfindlich als andere Bienenarten. Unter 10°C nimmt jedoch auch ihre Aktivität stark ab (TERÄS 1976). Bei niedrigen Temperaturen und heftigem Wind erweisen sich dicht stehende Nahrungsquellen als günstiger, da wenig Energie durch weite Flugstrecken verloren geht (HEINRICH & RAVEN 1972).

Am häufigsten waren in den Borkumer Salzrasen an *Limonium*-Blüten *Bombus terrestris*, *B. lucorum* und *B. lapidarius*, weniger häufig *B. muscorum* anzutreffen. Während die ersten drei Arten auch im Binnenland häufig vorkommen, ist die Mooshummel *B. muscorum* im wesentlichen auf den Küstenbereich beschränkt (ALFKEN 1912, LØKEN 1973, PEKKARINEN 1979, PEKKARINEN et al. 1981); sie ist besonders gut an windige Standorte angepaßt (YARROW, zit. bei FELTON 1974). Nach KNUTH (1898 ff.) ist auch *B. hortorum* (L.) an *Limonium* beobachtet worden. Die Dominanz von *Limonium* und das blumenstete Verhalten der Hummeln, die an einer solchen Fazies-bildenden Trachtquelle festhalten, läßt kaum anderen

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

entomophilen Pflanzenarten eine Chance, bestäubt zu werden. Sie wären konkurrenzunterlegen.
Zur Sammelstrategie von Hummeln seien folgende allgemeine Bemerkungen eingeschoben: In einem Vegetationskomplex von Rasengesellschaften in Südwestdeutschland konnte gezeigt werden, daß diejenigen Pflanzengesellschaften von Hummeln bevorzugt werden, die zu bestimmten Zeitpunkten im Jahr wenige Pflanzenarten, diese aber in hoher Blühdominanz als Nahrungsquelle anbieten, nicht jedoch solche mit einem großen Pflanzenartenreichtum aber ohne Blühdominante (WOLF 1983). Hummeln, die über eine längere Zeit als Sammelstrategie Blumenstetigkeit zeigen, optimieren ihren Pollen- und Nektargewinn dadurch, daß sie an einer Pflanzenart, an der sie bereits genügend "Erfahrung" haben, schneller und gewinnbringender sammeln können; sie müssen nicht ständig wieder neu umlernen.

Somit ist das *Plantagini-Limonietum* vom Blumenangebot her ein günstiger Lebensraum für Hummeln. Eine untere Blumenmenge darf jedoch auch *Limonium* nicht unterschreiten, da bei den vorherrschenden extremen standörtlichen Bedingungen sonst kaum Bestäuber angelockt würden.

Andere apoide Hymenopteren sind nur selten an *Limonium* anzutreffen. ALFKEN (1912) beobachtete einmal ein Männchen von *Melitta leporina* Pz. Die Weibchen dieser Art besuchen fast ausschließlich Fabaceen-Blüten, die Männchen hingegen besitzen ein breiteres Nahrungspflanzen-Spektrum (STOECKHERT 1933).
Ein weiterer nur gelegentlich, dann aber zahlenmäßig sehr häufig auftretender Besucher ist die Gammaeule *Autographa gamma* (*Noctuidae*), ein Wanderfalter, für den Salzrasen auch eine wichtige Rolle als "Auftank-Stationen" spielen. So sind z.B. im August 1977 auf der Hallig Gröde Hunderte von Gammaeulen an blühendem Strandflieder beobachtet worden (LOBENSTEIN 1978). Auch in den Borkumer Salzrasen war *Autographa gamma* ein häufiger Besucher.

Ähnlich wie Hummeln sind Gammaeulen Blütenbesucher, die ein recht großes Spektrum verschiedener Pflanzenarten nutzen können. Dennoch werden auch hier besonders solche Gesellschaften bevorzugt, die nutzbare Pflanzenarten enthalten, welche in hoher Dominanz vorkommen; Blumenstetigkeit ist auch hier eine bevorzugte Strategie.
Gammaeulen sind gute Flieger, die selbst bei weniger günstiger Witterung auf Nektarsuche sind. Die Tiere fliegen die Blüten immer gegen den Wind an. Ein solches "Gegen-den-Wind-Anfliegen" kann man auch bei Tagfaltern, Hymenopteren (z.B. Hummeln) und auch bei Dipteren (z.B. Syrphiden) beobachten. Dieses Verhalten ist notwendig für eine sichere Landung auf der Blüte; mit dem Wind würde der Blütenbesucher eine zu hohe Fluggeschwindigkeit erhalten und Gefahr laufen, gegen die Blüten bzw. den Blütenstand gedrückt zu werden (s. auch SCHREMMER 1941).

Neben solchen einerseits häufigen (*Bombus*) andererseits gelegentlich (*Autographa gamma*) auftretenden, in der Regel recht wirksamen Bestäubern, gehören noch verschiedene andere Arten zur Blütenbesucher-Gemeinschaft der Salzrasen, deren Wert als Bestäuber zumeist gering ist.
Unter den Lepidopteren (*Rhopalocera*) saugen oft Nymphaliden wie *Inachis io* L., *Vanessa atalanta* L. und *Cynthia cardui* L. Nektar. Die letzten beiden sind Wanderfalter. Von Jütland bis in die Flußmündungen an der norddeutschen Küste zog sich früher mit den Salzrasen ein Band reichhaltiger Nektarquellen entlang, besonders geeignet für wandernde Blütenbesucher. Heute sind die Salzrasen des Festlandes durch intensive Schafbeweidung zumeist fast Blumen-leer.
Im Binnenland wurden die Salzrasen - zumindest in der ursprünglichen vom Menschen unberührten Landschaft - durch Hochstaudensäume an den großen Flußläufen abgelöst, die auch im Herbst genügend Nahrung boten und die zugleich auch die Wanderrichtung vorgaben.
Häufige Besucher der Salzrasen sind auch die fluggewandten Syrphiden. Im Untersuchungsgebiet war oft die Schlammfliege *Eristalis tenax* an *Limonium*-Blüten anzutreffen, eine häufige kosmopolitische Art. Auch sie verhält sich oft blumenstet, obwohl sie ein sehr großes Pflanzenarten-Spektrum besuchen kann (KUGLER 1950). Ähnlich den erwähnten Nymphaliden-Arten zeigt auch sie ein Migrationsverhalten.

2.2 Aster tripolium im Puccinellietum maritimae und Plantagini-Limonietum

Wenn die *Limonium vulgare*-Blumenwelle abebbt, schließt sich die von *Aster tripolium* an. Der violette Aspekt wird beibehalten, zusätzlich kommt das UV-absorbierende Gelb der Röhrenblüten hinzu, ein starker Anlockungsreiz für blütenbesuchende Insekten.
Im Unterschied zu *Limonium* ist das Blütenbesucher-Spektrum von *Aster tripolium* wesentlich größer. Die wenig tiefen Einzelblüten lassen sich auch von kurzrüsseligeren Insekten ausbeuten. Dennoch sind auch bei dieser Art Hummeln die

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

wichtigsten Bestäuber. Während des Untersuchungszeitraumes waren im Gebiet der Grüppenbeete *Bombus lapidarius* und *B. terrestris* besonders häufig. KNUTH (1898 ff.) nennt als weitere *Aster tripolium* besuchende Hummelart *B. pratorum* (L.), HAESELER (1978) erwähnt *B. muscorum* (L.) und *B. veteranus* (FABR.).
Besonders große Blütenbesuchs-Zahlen von *Bombus*-Arbeiterinnen waren am 9.9. festzustellen. An diesem Tag herrschte Springtide; die Grüppen waren bis auf einen schmalen Streifen (8 und 9 in Abb. 2 II) überschwemmt, und die Blütenbesucher konzentrierten sich bei diesem Wasserstand auf jenen Bereich. Mehrere *B. terrestris*-Arbeiterinnen waren von der Tide beim Blütenbesuch überrascht worden und ertranken.

Neben den Hummeln konnten jedoch auch andere apoide Hymenopteren auf *Aster tripolium* angetroffen werden: die Furchenbiene *Lasioglossum leucozonium* (*Halictidae*) und die Seidenbiene *Colletes halophilus* (*Colletidae*). Während erstere holarktisch weit verbreitet ist, eine große ökologische Amplitude besitzt und sowohl trockene als auch feuchte Habitate bewohnt (EBMER 1970), ist *Colletes halophilus* auf Salzmarschen (Nahrungsautotop) mit angrenzenden Sandzonen (Nistautotop[1]) beschränkt. FELTON (1974) bezeichnete *C. halophilus* sehr treffend als "Doggerland-Art", denn ihr derzeit bekanntes Verbreitungsgebiet umfaßt die Ostküste Englands (Lincolnshire, Norfolk, Suffolk, Essex, Kent; s. VERHOEFF 1943, YARROW 1954, FELTON 1961, 1974, GUICHARD 1974), die französische Küste mit dem westlichsten Vorkommen bei Le Touquet (MANNING 1955), die niederländische Küste (Walcheren, Voorne, Roozenburg, Terschelling; s. VERHOEFF 1943, VAN LITH 1948, MANNING 1955, LEFEBER 1974, 1983) und auch die ostfriesischen Inseln (Norderney, Langeoog, Spiegeroog, Mellum; HAESELER 1978 und mündl. Mitt.[2]).
Für Borkum ist der Nachweis dieser Art neu. Die eigentümliche Verbreitung von *C. halophilus* gibt noch zahlreiche Rätsel auf.

C. halophilus gehört unter den aculeaten Hymenopteren zu einer der am spätesten im Jahr (ab Ende August) fliegenden Arten. An allen bisher bekannten Fundorten besuchte er mit besonderer Vorliebe *Aster tripolium*. Häufig beobachtete man ihn aber auch an anderen Compositen (*Senecio jacobaea*, *Crepis capillaris*, *Achillea millefolium*, *Sonchus arvensis*, *Picris hieracioides*, *Hieracium*, *Hypochoeris*, *Leontodon*, *Matricaria*, *Cirsium*), ferner aber auch an *Limonium vulgare*, *Cakile maritima*, *Eryngium maritimum*, *Daucus carota* und *Trifolium pratense* (VERHOEFF 1943, MANNING 1955, LEFEBER 1974, GUICHARD 1974, HAESELER 1978). Zwar ist das Nahrungs-Spektrum recht breit, eine Bevorzugung von Compositen, wie sie auch andere *Colletes*-Arten zeigen (z.B. *C. fodiens*, *C. similis*, *C. daviesanus*), ist jedoch offensichtlich.

C. halophilus nistet auf Mellum an mehr oder weniger offenen Sandflächen im Boden (HAESELER 1978) in Bereichen, die zumindest während der Wintermonate überflutet werden. Gleiches gilt auch für die Wegwespe *Episyron rufipes* (*Pompilidae*), ebenfalls ein Blütenbesucher von *Aster tripolium* in den Salzrasen Borkums. Beide Arten scheinen an die Extrembedingungen dieses Standortes hervorragend angepaßt zu sein. Nistplätze wurden leider von beiden Arten im Untersuchungsgebiet nicht entdeckt.
Lasioglossum leucozonium hingegen nistete im höher gelegenen, in der Regel nur bei Sturmfluten überfluteten *Sagino maritimae-Cochlearietum danicae* (Abb. 2 II, 9). Von dieser Art konnten hier mehrere Nester festgestellt werden. Das Nahrungspflanzen-Spektrum von *L. leucozonium* ist zwar auch recht breit, häufig werden jedoch ebenfalls Compositen besucht (*Hieracium*, *Senecio*, *Taraxacum*, *Centaurea*, *Scabiosa*, *Achillea* u.a.).
Unter den aculeaten Hymenopteren sind häufig Ichneumoniden, gelegentlich auch Tenthrediniden an *Aster tripolium*-Blüten zu finden. Die Artenzahl der im Salzrasen-Bereich regelmäßig vorkommenden, biotopständigen Ichneumoniden beläuft sich nach HORSTMANN (1965; zit. nach HEYDEMANN 1967) auf mindestens 20, davon kommen allein 10 Arten im *Puccinellietum* vor. Über Blütenbesuch dieser Ichneumoniden ist wenig bekannt.

Sehr häufige Blütenbesucher von *Aster tripolium* sind auch Syrphiden. Im Untersuchungsgebiet waren neben der auch auf *Limonium vulgare* beobachteten *Eristalis tenax* die beiden Arten *Syrphus balteatus* und *Metasyrphus corollae* anzutreffen. Neben den bereits erwähnten Arten nennt HEYDEMANN (1967) ferner *Eri-*

---

[1] Zum Nestbau von *C. halophilus* s. LEFEBER (1979).

[2] Herrn Prof. Dr. V. HAESELER, Oldenburg, sei für diese Auskünfte und für Literaturhilfen sehr herzlich gedankt.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

stalinus sepulchralis (L.) und *E. aeneus* (SCOP.), *Helophilus pendulus* (L.) und *Eristalis arbustorum* (L.), KNUTH (1898 ff.), außerdem *Spaerophoria taeniata* (MEIGEN), *Eristalis horticola* (DEGEER) und *Platycheirus manicatus* (MEIGEN) als Blütenbesucher von *Aster tripolium*. Von allen ist sehr wahrscheinlich nur *Eristalinus aeneus* auf Salzmarschen beschränkt, die anderen Arten verhalten sich entweder euryök oder sind allgemein auf feuchten Standorten anzutreffen (STUBBS 1983).

Von zahlreichen dieser Arten ist ein ausgeprägtes Migrationsverhalten bekannt. So konnten *Halophilus pendulus*, *Eristalis arbustorum* und auch die beiden im Untersuchungsgebiet an *Aster tripolium* beobachteten Arten *Syrphus balteatus* und *Metasyrphus corollae* auch über dem offenen Meer in Farbschalfängen auf Feuerschiffen nachgewiesen werden (HEYDEMANN 1967). Von 20 der auf den Feuerschiffen registrierten Syrphiden wurden 9 Arten häufig auch auf *Aster tripolium* beobachtet (HEYDEMANN 1967).
Unter den Lepidopteren waren häufige Besucher *Aglais urticae* (*Nymphalidae*) und *Autographa gamma*. Auch Dipteren aus den Familien der Anthomyiiden und Bibioniden wurden angetroffen.

2.3 Odontites litoralis im Juncetum gerardii

Auch an dieser Art konnten als häufigste Blütenbesucher Hummeln festgestellt werden. Neben den bereits erwähnten Arten *B. terrestris*, *B. lucorum*, *B. lapidarius* und *B. muscorum* trat als weitere Art *B. veteranus* auf. Sie hat ihren Verbreitungsschwerpunkt in Nordwestdeutschland im Bereich der Geest (HAESELER 1978). ALFKEN (1912) führt als weitere Besucher unter den Hummeln auch *B. humilis* (ILLIG) an, de VRIES (zit. in KNUTH 1898 ff.) beobachtete in den Niederlanden *B. subterraneus* (L.). Für *Odontites litoralis* mit ihren zygomorphen Blüten sind Hummeln ohne Zweifel die wichstigsten Bestäuber.
Gelegentlich waren auch einige Gammaeulen und der Hauhechelbläuling *Polyommatus icarus* bei der Nektaraufnahme zu beobachten.

2.4 Sonstige entomophile Pflanzenarten

Als weitere entomophile Pflanzenarten, die in den Grüppenbeeten vorkommen, sind *Glaux maritima*, *Spergularia media* und *Cochlearia anglica* zu nennen. Die Bedeutung der beiden letzten für apoide Hymenopteren ist gering. Diese auch zur Selbstbestäubung fähigen Pflanzen treten in geringer Menge auf. Nach der Literatur werden beide im wesentlichen von Dipteren besucht, *Spergularia media* z.B. von Empididen (*Hilaria*) und Ephydriden (*Hydrellia*), *Cochlearia anglica* von Anthomyiiden, Dolichopodiden, Scatophagiden und Syrphiden.

Glaux maritima kann, wenn die Pflanze höhere Deckungswerte erreicht, als ausgesprochener Sandzeiger gelten. So tritt sie im Bereich der Grüppenbeete vor allem im *Artemisietum maritimae* auf. ALFKEN (1930) beobachtete in den Groden an ihren Blüten eine Fülle verschiedener Dipteren-Arten (*Stratiomyidae*, *Empididae*, *Dolichopodidae*, *Muscidae*, *Ephydridae*).
Im Ostteil von Borkum bildet *Glaux* auf Sandplaten, die gelegentlich überschlickt werden, flächendeckende Reinbestände. Hier konnten auch Hummeln als Blütenbesucher beobachtet werden. In solchen Kontaktbereichen Salzmarsch/Düne wurde *Glaux* auch von *Hipparchia semele* L. (*Satyridae*), einem charakteristischen Falter vor allem der Graudünen und Heiden, besucht. Auch sind häufig Ameisen an *Glaux*-Blüten beobachtet worden (s. dazu auch VERHOEFF 1893). Nach DAHL & HADAČ (zit. in FAEGRI & v.d. PIJL 1979) soll *Glaux* auch durch Ameisen bestäubt werden.

Abschließend sei noch auf die Bedeutung von *Armeria maritima* für Blütenbesucher hingewiesen, der Verbandskennart des *Armerion maritimae*, die im Mai/Juni z.B. im *Juncetum gerardii* aspektbestimmend sein kann. Diese Art hält sich sogar auf intensiv mit Schafen beweideten Flächen, da ihre dicht angepreßten Rosetten Tritt-unempfindlich sind und die Pflanze von Schafen verschmäht wird. Im August blühten im Gebiet "De Hahlingtjes" nur noch einige wenige *Armeria*-Pflanzen, die von dem Hauhechelbläuling *Polyommatus icarus* (*Lycaenidae*) besucht wurden. Bezeichnenderweise ergibt eine Zusammenstellung der Blütenbesucher nach der Literatur (z.B. KNUTH 1898 ff., ALFKEN 1912, 1930, HAESELER 1978, 1982) ein recht breites Spektrum; so werden fast 20 verschiedene Hymenopteren-Arten, über 10 Lepidopteren-Arten, viele Dipteren u.a. genannt. Unter den Hymenopteren sind wiederum sehr viele Hummeln anzutreffen (*Bombus terrestris*, *B. lucorum*, *B. pascuorum*, *B. distinguendus*), daneben aber auch eine Vielzahl anderer apoider Hymenopteren, wie z.B. die Hosenbiene *Dasypoda plumipes* PZ., eine Art, die Sandgegenden (hier: Dünen) bevorzugt und die von uns im

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Elymo-Ammophiletum auf *Sonchus arvensis* beobachtet wurde, oder auch Arten der Gattungen *Andrena*, *Panurgus*, *Lasioglossum*, *Colletes* und *Hylaeus*. Bei den Lepidopteren handelt es sich u.a. um Nymphaliden (*Mesoacidalia aglaja* L.), Satyriden (*Maniola jurtina* L., *Hipparchia semele* L., *Coenonympha pamphilus* L.), Lycaeniden (*Cyaniris semiargus* Rott.), Pieriden (*Pieris brassicae* L., *Artogeia napi* L.) und Zygaeniden (*Zygaena filipendulae* L.). Viele dieser Arten kommen zuweilen häufig im Bereich der Graudünen vor.

Das Blütenbesucher-Spektrum von *Armeria maritima* macht zum einen deutlich, daß an solchen Standorten die anfänglich genannten Extrembedingungen in Salzrasen schon deutlich abgeschwächt sind, zum anderen gibt es vor allem im Ostteil der Inseln von Terschelling bis Wangerooge häufig Übergänge zwischen *Armerion*-Gesellschaften und Weiß-/Graudünen, die es Insekten der artenreicheren Blütenbesucher-Gemeinschaften der Graudünen ermöglichen, die ausklingenden Salzrasen mitzunutzen.

SCHLUSSBEMERKUNGEN

Es zeigt sich, daß ein ehemaliger anthropogener Eingriff - die Aushebung von Grüppen - zu einem sehr spezifischen und schützenswerten Mosaik von Quellerfluren und Salzrasen-Pflanzengesellschaften geführt hat. Auf kleinem Raum ist eine Vielzahl von Sukzessionsstadien anzutreffen, die sonst nur in einer großräumigen, von Prielen zerfurchten Salzrasen-Landschaft zu erwarten wäre, die es kaum mehr gibt. Hier hat der landgewinnende Mensch einen durchaus positiven Einfluß auf die Vegetation ausgeübt. Wäre das Gebiet nach den Landgewinnungsmaßnahmen intensiv mit Schafen beweidet worden, wäre die jetzt so vielfältige Grüppenbeet-Vegetation verarmt und beschränkte sich vor allem auf das *Puccinellietum* mit 80-100% deckender *Puccinellia maritima*, wie es auf den Landgewinnungsflächen z.B. an der schleswig-holsteinischen Westküste zu beobachten ist.

Das auf Borkum so üppig und großflächig entwickelte *Plantagini-Limonietum* enthält in biozönologischer Hinsicht wichtige Schlüsselarten: Besonders *Plantago maritima* und *Limonium vulgare* sind für phytophage Insekten (z.B. Curculioniden, Chrysomeliden, Lepidopteren- und Dipteren-Larven) wichtige Nahrungspflanzen; auch *Aster tripolium* hat große Bedeutung für Phytophage: viele dieser Arthropoden leben an den genannten Pflanzen sogar monophag (s. die Untersuchungen von HEYDEMANN und Mitarb.; zusammengefaßt z.B. in HEYDEMANN & MÜLLER-KARCH 1980). *Limonium vulgare* und *Aster tripolium* spielen für die blütenbesuchenden Insektenarten eine große Rolle; hinzu kommt *Odontites litoralis*. Die späte Blüte vor allem der *Aster tripolium*-reichen Bestände des *Puccinellietum* und des *Plantagini-Limonietum* bietet auch noch im September eine wichtige Pollen- und Nektarquelle. Eine so hohe Blumendichte wird von keiner anderen Salzrasen- oder Dünen-Gesellschaft auf Borkum zu dieser Jahreszeit erreicht.

Neben diesen biologischen Gesichtspunkten ist aber auch das Landschaftserlebnis in blumenreichen Salzrasen besonders intensiv (der Fremdenverkehrs-Fachmann würde von einem hohen "Erlebniswert" oder auch "Erholungswert" sprechen). Hoffen wir, daß solche Vorland-Bereiche wenigstens auf den Inseln erhalten bleiben und nicht durch intensive Weide oder weiteren Deichbau schwinden.

SCHRIFTEN

a) V e g e t a t i o n s k u n d l i c h e r T e i l

ABRAHAMSE, J. et al. (Red.) (1976): Wattenmeer. - Neumünster. 371 pp.

ADAM, P. (1981): The vegetation of British saltmarshes. - New Phytol. 88(1): 143-196. London etc.

AELLEN, P. (1959 ff.): Chenopodiaceae. - In: HEGI, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa III (2), 2. Aufl. Berlin und Hamburg.

BEEFTINK, W.G. (1959): Some notes on Skallingens salt marsh vegetation and its habitat. - Acta Bot. Neerl. 8: 449-472.

- (1965): De zoutvegetatie van ZW-Nederland beschouwd in Europees verband. - Proefschr. Wageningen. 167 pp.

- et al. (1978): Aspects of population dynamics in Halimione portulacoides communities. - Vegetatio 36(1): 31-43. The Hague.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

CLAPHAM, A.R., TUTIN, T.G., WARBURG, E.F. (1962, 1981): Excursion Flora of the British Isles. 2nd., 3rd. edn. - London.

DIJKEMA, K.S., WOLFF, W.J. (Red.) (1983): Flora and vegetation of the Wadden Sea islands and coastal areas. - In: WOLFF, W.J. (Edit.): Ecology of the Wadden Sea. Vol. 3, Rep. 9. Rotterdam. 413 pp.

FOCKE, W.O. (1873): Beiträge zur Kenntnis der Flora der ostfriesischen Inseln. - Abh. Naturwiss. Ver. Bremen 3: 305-323. Bremen.

FRILEUX, P.N., GÉHU, J.-M. (1976): Fragments relictuels de végétation halophile en Baie de Seine (Marais du Hode). - Colloqu. phytosoc. 4. Lille 1975: 277-292. Vaduz.

GARCKE, A. (1972): Illustrierte Flora, Deutschland und angrenzende Gebiete. (Edit. WEIHE, K. v. et al.). - Berlin und Hamburg. 1606 pp.

GÉHU, J.-M. (1976): Approche phytosociologique synthetique de la végétation des vases salées du littoral atlantique francais. (Synsystématique et Synchorologie). - Colloqu. phytosoc. 4. Lille 1975: 396-462. Vaduz.

- , CARON, B., BON, M. (1976): Données sur la végétation des prés salés de la Baie de Somme. - Colloqu. phytosoc. 4. Lille 1975: 197-223. Vaduz.

- , DELZENNE, Ch. (1976): Apport à la connaissance phytosociologique des prairies salées de l'Angleterre. - Colloqu. phytosoc. 4. Lille 1975: 227-247. Vaduz.

- , GÉHU, J. (1976): L'estuaire de Sables d'Or. Un site halophile Nord-Breton à préserver. - Colloqu. phytosoc. 4. Lille 1975: 295-313. Vaduz.

GILLNER, V. (1960): Vegetations- und Standortsuntersuchungen in den Strandwiesen der Schwedischen Westküste. - Acta phytogeogr. suecica 42. Göteborg. 198 pp.

KOPPE, F. (1969): Moosvegetation und Moosflora der Insel Borkum. - Natur u. Heimat 29: 41-84. Münster/Westf.

LANGHE, J.-E. de et al. (1978): Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines. 2. Aufl. - Bruxelles. 899 pp.

LEEUWEN, B.H. van (1981): The role of pollination in the population biology of the monocarpic species Cirsium palustre and Cirsium vulgare. - Oecologia 51: 28-32. Berlin.

MÜLLER, W. (1970): Zur Genese und Klassifizierung der Marschböden. - Mitt. dtsch. bodenkundl. Ges. 10: 294-301. Göttingen.

PROVOST, M. (1976): La végétation du Hâvre de Barneville (Manche - France). - Colloqu. phytosoc. 4. Lille 1975: 332-363. Vaduz.

RAABE, E.W. (1981): Über das Vorland der östlichen Nordsee-Küste. - Mitt. Arbeitsgem. Geobot. Schleswig-Holst. u. Hamburg 31. Kiel. 118 pp.

REINECK, H.E. (1970): Schichtungsarten und Gefüge. - In: REINECK, H.E. (Edit.): Das Watt. Ablagerungs- und Lebensraum: 36-47. Frankfurt a.M.

REINKE, J. (1909): Die ostfriesischen Inseln. Studien über Küstenbildung und Küstenzerstörung. - Wiss. Meeresunters. N.F. 10 (Erg.heft). (Borkum: p. 5-21). Kiel.

RUNGE, F. (1972) Dauerquadrat-Beobachtungen bei Salzwiesen-Assoziationen. - In: MAAREL, E.v.d., TÜXEN, R. (Edit.): Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie. Ber. Internat. Sympos. IVV Rinteln 1970: 419-425. Den Haag.

- (1975/76): Sukzessionsstudien an einigen Pflanzengesellschaften Wangerooges. - Oldenburger Jahrb. 75/76: 203-213. Oldenburg i.O.

- (1980): Die Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. 6./7. Aufl. - Münster. 278 pp.

SCHWABE, A. (1972): Vegetationsuntersuchungen in den Salzwiesen der Nordseeinsel Trischen. - Abhandl. Landesmus. Naturk. Münster 34(4): 9-22. Münster/Westf.

- (1975): Dauerquadrat-Beobachtungen in den Salzwiesen der Nordseeinsel Trischen. - Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 18: 111-128. Todenmann-Göttingen.

- (Red.) (1983): Borkum, Exkursion des Biologischen Instituts II, Geobotanik vom 4.-12. Sept. 1983. Ein gemeinschaftlicher Exkursionsbericht. - Mskr. vervielf. Freiburg i.Br. 149 pp.

TÜXEN, R. (1974): Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. 2. Aufl., Lief. 1. - Lehre. 207 pp.

- (1978): Bemerkungen zu historischen, begrifflichen und methodischen Grundlagen der Synsoziologie. - In: TÜXEN, R. (Edit.): Assoziationskomplexe (Sigmeten). Ber. Internat. Sympos. IVV Rinteln 1977: 3-11. Vaduz.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

- , WESTHOFF, V. (1963): Saginetea maritimae, eine Gesellschaftsgruppe im wechselhalinen Grenzbereich der europäischen Meeresküsten. - Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 10: 116-127. Stolzenau/Weser.

- et al. (1957): Die Pflanzengesellschaften des Außendeichslandes von Neuwerk. - Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 6/7: 205-234. Stolzenau/Weser.

- unter Mitwirk. v. GÉHU, J., SCHWABE, A. (1973): Asteretea tripolii, Juncetea maritimi. - Bibl. phytosoc. syntax. 16: 1-181. Lehre.

WESTHOFF, V., DEN HELD, A.J. (1969): Plantengemeenschappen in Nederland. - Zutphen. 324 pp.

- , - , SEGAL, V. (1961): Cursus Vegetatiekunde 12, - 17. juni op Terschelling. - Hugo de Vries-laboratorium, Amsterdam. 23 pp.

WILMANNS, O., TÜXEN, R. (1978): Sigmassoziationen des Kaiserstühler Rebgeländes vor und nach Großflurbereinigungen. - In: TÜXEN, R. (Edit.): Assoziationskomplexe (Sigmeten). Ber. Internat. Sympos. IVV Rinteln 1977: 287-299. Vaduz.

Die Nomenklatur der Gefäßpflanzen richtet sich nach:

ROTHMALER, W. et al. (1976): Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Kritischer Band. - Berlin. 811 pp.

b) B l ü t e n ö k o l o g i s c h e r T e i l

ALFKEN, J.D. (1912): Die Bienenfauna von Bremen. - Abh. naturwiss. Ver. Bremen 22: 1-220. Bremen.

- (1930): Die Insektenfauna der Mellum. Nochmals zum Problem der Besiedlung einer neu entstehenden Insel. - Abh. Naturwiss. Ver. Bremen 28(1): 31-56. Bremen.

BOORMAN, L.A. (1967): Biological flora of the British Isles. Limonium vulgare Mill. and L. humile Mill. - J. Ecol. 55(1): 221-232. Oxford and Edinburgh.

DRESCHER, W. (1974): Die Hummelfauna der Mellum. - Abh. Naturwiss. Verein Bremen 38(10): 197-199. Bremen.

EBMER, A.W. (1970): Die Bienen des Genus Halictus LATR. s.l. im Großraum von Linz (Hymenoptera, Apidae). Teil II. - Naturkundl. Jahrb. d. Stadt Linz: 19-82. Linz.

FAEGRI, K., PIJL, L. van der (1979): The principles of pollination ecology. 3nd ed. - New York. 244 pp.

FELTON, J.C. (1961): The occurence of Colletes halophila Verhoeff (Hymenoptera: Apidae) in Kent. - Trans. Kent Fld. Club 1: 145. Kent.

- (1974): Some comments on the Aculeata Fauna. - In: HAWKSWORTH, D.L. (Edit.): The changing flora and fauna of Britain: 399-418. London, New York.

GUICHARD, K.M. (1974): Colletes halophilus Verhoeff (Hym., Apidae) and its Epeolus parasite at Swanscombe in Kent with a key to the British species of Colletes Latreille. - Ent. Gaz. 25: 195-199. Faringdon.

HAESELER, V. (1978): Zur Fauna der aculeaten Hymenopteren der Nordseeinsel Mellum. - Ein Beitrag zur Besiedlung küstennaher Inseln. - Zool. Jb. Syst. 105: 368-385. Jena.

- (1972): Aculeate Hymenopteren über Nord- und Ostsee nach Untersuchungen auf Feuerschiffen. - Ent. scand. 5: 123-136. Copenhagen.

HEINRICH, E., RAVEN, P.H. (1972): Energetics and pollination ecology. - Science 176: 597-602. Washington D.C.

HEYDEMANN, B. (1967): Die biologische Grenze Land - Meer im Bereich der Salzwiesen. - Wiesbaden. 200 pp.

- , MÜLLER-KARCH, J. (1980): Biologischer Atlas Schleswig-Holstein. Lebensgemeinschaften des Landes. - Neumünster. 263 pp.

HULKKONEN, O. (1928): Zur Biologie der Südfinnischen Hummeln. - Ann. Univ. Aboensis (A) 3(1): 1-81.

KNUTH, P. (1898 ff.): Handbuch der Blütenbiologie. - 3 Bde. Leipzig.

KRÜGER, E. (1951): Über die Bahnflüge der Männchen der Gattungen Bombus und Psithyrus (Bombidae, Hymenopt.). - Zeitschr. Tierpsychol. 8: 61-75. Hamburg.

KUGLER, H. (1950): Der Blütenbesuch der Schlammfliege (Eristalomyia tenax). - Zeitschr. Vergl. Physiol. 32: 328-347. Berlin.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

LEFEBER, B.V. (1974): Interessante vangsten van Hymenopteren Aculeata in 1972. - Ent. Ber. 34: 74-78. Amsterdam.

- (1979): Onze zijdebijtjes en hun parasieten. - Natuurhist. Maandbl. 68(10): 189-199. Maastricht.

- (1983): De Aculeaten van ons Waddendistrict I. De bijen (Hym.: Apoidea). - Ent. Ber. 43: 33-39. Amsterdam.

LITH, J.P. van (1948): Epeolus rozenburgensis nov. spec. (Apidae, Hym. aculeata). - Tijdsch. Entomol. 91: 105-112. s'Gravenhage.

LOBENSTEIN, U. (1978): Noctuidae. - In: Jahresbericht der Deutschen Forschungszentrale für Schmetterlingswanderungen. - Atalanta 9(4): 283-302. München.

LØKEN, A. (1973): Studies on Scandinavian bumble bees (Hymenoptera, Apidae). - Norsk. Entomol. Tidsskr, 20: 1-218. Oslo.

MANNING, F.J. (1955): Note on Colletes halophila Verhoeff. - J. Soc. Brit. Ent. : 130-131. Southhampton.

PEKKARINEN, A. (1979): Morphometric, colour and enzyme variation in bumblebees (Hymenoptera, Apidae, Bombus) in Fennoscandia and Denmark. - Acta Zool. Fenn. 158: 1-60. Helsinki.

- et al. (1981): Distribution of bumblebees (Hymenoptera, Apidae: Bombus and Psithyrus) in eastern Fennoscandia. - Not. Entomol. 61: 71-89. Helsingfors.

POJAR, J. (1973): Pollination of typically anemophilous salt marsh plants by bumble bees, Bombus terricola occidentalis Grne. - Am. Midl. Nat. 89: 448-451. Notre Dame.

POSTNER, M. (1951) Biologisch-ökologische Untersuchungen an Hummeln und ihren Nestern. - Veröff. Mus. Bremen (A) 2: 45-86. Bremen.

SCHREMMER, F. (1941): Sinnesphysiologie und Blumenbesuch des Falters von Plusia gamma L. - Zool. Jb. Syst. 74: 375-434. Jena.

STOECKHERT, F.K. (1933): Die Bienen Frankens (Hym. Apid.). Eine ökologisch-tiergeographische Untersuchung. - Beih. Dt. ent. Z. 1932: 1-294. Berlin.

STUBBS, A.E. (1983): British hoverflies. An illustrated identification guide. - London. 253 pp.

TERÄS, J. (1976): Flower visits of bumblebees, Bombus Latr. (Hymenoptera, Apidae), during one summer. - Ann. zool. Fennici 13: 200-232. Helsinki.

VERHOEFF, C. (1893): Blumen und Insekten der Insel Norderney und ihre Wechselbeziehungen, ein Beitrag zur Erkenntnis biologischer und geographischer Erscheinungen auf den deutschen Nordseeinseln. - Nova Acta Leopold. 61(2). Halle/Saale. 172 pp.

VERHOEFF, P.M.F. (1943): Colletes succincta halophila nov. spec. - Tijdschr. Ent. 86: 39. s'Gravenhage.

WOLF, A. (1983): Transekt-Untersuchungen zum Blütenbesuch von Hummelarten (Hymenoptera, Apidae, Bombus) in Rasen-Vegetationskomplexen des Naturschutzgebietes "Taubergießen". - Staatsexamensarb. Univ. Freiburg i.Br. 158 pp.

YARROW, I.H.H. (1954): Colletes halophila Verhoeff (= C. succincta halophila Verhoeff), a bee hithertoo unrecognized in Great Britain. - J. Soc. Brit. Ent. 5: 39-41. Southhampton.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Angelika Schwabe
Dr. Anselm Kratochwil
Biol. Institut II (Lehrstuhl f. Geobotanik)
Schänzlestraße 1

D - 7800 Freiburg i.Br.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: NS_4

Autor(en)/Author(s): Schwabe Angelika, Kratochwil Anselm

Artikel/Article: Vegetationskundliche und blütenökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Borkum 125-152