©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

PHYTON
ANNALES REI BOTANICAE

VOL. 2. FASC. 4. PAG. 247—330 12. XII. 1950

Die Phänologie des Salicornietum herbaceae an der Nordsee

Von
Alexander GILLI

Mit 1 Abbildung
Eingelangt am 30. 1. 1949

Im ewigen Kampf, den der Mensch an der Nordseeküste mit dem Meere führt, in dem er bald dem Meere Land abringt, bald wieder Land an das Meer verliert, ist *Salicornia herbacea* sein wichtigster Bundesgenosse unter den Pflanzen. Diese Art, die hier Queller genannt wird, siedelt sich als erste Pflanze auf den Watten an. Auf weiten Gebieten der Watten fehlt sie, auf anderen Gebieten der Watten bildet sie so dichte Gesellschaften, daß eine Fläche von einem Quadratmeter von einigen Tausenden Individuen bedeckt wird. Im allgemeinen hängt die Möglichkeit des Gedeihens dieser Art von der Nähe des Ufers und von der Meeresströmung ab. Sie kommt nur an solchen Stellen des Wattes vor, die den größten Teil des Tages oder fast ständig trocken liegen. An vielen Stellen wird der Queller dann, wenn die Flut kommt, vollständig mit Wasser bedeckt. Wie die Entfernung vom Ufer und mithin die Überflutung für die Keimung des Quellers und die phänologische Veränderung der Gesellschaft innerhalb eines Jahres maßgebend sind, soll im folgenden gezeigt werden.

Der Ort der Untersuchung war die Finkhaushallig bei Husum in Schleswig-Holstein. Dort ragt eine Landzunge westwärts in das Meer hinein. Diese wurde zum Zwecke der Gewinnung von Deichmaterial so ausgebaggert, daß nur der Nord- und Südrand als schmale Landstreifen erhalten blieben. In das so entstandene weite Becken strömt das Wasser bei Flut durch die schmale Öffnung im Westen mit großer Kraft ein, steht aber bei normalem Hochwasser nur hier etwa zwei Meter, im übrigen Teil des Beckens nur wenige Dezimeter hoch. An den Rändern dieses Beckens hat sich *Salicornia* angesiedelt. Die Gesellschaften, deren Veränderungen während des Jahres 1942 untersucht wurden, befanden sich an der Nordostecke des Beckens.

Der Boden bestand hier aus zwei Millimeter mächtigem, feinem, gelblichem Sand, unter dem sich schwärzlich-blaugrauer Ton befand.

Mitte Mai erschienen die ersten Keimlinge von *Salicornia*, zu einer Zeit, als gerade *Armeria vulgaris* und *Hottonia palustris* zu blühen

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

begannen, als die Marsch in voller Blüte stand (also insbesondere *Bellis perennis* und *Taraxacum officinale* blühten) und als in den Gärten *Aesculus Hippocastanum* seine Knospen entfaltete. Zwischen den Keimlingen von *Salicornia* waren auch verdorrte Exemplare, die im Herbste des Vorjahres ihre Vegetationsperiode beendeten, zu sehen.

Die Zahl der entwickelten Samen ist außerordentlich groß. WOHLENBERG 1933 hat auf Grund umfangreicher Zählungen für die Optimalphase eine Samenzahl von etwa 250.000 für das Quadratmeter ermittelt. Die Samen fallen keineswegs leicht aus (WOHLENBERG 1933, 1938). Von einer Samenstreuung im eigentlichen Sinne kann beim Wattypus, *Salicornia herbacea f. stricta,* überhaupt nicht die Rede sein. Beim Wattypus werden die Samen durch langsame Zersetzung des Parenchymgewebes allmählich frei. Das Gewebe wird durch die für das Wattenmeer bezeichnenden Wechselvorgänge wie Überflutung und Trokkenfallen, Aussüßung und Salzanreicherung, Bewegung durch Wind und Wellenströmung, durch die Einwirkung von Tieren und anderes soweit zersetzt und mürbe gemacht, daß die Samen leicht vom Wasser herausgewaschen werden können. In der Regel verläßt der Hauptteil der Samen die Mutterpflanze während des Herbstes und Winters. Aber selbst im Frühjahr tragen viele Pflanzen des Vorjahres noch zum Teil Samen.

Nach WOHLENBERG 1938 kann man fast 100% der Samen zum Keimen bringen. Die Keimungsbereitschaft ist in den ersten Herbstmonaten mit noch hoher Wasser- und Lufttemperatur sehr gering, nimmt aber mit fallender Wintertemperatur ständig zu, sobald diese durch einen Temperaturanstieg unterbrochen wird. Beim Anstieg auf 7° C sprengt der Embryo bei ausreichendem Wassergehalt die Samenschale und wächst schnell zu einem kräftigen Keimling heran.

Vier Meter seewärts vom Ufer (d. h. dem Streifen, bis zu dem das normale Hochwasser reicht) entfernt, sah man am genannten Untersuchungsort die am weitesten gegen das Meer vorstoßenden Pioniere der Pflanzenwelt in Gestalt von dürren Quellerpflanzen vom Vorjahre. Bei normalem Hochwasser wurden sie etwa ein Dezimeter hoch überflutet, während sie bei Ebbe trocken lagen. Die Tatsache, daß diese Pflanzen gegen das Ufer zu umgelegt und ihr unterer Teil von Sand bedeckt war, wies darauf hin, daß im Winter Boden angeschwemmt wurde. In dieser „Kampfregion", in der sich *Salicornia* nur schwer infolge der ungünstigen Standortsverhältnisse behaupten kann, wuchsen die Pflanzen in großen Abständen (1 dm — 2 m) voneinander. 20 dieser Pflanzen wurden auf Nachkommenschaft geprüft. Unter einer befanden sich 8, unter zweien je ein wurzelnder Keimling. Unter den 17 anderen war kein wurzelnder Keimling zu sehen. Die größte Entfernung zwischen einem wurzelnden Keimling und der mutmaßlichen Mutterpflanze betrug 6 dm. Keimlinge, die durch die Wasserströmung ausgerissen waren, fanden sich dagegen weit häufiger. Diese befanden sich unter

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

den verdorrten vorjährigen Pflanzen oder bis zu einem Meter von ihnen entfernt. Bei 10 verdorrten Mutterpflanzen war die Zahl der vermutlich ihnen zugehörigen Keimlinge 6, 2, 0, 0, 9, 4, 5, 10, 6, 0.

In Anbetracht dessen, daß eine Pflanze einige Hunderte von Samen entwickeln kann, war hier die Zahl der Keimlinge sehr gering. Dies hat seine Ursache darin, daß hier in der äußersten seewärts gelegenen Zone der Besiedlung, die zweimal am Tage vom Hochwasser erreicht wird, die Strömung eine Verschleppung der ausfallenden Samen und sogar ein Ausreißen und eine Verschleppung der Keimlinge bewirkt. Die meisten werden seewärts in die tiefere Wattzone oder ins offene Meer verschleppt und gehen dort zugrunde. Viele werden aber in die obere Verlandungszone, auf den Vorlandrasen oder als Spülsaum an den Deichfuß verschleppt. Die Tatsache, daß sich bei einer vorjährigen Pflanze der „Kampfzone" sogar acht wurzelnde Keimlinge behaupten konnten, war dadurch zu erklären, daß kleine Steinchen, die seewärts lagen, ein Hindernis für das Abtreiben bildeten. In der Kampfzone kommt es ausschließlich zu einer abiotischen Auslese. Die Entwicklung der Pflanzengesellschaft war sogar regressiv, da auf die 20 Pflanzen des Vorjahres nur 10 Pflanzen dieses Jahres folgten. Ob ein derartiger Rückgang anhält und mithin die schlickbindende Kraft des Quellers an einem bestimmten Orte letzten Endes überhaupt ausfällt, können erst mehrjährige Beobachtungen lehren, da ja ungünstige Verhältnisse zur Zeit der Samenreife, namentlich Springfluten im Winter und Frühling die Entwicklungsverhältnisse der Pflanzengesellschaft vorübergehend sehr beeinträchtigen können.

Ein günstiges Keimgebiet begann erst zwei Meter von diesen ersten Pionieren näher dem Festland zu, also zwei Meter vom Ufer entfernt. Hier fanden sich auch schon vereinzelte Rasen von *Festuca maritima* [1]). Hier war die Überflutung der Pflanzen von kürzerer Dauer und von geringerer Höhe. An diesen Orten standen die Pflanzen in Entfernungen von 1—5 dm. Der Boden ist schwärzlich blaugrauer Ton (Schlick), darüber 2 mm mächtiger feiner gelblicher Sand. Im Laufe des Winters wurden die unteren Teile der alten, dürren Pflanzen von einer dünnen Sandschichte bedeckt. Diese wurde durch die Strömung rund um die Quellerpflanzen ausgekolkt, so daß sich seichte Quellertöpfe bildeten, die einen Halbmesser und eine Tiefe von höchstens ½ cm besaßen. Hier befand sich die Aufnahme I (vgl. die Tabelle und die Abb. 1).

Am Ufer waren Keimlinge in großer Zahl angeschwemmt. An einer Stelle wurden auf 1 dm² 66 angeschwemmte Keimlinge gezählt.

---

[1]) Der gültige Name von *Festuca maritima* NYM. — non L. — wäre *Puccinellia maritima* (HUDS.) PARL. Diese Änderung des in den einschlägigen Schriften über Schleswig-Holstein üblichen Gattungsnamens wird hier nicht berücksichtigt.

Nr. der Aufnahme	I				II				III				IV	V			
Neigungswinkel	2° SW				2° SW				O°				O°	2° WNW			
Datum	24. V.	5. VII.	8. VIII.	22. IX.	24. V.	5. VII.	8. VIII.	22. IX.	31. V.	5. VII.	8 VIII.	22. IX.	31. V.	31. V.	5. VII.	8 VIII	22. IX.
Zahl der Quellerpflanzen pro m²	320	300	300	140	1500	1330	1330	580	8000	5400	5400	5400	1370	5000	4600	2600	500
Abundanz + Dominanz d. Quellerpflanzen [1])	1	1	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	1	1
Soziabilität d. Quellerpflanzen	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	2	2
Höhe d. Quellerpflanzen in Zentimeter		½-7	2-18	10-25		0,2-6	0,2-14	3-15		1-4	0,2-6,5	2-8			0,3-0.5	0,2-3 3	1-5
Maximalzahl d. Glieder des Hauptstammes d. Quellerpflanzen	4	9	18	30	4	8	18	24	2	4	11	15	4	4	4	10	14
Maximalzahl d. Seitenäste 1. Ordnung	0	10	27	27	0	8	18	13	0	0	10	7	0	0	0	0	8
Maximalzahl d. Seitenäste 2. Ordnung	0	0	9	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Vorjährige dürre Quellerpflanzen	17				147				2000					940			
Zahl d. Meerschwingelrasen	2	2	2	2	17	17	17	17	[2])	[2])	[2])	[2])	—	40	40	40	40
Abundanz + Dominanz d. Meerschwingels [1])	2	2	2	2	2	2	2	1	5	5	5	5	—	2	2	2	2
Soziabilität d. Meerschwingels	2	2	2	2	2	2	2	2	5	5	5	5	—	2	2	2	2
Durchmesser d. Meerschwingelrasen in Zentimeter	1 u. 5	12 u.15	20 u.30	15 u.30	1-17	7-20	7-34										
Suaeda maritima, Zahl	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Spergularia maritima, Zahl	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1200	1100	1100	1100
S.m., Abundanz+Dominanz [1])	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	3	3
S.m., Soziabilität	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	—	3	3	3	3
Glaux maritima, Zahl	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	150	150	150	150
G.m., Abundanz+Dominanz [1])	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	2	2
G.m., Soziabilität	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	2	2	2	2
Plantago maritima	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+.1	+.1	+.1	+.1

[1]) Zahlen nach der Skala in BRAUN-BLANQUET 1928: 30. [2]) zahlreich.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Die größte Gefahr für den Keimling besteht also darin, von der Flut entwurzelt und weggespült zu werden, was in der Regel gleichbedeutend ist mit seiner Vernichtung, da es infolge der Wasserbewegung nur in Ausnahmsfällen zu einer Wiedereinwurzelung des Keimlings kommen kann. Die Gefahr der Entwurzelung wird allerdings dadurch etwas herabgemindert, daß die Hauptwurzel zunächst außerordentlich

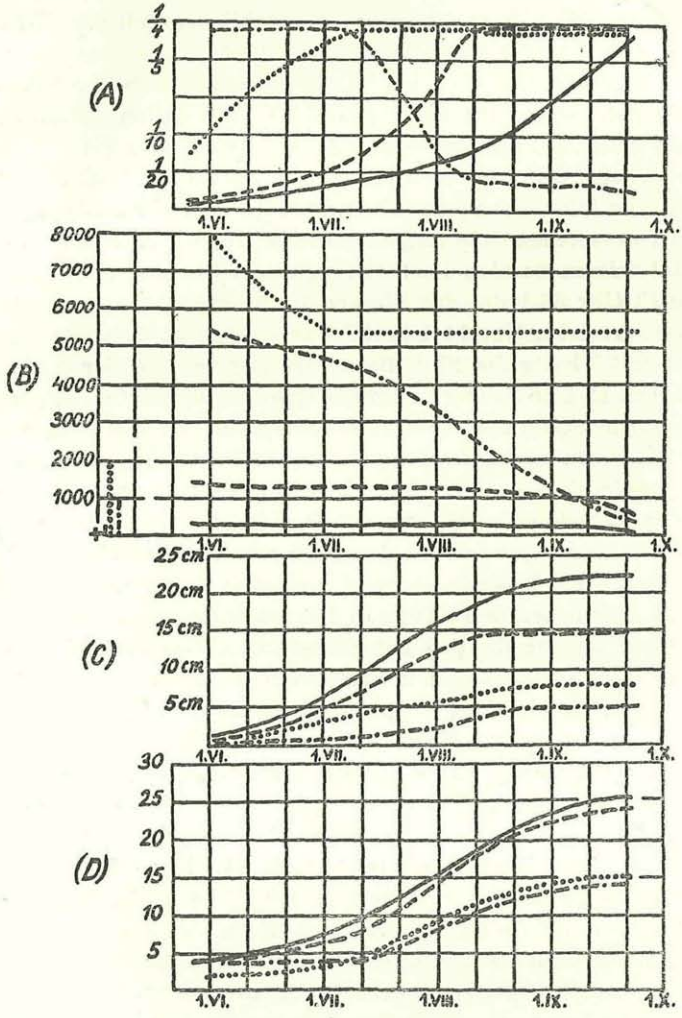


Abb. 1. Das Verhalten von *Salicornia herbacea* in den Vegetationsaufnahmen I: ——, II: ---, III: ..... und V : — · — · — nach (A) Deckungsgrad; (B) Individuenzahl pro m² — links dürre Individuen vom Vorjahre, wobei die Zeichen + für Aufnahme I, ' für Aufnahme II gelten —; (C) Maximalhöhe; (D) Maximalzahl der Glieder des Hauptstammes.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

rasch wächst, während später ihr Wachstum im Vergleich zu dem der oberirdischen Teile zurückbleibt. So betrug bei einer jungen Pflanze mit fünf Gliedern die Länge der oberirdischen Teile 14 cm, die der unterirdischen dagegen 40 cm. Der größte Teil dieser Länge entfiel auf die Hauptwurzel, da nur vier kurze Seitenwurzeln vorhanden waren. Bei einigen untersuchten vorjährigen dürren Pflanzen war dagegen das Verhältnis der oberirdischen zu den unterirdischen Teilen: 18:5, 19:14, 22:10, 20:14, 17:6. Es stirbt also ein erheblicher Teil der Hauptwurzel im Laufe der Entwicklung ab.

In dem ufernahen Teil, der nur mehr seicht von der Flut bedeckt wird, standen neben den Quellerpflanzen auch schon viele Rasen des Meeresschwingels *(Festuca maritima)*. Der Boden war hier ein schwärzlich blaugrauer Ton. Nur spärlich war in Form von Wellenfurchen der gelblichgraue feine Sand angeschwemmt. Hier lag die Aufnahme II.

Um festzustellen, wie lange an einem Tage die beiden Aufnahmen überflutet waren, wurden Beobachtungen am 31. Mai 1942 gemacht.

Um 14 Uhr 33 hatte das Wasser die untere Begrenzung des ersten Quadrates erreicht. Um 14 Uhr 37 war das ganze Quadrat überflutet. Um 15 Uhr 20 hatte die Flut die untere Begrenzung der Aufnahme II erreicht. Um 15 Uhr 38 war das ganze Quadrat überflutet. Um 15 Uhr 45 war der Höchststand des Wassers erreicht. Das Wasser ging nur wenig über das Quadrat der Aufnahme II hinaus. Um 16 Uhr 7 war das Quadrat II wieder wasserfrei (abgesehen von kleinen Wassermengen, die in Mulden zurückgeblieben waren). Der Höchststand des Wassers im unteren Teil dieses Quadrates betrug während der Überflutung 5 cm. Bei dem Rückzuge des Wassers wurde der oberste Teil von Aufnahme I um 16 Uhr 41, der unterste Teil um 16 Uhr 45 wasserfrei.

Demnach betrug die Zeit der Wasserbedeckung an diesem Tage bei der Mitte der Aufnahme I: 2 Stunden 8 Minuten, bei der Mitte der Aufnahme II: 29 Minuten. Diese Überschwemmungsverhältnisse waren nicht an jedem Tag die gleichen, da sie vom Monde und vom Winde abhängen. Nach Vollmond oder Neumond erreichte die Flut den höchsten Stand (Spring-Hochwasser), während sie zwischen den beiden Mondesphasen ihren Tiefstand erreichte (Nipp-Hochwasser). Der durchschnittliche Unterschied zwischen Spring- und Nipphochwasser betrug für Husum 45 cm. Hochwasser trat in der Regel zweimal am Tage auf, wobei das eine um 0—30 cm niedriger blieb als das andere. An dem Tage der Beobachtung war gerade Springhochwasser. Nach den Vorausberechnungen der Gezeiten in den Gezeitentafeln steigt die Flut mindestens ebenso hoch wie an diesem Tage an 32 Tagen der Vegetationsperiode, die ca. 150 Tage umfaßt. Mithin ist Aufnahme II an 32 Tagen auf kurze Zeit überschwemmt und etwa 120 Tage nicht überschwemmt. Es wechseln Überschwemmungsperioden von je 4 Tagen mit Unterbrechungen ab, die zunächst 26 Tage, später 10 oder 13 Tage betragen.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Die Aufnahme I lag ca. 10 cm tiefer als die Aufnahme II. Dort kam es an 55 Tagen, die ein Drittel der Vegetationsperiode betragen, zu kürzeren oder längeren Überschwemmungen. Die Überschwemmungen erfolgten in der Regel an 6 aufeinanderfolgenden Tagen. Diese Periode kann aber auch auf 2 Tage herabsinken oder auf 7 Tage steigen. Der Abstand zwischen den Überschwemmungsperioden beträgt 8—13 Tage.

Diese Angaben beziehen sich auf die vorausberechneten Gezeiten für das Jahr 1942: Gezeitentafel 1941. Die tatsächliche Wasserhöhe kann aber von dieser Vorausberechnung wesentlich abweichen, da sie durch Windrichtung und Windstärke beeinflußt wird. Dadurch ist es sogar dazu gekommen, daß an einigen Tagen die höchstgelegenen Aufnahmen (III und V) überschwemmt wurden. Trotzdem gaben die genannten vorausberechneten Zahlen als Durchschnittswerte recht brauchbare Anhaltspunkte für die tatsächlichen Verhältnisse.

Die Aufnahme III lag bereits am Ufer und wurde bei den gewöhnlichen Wasserständen nicht mehr überflutet, wohl aber dann, wenn die Windverhältnisse einen besonders hohen Wasserstand bewirkten, wie dies aus angeschwemmten Tangen, Muschel- und Schneckenschalen, sowie aus Panzerstücken von Meerstrandskrabben zu erkennen war. Der Boden zeigte die gleiche Beschaffenheit wie bei Aufnahme II, wurde aber von Schafen, die die Pflanzen beweiden, gedüngt. Diese Aufnahme lag 5 cm über dem Höchststand des Hochwassers vom 31. Mai 1942.

Zwischen II und III lag die Aufnahme IV, 2 cm über dem Höchststand des Hochwassers vom 31. Mai 1942. Bei dieser Aufnahme und dem ganzen Streifen in dieser Höhenlage war die Zahl der Quellerpflanzen recht gering. Vermutlich handelte es sich um alten, festen Boden, der dem Eindringen der Wurzeln einigen Widerstand entgegensetzt. Neuer Boden wird hier selten angeschwemmt und kann leicht wieder durch Regen weggespült werden. Nur dort, wo im Bereiche dieses Streifens Schwingelräschen sich angesiedelt haben, kann sich auch der Queller behaupten, denn die Schwingelrasen halten die angeschwemmte und angewehte Erde zurück, so daß der Boden nicht derart fest wird wie an den vegetationsfreien Stellen. Vielleicht bevorzugt aber auch der Queller eine größere Menge an Stickstoffverbindungen, die entweder durch die Fäulnis der durch die Flut angeschwemmten organischen Stoffe oder durch die Zersetzung der abgestorbenen Blätter des Schwingels entsteht. Da dieser Streifen durch die Flut selten erreicht wurde und Schwingel nur in geringem Maße vorhanden war, ergab dies auch ungünstige Verhältnisse für das Gedeihen des Quellers.

Die Besiedlung dieses vegetationsarmen Streifens durch den Meeresschwingel erfolgte in der Weise, daß bei größerem Hochwasserstand Rasenstücke von den höheren Stellen durch die Brandung herabgerissen wurden. Unter dem Schutz dieser Rasen konnte der Queller gedeihen, dem aber, wenn einmal der Schwingel vorhanden ist, keine große auf-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

bauende Kraft mehr zukommt, sondern eher das Gegenteil, da er dem Schwingel Licht raubt und mit ihm in Wurzelkonkurrenz tritt.

In den oberen Regionen bildete der Meeresschwingel eine fast geschlossene Grasnarbe. Obwohl im Rasen und in den kleinen Lücken der Grasnarbe Quellerpflanzen oft noch sehr häufig waren, spielte der Queller hier keine Rolle mehr für die Erreichung des Klimax und für die Landgewinnung, da die bodenbindende Kraft des Meeresschwingels weitaus größer ist als die des Quellers. Zudem ist der Queller als Humusbildner von untergeordneter Bedeutung, denn die dürren Stämmchen werden häufig durch Sturmfluten weggeschwemmt und sind selbst, wenn sie am Orte bleiben, für die Humusbildung wenig ergiebig.

Die günstigsten Stellen für das Gedeihen des Quellers sind die sanft geneigten Stellen an der Flutkante.

Je höher die Fläche über dem Meeresspiegel liegt, umso seltener kommt im allgemeinen *Salicornia* vor. Dem Festucetum maritimae fehlt in den Lagen, in denen es nur an wenigen Tagen des Jahres überflutet wird, *Salicornia*. Hier bildet sich an offenen Stellen ein Glaucietum maritimae. Trockenheit und Festigkeit des Bodens sind die Ursache für diese veränderte Florengestaltung. Selbst wenn sich *Salicornia* ausnahmsweise in diesen Lagen findet, wie dies bei Aufnahme V, die ½ Meter über dem normalen Höchststand der Flut lag, der Fall war, blieb die Art hier verkümmert und verdorrte früher als an anderen Orten.

Das Festucetum maritimae wird an höheren Orten durch das Armerietum maritimae festucosum rubrae litoralis CHRISTIANSEN 1938 abgelöst. An diesen Orten, die nur ausnahmsweise bei hoher Springflut überschwemmt werden, fehlt *Salicornia* vollständig. Abgesehen von den übrigen Faktoren, von denen namentlich der geringere Salzgehalt bemerkenswert ist, scheint schon die Tatsache das Gedeihen von *Salicornia* zu verhindern, daß hier der Vegetationsschluß, hauptsächlich bedingt durch *Festuca rubra* f. *litoralis* WEBER, in der Regel ein vollständiger ist. Wie ich andernorts gezeigt habe — GILLI 1935 — können an solchen Stellen Annuelle kaum aufkommen.

Salicornia wirkt an solchen Orten landbildend, an denen sie in dichtem Bestande steht, da sie dort die von der Flut mitgeführten festen Teilchen zurückhält und zum Sinken bringt. Einzeln stehende Pflanzen tragen aber eher zur Abschwemmung des Landes bei, da sich um sie herum Auskolkungen, sogenannte „Quellertöpfe" bilden (CHRISTIANSEN 1938: 69). Da die Pflanzen, die am weitesten ins Meer vordrangen, fast einzeln standen (Entfernungen von ½dm bis ½ m an den untersuchten Stellen), bildeten sich hier derartige Quellertöpfe. Öfters fanden sich auch solche bei Pflanzen, die an ungünstigen Stellen näher dem Ufer einzeln standen. In der Regel hatten diese Quellertöpfe, die sich an den Beobachtungsstellen um die dürren vorjährigen Pflanzen gebildet hatten, Durchmesser von 20 cm und Tiefen von 1 cm. Es kam

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

aber stellenweise auch vor, daß das Wurzelsystem bis zu einer Tiefe von 5, ja sogar 10 cm freigelegt war, so daß hier in weniger als einem Jahr Erdschichten von 5, bzw. 10 cm Mächtigkeit abgeschwemmt wurden.

Die Entwicklung der Salicornieta während einer Vegetationsperiode wird durch die Tabelle und die graphischen Darstellungen wiedergegeben. Diese zeigen den großen Unterschied des Entwicklungsganges der einzelnen Salicornieta, der sogar an Orten zutage trat, die nur wenige Dezimeter voneinander entfernt waren. Diese Unterschiede sind von den Standortsfaktoren, insbesondere von dem Grade der Überflutung bedingt. Im folgenden werden die einzelnen Aufnahmen im Hinblick auf den Zusammenhang zwischen Standortsfaktoren und Entwicklung der Pflanzengesellschaft betrachtet.

Die am weitesten seewärts gelegene Aufnahme, bei der der Queller bei jedem normalen Hochwasser überflutet war, ist die Aufnahme I. Es fand sich hier eine Anzahl vorjähriger, dürrer Pflanzen, die wohl die Mutterpflanzen der meisten aufgekommenen Keimlinge waren, da diese nur wenig (0—30 cm) von den dürren Exemplaren entfernt waren. Durch die täglich zweimal wiederkehrende Flut wurde bewirkt, daß die ausfallenden Samen meist ein wenig von der Mutterpflanze entfernt und über die Fläche verteilt wurden. Ein Teil der Samen wurde wohl auch aus der Umgebung der Aufnahmefläche angeschwemmt. Daneben trugen die angeschwemmten Keimlinge, die in der Tabelle nicht berücksichtigt sind, nicht zur Besiedlung bei, da durch die Bewegung der Flut ein Einwurzeln verhindert wurde. Die dichter stehenden Keimlinge, die sich besonders in größerer Nähe der Mutterpflanze befanden, traten miteinander in Konkurrenz und blieben daher in der Entwicklung gegenüber den einzelstehenden Exemplaren zurück. Die Quellerpflanzen, die sich bis zu einigen Gliedern entwickelt hatten, besaßen schon ein derartiges Wurzelsystem, daß ihnen die Flut nicht mehr viel anhaben konnte. Drei Monate lang blieb ihre Zahl die gleiche. Nur vereinzelte wurden durch die Strömung ausgerissen oder an den Stellen, an denen sie sehr dicht standen, durch die Wurzelkonkurrenz ausgemerzt. Vereinzelt traten auch noch bis August neue Keimlinge auf. Daneben nahm die Zahl der Glieder und damit die Höhe, sowie die Anzahl der Seitenäste ständig zu. Im August blühte der Queller. Bis Ende September nahm die Höhe und der Deckungsgrad des Quellers ständig zu. Trotzdem waren Ende September schon die Verfallserscheinungen, die das baldige Ende der Pflanzen ankündigten, deutlich. Etwa ein Drittel der Glieder war nicht mehr grün und fleischig, sondern vertrocknet. Nur mehr die Hälfte der Individuen war vorhanden, da die üppigen Exemplare, bei denen das Wachstum der unterirdischen Organe mit dem der oberirdischen nicht mehr Schritt hielt, durch Springfluten infolge der größeren Angriffsfläche leichter entwurzelt werden konnten. Die gleiche Entwicklung fand sich beim Meeres-Schwingel. Hier hatten sich die Rasen in den drei Monaten verbreitert. Auch hier wurden Ende September die Blätter gelb, während

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

die Triebspitzen zugrunde gingen. An derartigen Stellen, wo der Queller bei Hochwasser gänzlich überflutet wurde, war seine Individuenzahl sehr klein, dagegen erreichte er hier seine üppigste Entwicklung in Bezug auf Gliederzahl und Höhe.

Am nächsten kamen diesen Verhältnissen die Stellen, an denen der Queller zumindest in seinem unteren Teil bei normalem Hochwasserstand überflutet wurde, wie dies bei Aufnahme II der Fall ist. Die geringere Wasserbewegung bewirkte, daß die Gefahr des Abschwemmens von Samen und Keimlingen weitaus geringer war. Zudem wurden Samen in den zahlreichen Meerschwingelrasen zurückgehalten, die auch die Kraft der Strömung minderten. Hier waren auf gleicher Fläche fast neunmal soviel dürre Pflanzen als bei Aufnahme I erhalten und die fünffache Zahl von Keimlingen aufgekommen. Die Keimlinge waren ziemlich gleichmäßig über die Fläche verteilt, nur in den Meerschwingelrasen standen sie sehr dicht. Sie erreichten aber infolge der Konkurrenz untereinander und mit dem Meerschwingel nicht die Höhe und Vitalität wie bei Aufnahme I. Auch hier blieb 3 Monate lang fast die gleiche Anzahl von Individuen erhalten; auch hier dauerte das Wachstum bis Ende September, während sich bereits die Verfallserscheinungen im Dürrwerden der unteren Glieder und in der Verringerung der Exemplare auf die Hälfte bemerkbar machten.

Stellt die Aufnahme II den Übergang vom Salicornietum zum Festucetum maritimae dar, so handelt es sich bei Aufnahme III bereits um ein typisches Festucetum maritimae. Zwar war die Zahl der Quellerpflanzen um ein Vielfaches größer als die von *Festuca maritima*, die so ineinander verwoben waren, daß von einer Feststellung ihrer Zahl abgesehen wurde, doch bedeckte *Festuca maritima* fast vollständig die Fläche, während der Deckungsgrad von *Salicornia herbacea* klein blieb. Bei normalem Hochwasser wurde diese Stelle nicht überflutet. Auch die Tatsache spielte hier eine Rolle, daß die Stelle von Schafen beweidet und dabei gedüngt wurde. Hier fand sich die größte Zahl der vorjährigen dürren Exemplare (2000 pro qm) und die größte Zahl der Quellerkeimlinge (8000 pro qm). Trotzdem war ihre Vitalität weitaus geringer als bei den vorigen Aufnahmen. Die Konkurrenz untereinander und noch mehr mit dem Meeresschwingel und der trockenere, festere und an Nährstoffen mehr ausgenützte Boden setzte die Vitalität herab. Durch diese Auslesefaktoren verschwand bald ein Drittel der Keimlinge, die übrigen erreichten nur eine geringe Höhe und besaßen keine oder nur wenige kurze Seitenäste. Gegenüber den bis 25 cm hohen Exemplaren der Aufnahme I waren diese bis 8 cm hohen Exemplare wahre Zwerge.

Noch ungünstiger lagen die Verhältnisse für *Salicornia* in höheren Lagen über dem Meeresspiegel, wo *Salicornia* am ehesten in Vegetationslücken vorkam (Aufnahme V). Die Zahl der Keimlinge war zwar größer als bei I und II, aber die Individuenzahl war während der Vegetationsperiode in einem fortwährenden raschen Sinken begriffen. Die Trocken-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

heit und der kompakte Boden bewirkten die Vernichtung, sie verhinderten auch ein kräftiges Wachstum, so daß diese Exemplare die niedrigsten von allen blieben.

Der Höhepunkt der Entwicklung des Salicornietums war im August. Dies zeigt am besten die graphische Darstellung des Deckungsgrades. Abgesehen von Aufnahme V, bei der Standortsfaktoren bewirkten, daß die Vitalität des Quellers gering war, wurde das Maximum des Dekkungsgrades im August oder bald danach erreicht. Man konnte im September nicht mehr von einem Maximum sprechen, da jetzt schon das Dürrwerden der untersten Glieder begann, das sich immer weiter nach oben zu fortsetzte, wenn auch die Zahl der Glieder noch zunehmen konnte. Auch beim Meeresschwingel begann ein Dürrwerden der Blätter.

Die Zahl der Individuen des Quellers sank während der Vegetationsperiode nur an den Stellen, die nicht regelmäßig überflutet wurden, beträchtlich. Trockenheit, fester Boden und Lichtkonkurrenz durch andere Pflanzen, besonders durch den Meeresschwingel waren die Ursachen. An den regelmäßig überfluteten Stellen dagegen sank die Zahl der Individuen während einer Vegetationsperiode nur unbeträchtlich. Die meisten Pflanzen gingen hier bald nach dem Keimen zugrunde, wenn mit der oberflächlichen Bodenschicht auch die Keimlinge weggeschwemmt wurden, sowie im September, wenn die Pflanzen am üppigsten entwickelt waren. Da die oberirdischen Teile für das Wasser eine große Angriffsfläche bieten und schwerer sind als die ziemlich kurzen Wurzeln, können diese Pflanzen mit dem im Herbst häufig stärkeren Wellengang entwurzelt werden. Die Maße einer besonders üppigen, durch die Flut ausgerissenen Quellerpflanze betrugen:

Höhe der oberirdischen Teile 24 cm, untere nicht mehr fleischige Glieder des Hauptstammes 14, obere fleischige Glieder 18, Zahl der Seitenäste erster Ordnung 26, Zahl der Seitenäste zweiter Ordnung bei den untersten Seitenästen erster Ordnung 18; die untersten Seitenäste zweiter Ordnung tragen bis 10 Seitenäste dritter Ordnung; Länge der Hauptwurzel dagegen nur 5 cm, die der längsten Nebenwurzel 15 cm, Zahl der Nebenwurzeln erster Ordnung 23; diese tragen eine große Anzahl Nebenwurzeln zweiter Ordnung.

Am 25. Oktober fand sich auf den Aufnahmeflächen nur mehr ein Leichenfeld. Der Queller war vertrocknet, nur vereinzelte Exemplare hatten noch einige fleischige, grüne Triebspitzen. Der dürre Queller war zum Teil zusammengebrochen. Von *Festuca maritima* waren die Blattspitzen gelb geworden, ohne daß sich aber die Dominanz dieser Art verändert hätte. Von *Glaux maritima* waren die oberirdischen Teile zugrunde gegangen; nur selten waren noch Reste von vergilbten Stämmchen und Blättern zu sehen. Am wenigsten verändert hatte sich Aufnahme V, die ja bereits außerhalb des Bereiches der typischen Salicornieta lag. Hier war nur bei *Salicornia* und bei *Glaux* der Abundanz-Dominanzgrad auf + zurückgegangen, bei den übrigen Arten war er der gleiche wie im Vormonat.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Meine Absicht, die Beobachtung der weiteren Entwicklung der Probeflächen im Jahre 1943 fortzusetzen, wurde durch größere Überschwemmungen im Herbste und Winter zunichte gemacht. Dadurch wurden die Samen in einer solchen Menge weggespült, daß an den Stellen, die regelmäßig überflutet wurden, also an den Stellen der Aufnahme I und II, keine einzige Quellerpflanze aufkam. Aber auch im Bereich der anderen Aufnahmen war die Zahl der Quellerpflanzen wesentlich geringer als im Vorjahr. So bot die Aufnahme V folgendes Bild: Zahl der Keimlinge von *Salicornia* 440 (also nicht einmal ein Zehntel des Vorjahres), am meisten gehäuft in den Grasrasen, hier bis zu 3 Gliedern und bis 1½ cm hoch, auf den vegetationslosen Flächen 1 bis 2 Glieder, Höhe bis 5 mm, unter ein Zwanzigstel deckend. Aber auch von *Spergularia* fanden sich nur 136 Keimlinge, also auch nur etwa ein Zehntel des Vorjahres. Von *Plantago maritima* waren 3 Triebe vorhanden. Von *Glaux maritima* waren 92 Exemplare vorhanden, Deckungsgrad unter ein Zwanzigstel. Bloß *Festuca maritima* hatte den gleichen Deckungsgrad wie 1942.

Was war nun die Ursache dieser „Quellerkatastrophe"? Im Herbst und Winter gab es mehrfach heftige Stürme bei einem besonders hohen Wasserstand. Hiedurch wurden die dürren Quellerpflanzen mit den Samen oder die schon ausgefallenen Samen weggeschwemmt oder mit einer derart hohen Erdschicht bedeckt, daß sie nicht mehr keimen konnten. Auffallend war, daß dagegen in den regelmäßig überfluteten Teilen in der Husumer Au neben dem Wege zur „Erholung" schon am 5. Mai 1943 reichlich Keimlinge zu sehen waren. Die Beobachtung an anderen Stellen ergab, daß der Queller an vielen Stellen, an denen er bisher geherrscht hatte, vollständig verschwunden war, an anderen dagegen auch in diesem Jahre wieder aufkam. Was die Ursache dieses verschiedenen Verhaltens war, konnte ich nicht feststellen. Es ist zu vermuten, daß die Richtung der Winde und damit die Richtung der Erde an- oder abspülenden Wellen hiebei die Hauptrolle spielt.

Die Folgen dieser Erscheinung für die Wiederbesiedlung der Watten sind sehr eigenartig. Nunmehr gewinnen nämlich die zwischen *Festuca maritima* wachsenden Quellerpflanzen besondere Bedeutung, weil ihre Samen dann den Wiederaufbau der Quellerbestände einleiten. Will man diese Unterbrechung der Landgewinnung vermeiden, empfiehlt sich die Verwendung des Grases *Spartina Townsendii*, für das der negativ wirksame Faktor der Einjährigkeit wegfällt.

Zusammenfassung

Im Küstengebiet der Nordsee Schleswig-Holsteins, in dem die Gezeitenerscheinungen wesentliche Höhenunterschiede des Wassers bei Ebbe und Flut bewirken, ist der Pionier der Vegetation in den Watten *Salicornia herbacea*. Da diese Art feste Teilchen, die durch die Flut herangebracht werden, zur Sedimentation bringt, spielt sie bei der Landgewinnung eine derartige Rolle, daß man die Samen dieser Art aussät und so die Pioniergesellschaft künstlich schafft. Auf das Salicornietum

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

herbaceae folgt in der Sukzession der Pflanzengesellschaften das Festucetum maritimae.

Die Vegetationsperiode von *Salicornia herbacea* dauert von Mitte Mai bis Mitte Oktober. Die in den fleischigen, später vertrocknenden Gliedern eingeschlossenen Samen werden im Laufe des Herbstes, Winters und Frühlings allmählich frei, so daß sie nicht durch eine einzige Sturmflut weggeschwemmt werden können. Die meisten Samen keimen in der untersten Stufe des Festucetum maritimae, da sie hier durch die starren Grasblätter vor dem Weggeschwemmtwerden geschützt sind. Diese Zone des maximalen Vorkommens von *Salicornia herbacea* ist aber nicht zugleich die Zone ihres optimalen Gedeihens, denn ihre höchste Vitalität erreicht *Salicornia* dort, wo sie nicht von anderen wurzelnden Arten begleitet wird, also weiter seewärts. Hier finden sich die üppigsten Individuen, hier erreicht die Pflanze die größte Höhe und die reichste Verzweigung, so daß hier trotz geringerer Individuenzahl oft der Deckungsgrad ein höherer ist als im Gebiet der Spülsäume. Im Gebiet der größten Vitalität wird *Salicornia* bei Hochwasser überflutet, das ist monatlich in zwei, wenige Tage dauernden Perioden, an denen die Überflutung wenige Minuten bis wenige Stunden täglich dauert, während das Festucetum maritimae nur bei außergewöhnlich hohem Wasserstande überflutet wird. Die häufigere Überflutung, der lockerere Boden, das Fehlen der Licht- und Wurzelkonkurrenz durch andere Pflanzen und insbesondere der größere Nährstoffreichtum infolge der fortwährend durch die Flut angeschwemmten Stoffe sind die Ursachen des besseren Gedeihens der weiter seewärts wachsenden Individuen.

Treten in der Zeit zwischen Samenreife und Keimung häufig Sturmfluten auf, so kann es vorkommen, daß im Gebiet des Salicornietums sämtliche Samen weggeschwemmt werden, so daß dieses Gebiet vegetationslos wird. Dann sind für die Wiederbesiedlung im folgenden Jahre die *Salicornia*-Individuen von Bedeutung, die im Festucetum wachsen. Diese Zufälligkeiten, die ihre Ursache im annuellen Charakter von *Salicornia herbacea* haben, treten nicht auf, wenn die erste Besiedlung der Watten durch das Gras *Spartina Townsendii* versucht wird.

Schriftennachweis

BRAUN-BLANQUET J. 1928. Pflanzensoziologie. Berlin.

CHRISTIANSEN W. 1938. Pflanzenkunde von Schleswig-Holstein. Neumünster.

GEZEITENTAFEL 1941. Gezeitentafel für das Jahr 1942, Bd. I. Berlin.

GILLI A. 1935. Die Sukzession auf vegetationsfreien Stellen im Lolietum. BBC 54/B.

WOHLENBERG E. 1933. Über die tatsächliche Leistung von *Salicornia herbacea* L. im Haushalt der Watten. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland 19/3.

— 1938. Biologische Kulturmaßnahmen mit dem Queller (*Salicornia herbacea* L.) zur Landgewinnung im Wattenmeer. Westküste 1/2: 52—104.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1950

Band/Volume: 2_4

Autor(en)/Author(s): Gilli Alexander

Artikel/Article: Die Phänologie des Salicornietum herbaceae an der Nordsee 247-259