

FID Biodiversitätsforschung

Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Beiträge zur Kenntnis der deutschen Salicornien - aus dem Landesamt für
Wasserwirtschaft, Kiel

König, Dietrich

1960

Digitalisiert durch die *Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main* im
Rahmen des DFG-geförderten Projekts *FID Biodiversitätsforschung (BIOfid)*

Weitere Informationen

Nähere Informationen zu diesem Werk finden Sie im:

Suchportal der Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main.

Bitte benutzen Sie beim Zitieren des vorliegenden Digitalisats den folgenden persistenten
Identifikator:

urn:nbn:de:hebis:30:4-94705

Beiträge zur Kenntnis der deutschen Salicornien

von

DIETRICH KÖNIG, Kiel

Inhalt

	Seite
Einleitung	
Vorbemerkungen	6
Herkunft der Pflanzen	6
Allgemeiner Ablauf der Entwicklung von der Keimung bis zum Absterben im Herbst	9
Vergleichende Betrachtung der deutschen Salicornien	11
Morphologie	
Organe	
Habitus	11
Wurzel	17
Farbe	20
Scheinähren	21
Samen	22
Perigon nach der Reife	23
Gewebe	
Flächenbeziehung zwischen Gesamtquerschnitt und Zentralzylinder	25
Spaltöffnungen nebst Cuticula-Zellen und Pollenkörner ...	27
Chromosomenverhältnisse	27
Biologie	
Keimzeit	28
Zeit des Scheinährn-Sprossens	28
Blütezeit	29
Reifezeit	29
Samenausbreitung	29
Salicornia als Nahrung für andere Organismen	30
Physiologie	
Osmotische Untersuchungen	31
Versuche in der Gezeitenanlage in Büsum	35
Standortfaktoren	35
Stagnierendes Wasser	36
Wasserbewegung, Überflutungsdauer, Bodenart (Korngröße),	
Licht	37
Temperatur	37
Salzgehalt des Standorts	37
Fliegender Sand	38
Modifikative Abänderungen der einzelnen Sippen	39
Standorte und Verbreitung der einzelnen Sippen	41
Systematik	45
Zusammenfassung der Ergebnisse	53
Schriften	53

Für die Gewährung eines Druckkosten-Zuschusses danken wir dem Landesamt für Wasserwirtschaft in Kiel. Der Herausgeber

Einleitung

Vorbemerkungen

Der Queller (*Salicornia*) hat an der deutschen Nordseeküste eine besondere Bedeutung als Pionierpflanze, als diejenige unter den einheimischen Landpflanzen, welche am weitesten in das Watt hinunter zu gehen vermag und das erste Stadium der Landbildung bezeichnet. Als solche ist er seit Jahrhunderten der Küstenbevölkerung ein Anzeiger gewesen, und in neuerer und neuester Zeit haben auch wissenschaftliche Untersuchungen sich auf diese Erscheinung gerichtet (WARMING 1906, WOHLBERG 1931, 1933, 1938 u. a.).

Salicornia hat aber nicht nur das Interesse der bei der Landgewinnung beteiligten Wissenschaftler und Techniker erweckt, sondern auch das der rein wissenschaftlich arbeitenden Ökologen und Systematiker. Sie lockt einerseits infolge ihrer ganz eigenartigen Standort-Ansprüche zur Untersuchung der Beziehungen zwischen Pflanze und Halophytenstandort; sie ist andererseits eine Pflanzengruppe, welche in einer ganzen Anzahl von Ausprägungen auftritt und daher die Systematiker zur Unterscheidung von systematischen Kleinheiten veranlaßte. Gerade die taxonomischen Fragen sind aber mit den früher gebrauchten Methoden nicht befriedigend gelöst worden. Es ist daher — auch im Hinblick auf die wissenschaftliche (z. B. Pflanzensoziologie) und technische (s. o.) Anwendung — wichtig, diese Fragen erneut zu behandeln und möglichst die erblich geprägten Gruppen herauszustellen. Es sei gleich hier gesagt, daß das nur soweit geschehen konnte, wie es ohne Vererbungsversuche möglich ist. Die vorliegende Arbeit ist deshalb auch als „Beiträge ...“ bezeichnet worden.

Die hier dargestellten Untersuchungen wurden zu einem großen Teil während der Zeit meiner Zugehörigkeit zum Marschenbauamt Husum — Forschungsstelle Westküste — durchgeführt. *Salicornia* als botanisches Arbeitsobjekt wurde mir damals von Dr. WOHLBERG übertragen, der nach orientierenden Vorarbeiten hinsichtlich der Formenfrage sich selbst mit dem praktischen Einsatz des Quellers bei den Landgewinnungsarbeiten befaßte (WOHLBERG 1934, 1936, 1938, 1939 a, b, 1940). Er gab mir aus dieser eigenen Arbeit heraus seinerzeit erste Hinweise zur Problemlage; ihm ist ferner die Errichtung des Gezeitenbeckens in Büsum zu verdanken (WOHLBERG 1938), welches auch für die vorliegenden *Salicornia*-Untersuchungen benutzt wurde (s. S. 35).

Die folgenden Darstellungen betreffen nicht die von WOHLBERG (a. a. O.) eingehend bearbeitete und ausführlich dargestellte angewandt-wissenschaftliche Seite von *Salicornia*. Sie betreffen auch nicht die physiologische Seite im allgemeinen Rahmen des Halophytenproblems. Sie gehen vielmehr nach der rein botanisch-systematischen Seite hin, unter Einschluß von Erörterungen über die Nomenklaturfrage. Aus Raumgründen muß noch manches weggelassen oder gedrängter gebracht werden, was ausführlicher hätte besprochen werden können.

Herkunft der Pflanzen

Es wurde angestrebt, die Morphologie und Nomenklatur der deutschen *Salicornien* durch Beobachtung der Pflanzen von und an deutschen Standorten sowie durch deren Vergleich mit außerdeutschen *Salicornien* in möglichst weitem Umfange zu klären.

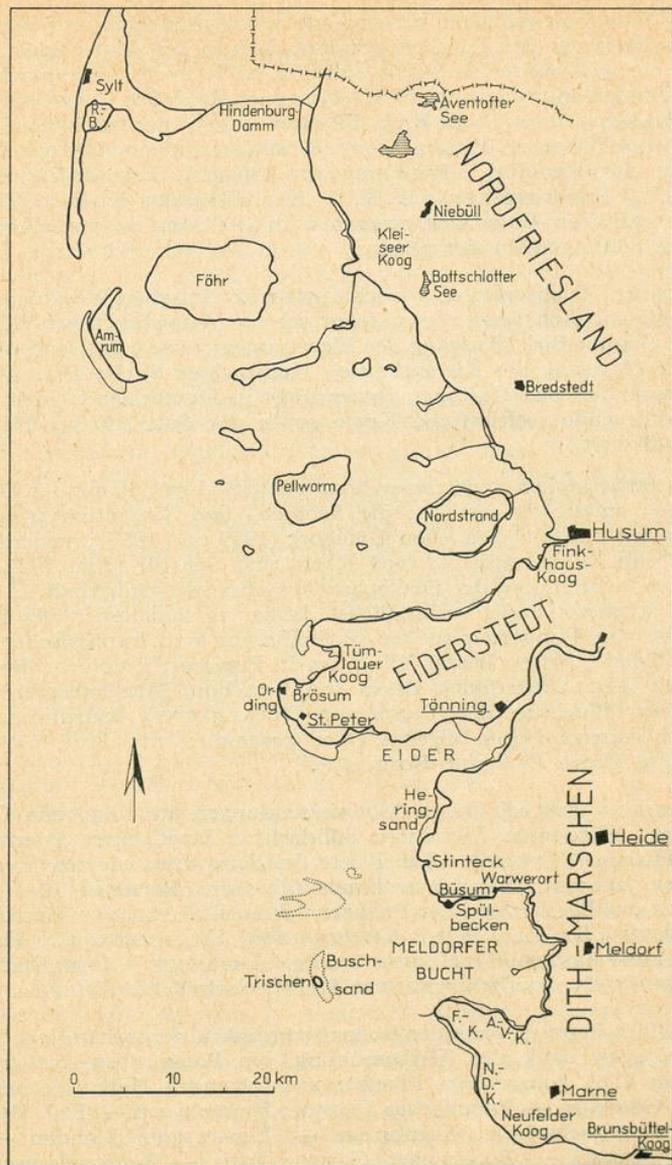


Abb. 1. Westküste Schleswig-Holsteins.

Das reichhaltigste Queller-Material — nicht nur mengenmäßig, sondern auch nach der Zahl der systematischen Gruppen — stand an der Westküste Schleswig-Holsteins zur Verfügung. Diese Pflanzengattung kann dort überall, vom Neufelder Koog an der Elbemündung bis zur dänischen Grenze, studiert

werden. *Salicornia* wächst nicht nur auf den Vorländern, den Watten und Flugsandplaten vor den Deichen, sondern auch in den Marschen hinter den Deichen, beispielsweise besonders auffällig, z. T. auch formenreich an folgenden Binnenlandstellen (s. Abb. 1): Aventoftter See (jetzt entwässert), Rantumbecken (Abb. 1, „R.B.“), Kleiseer Koog, Bottschlotter See (jetzt noch?), Insel Pellworm, Finkhauskoog, Westküste Eiderstedts vom Tümlauer Koog bis St. Peter-Süd, Umgebung von Büsum, Auguste-Viktoria-Koog („A.V.K.“), Friedrichskoog („F.K.“), Neudieksander Koog („N.D.K.“). Auch an manchen Entwässerungsgräben in der Marsch, vor allem in der Nähe der Siele, gedeiht der Queller.

Außer den Wuchsorten an der schleswig-holsteinischen Westküste wurden so viel wie möglich auch die anderen schleswig-holsteinischen Wuchsorte besucht: Gelting-Birk (Ausgang der Flensburger Förde), Bottsand und Barsbeker See (Ausgang der Kieler Förde), Hohwachter Bucht, Insel Fehmarn, Brennermoor bei Bad Oldesloe; ferner sonst in Deutschland: Juist und die gegenüberliegende ostfriesische Küste sowie der Salzfleck bei Hecklingen (Sachsen-Anhalt).

An außerdeutschen Vorkommen konnten zum Vergleich mit den deutschen *Salicornien* aufgesucht werden: die Schären- und Verlandungsgebiete der schwedischen Küste w und s von Göteborg (1939 und 1957); niederländische Standorte im Mündungsgebiet von Rhein und Schelde (Juni 1952), ferner dank einer Reisebeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft, für welche ich auch an dieser Stelle verbindlichst danke, im September/Oktober 1957 eine Reihe von Fundorten an der südenglischen und französischen Küste: Thorney Island, Pilsey Island, Chidham in England; Etaples (s Boulogne), Le Croisic (Loire-Mündung), Bucht von Arcachon, Mittelmeergebiet s von Montpellier (Wuchsort der Typen von DUVAL-JOUVE), Kanalküste an der bretonisch-normannischen Grenze (hier zusammen mit Prof. CORILLION-Angers und Herrn PARRIAUD-Bordeaux).

Weiterhin wurde ich durch Materialsendungen aus folgenden Gebieten unterstützt: Hiddensee, Memmert, Sülldorf bei Magdeburg, Artern, Nordhausen, Holland, Neusiedler See, Küste des Schwarzen Meeres (Eupatoria). Ich danke zusammenfassend nochmals folgenden Personen für ihre Bemühungen um Beschaffung der Pflanzen: Frau Dr. AXT, den Herren Oberlehrer BECKER, Dr. h. c. WILLI CHRISTIANSEN, Dr. FEEKES, Dr. HARMSSEN, Prof. Dr. HOFFMANN †, Dr. HOLDHEIDE, Prof. Dr. LEICK †, Prof. Dr. MEUSEL, Maler SCHRÖTER, Apotheker SONDER †, Mittelschullehrer WEIN.

Schließlich konnten dank der Liebenswürdigkeit der zuständigen Herbarverwalter, auch dank der Mitbemühung des Botanischen Institutes der Universität Kiel, konservierte Pflanzen aus folgenden Herbarien angesehen werden: Göteborg — Botanisches Institut; Kopenhagen — Kgl. Veterinär- und Landbauhochschule; Cambridge — Universität; London — Kew Gardens; Brüssel — Botanischer Garten; Paris — Nationalmuseum für Naturgeschichte; Hannover — Institut für Botanik der Technischen Hochschule; Göttingen — Systematisch-Geobotanisches Institut.

Somit sind zwar nicht alle deutschen Standorte erfaßt, und es ist nicht das gesamte für Mitteleuropa in Frage kommende Herbarmaterial benutzt worden, aber immerhin dürften alle wesentlichen Ausprägungen der deutschen *Salicornien* bekannt (wenn auch nicht in allem restlos deutbar) geworden sein.

Allgemeiner Ablauf der Entwicklung von der Keimung bis zum Absterben im Herbst

Im Frühjahr, etwa im April, keimen die Samen, die im vorhergehenden Herbst ausgefallen und vielfach von Wasser und Wind verschleppt worden sind und den Winter über, flach ins Sediment eingebettet oder mit ihren Haaren an Algen oder organische Reste geheftet, gelegen haben oder aber in der Mutterpflanze geblieben sind (WOHLENBERG 1938). Zwei dickfleischige Keimblätter erscheinen zuerst (vgl. WINKLER 1887, WARMING 1906). Zwischen ihnen beginnt bald der Haupttrieb sich segmentweise aufzubauen. Die runden Internodien sind zuerst so hoch wie dick, strecken sich aber bald in die Länge. Sobald sie die Ernährung der Pflanze übernommen haben, vergilben die Keimblätter und sterben ab; sie sind später nur noch als zwei eingetrocknete, schuppenartige Gebilde vorhanden oder verschwinden völlig. Im Juni haben die Pflanzen mehrere Internodien entwickelt, und es beginnen, bei den untersten zuerst, paarweise alternierend die Seitentriebe zu sprossen. Diese haben ganz dasselbe Aussehen wie der Haupttrieb. Normal gestaltete Blätter sind nicht vorhanden, sondern Blätter sind, wie DUVAL-JOUVE (1868) zuerst festgestellt hat, und wie sich vor allem in HALKETS Untersuchung (1928) an einer abnormen Pflanze mit Rückschlagserscheinung bestätigt hat, nur in abgewandelter Form erhalten als grünes, assimilierendes Stammgewebe, welches nach oben von einem ringförmigen, häutigen, durchscheinend hellgrünen Saum begrenzt ist. Jedes Internodium endet oben etwa schüsselförmig; der Querschnitt ist nicht kreisrund, sondern etwas abgeplattet.

Wie aus dem schüsselförmigen oberen Ende eines jeden Internodiums jeweils das nächsthöhere und die seitlichen vegetativen Sprosse herauswachsen, so auch im Hochsommer als letzte Verzweigungsstufe die blütentragenden Sprosse. Die Blütenstände sind ebenfalls so absonderlich, daß sie schwer in die vorhandenen Bezeichnungsschemen einzureihen und infolgedessen verschieden beschrieben worden sind. Wir wollen sie wie HEGI (1912) „Scheinähren“ — oder kurz „Ähren“ — nennen.

Die Blüten stehen je Segment in zwei dreieckigen Dreiergruppen an der Segmentbasis, ebenfalls wechselständig. Bei jeder Blüte bildet das Perigon eine Art Deckel auf einer Höhlung, in welcher sich eine Samenanlage entwickelt. Die Blüten sind meist protandrisch, es können aber an einer Blüte auch männliche und weibliche gleichzeitig vorhanden sein. Für den Durchtritt der Staubgefäße und der Narben ist nur eine kleine, schlitzartige Öffnung in der Perigonmitte vorhanden. Inwieweit Selbstbestäubung möglich, oder auf welche Weise der Pollen zur Befruchtung der büscheligen weiblichen Anlage sonst übertragen wird, ist wohl noch nicht ausnahmslos festgestellt. In der Literatur wird von manchen nur von „spontaner Selbstbestäubung“ gesprochen; andere Autoren halten Fremdbestäubung (Wind, Wasser, *Hydrobia*-Schnecken u. ä.) wenigstens z. T. für möglich. Ich selbst sah wiederholt — nicht nur an Topfkulturen im Zimmer, sondern auch im Freien — bei gleichzeitig vorhandenen Antheren und Narben, wie Pollen aus den Pollensäcken auf die unmittelbar danebenstehenden Narben und weiterhin auf die benachbarte Sproßoberfläche ausgestreut waren. Das dürfte jedenfalls als oft gegebene Möglichkeit der Selbstbestäubung anzusehen sein.

Nach der Befruchtung ist das Wachstum der Pflanze in ihrer Gesamtform zu Ende. Schon in den vorhergehenden Wochen sind die untersten Segmente vertrocknet; das Fleischige daran ist völlig verschwunden. Diese Erscheinung zeigt sich nunmehr allmählich auch an den höheren Internodien.

Sie wird eingeleitet durch ein Vergilben, welches bei den rotanlaufenden Pflanzen trockener Standorte allerdings nicht so auffällig ist, weil der rote Farbstoff sich noch länger erhält. In dem Maße wie die Samen reifen, vertrocknen und verhärten auch die blütentragenden Sprosse und die Perigone. Der Samen bleibt nach der Reife entweder in den Scheinähren, oder die Pflanze läßt ihn nach Öffnen des Perigon-Deckels ausfallen. Er hat die Form eines abgeplatteten Ellipsoids und ist kampylotrop. Auf der Oberfläche ist er mit hakig gekrümmten Haaren versehen, welche der Samenschale anliegen, solange er in der Mutterpflanze eingebettet ist, nach dem Ausfallen aber sich aufrichten und dann mehr oder weniger senkrecht abstehen.

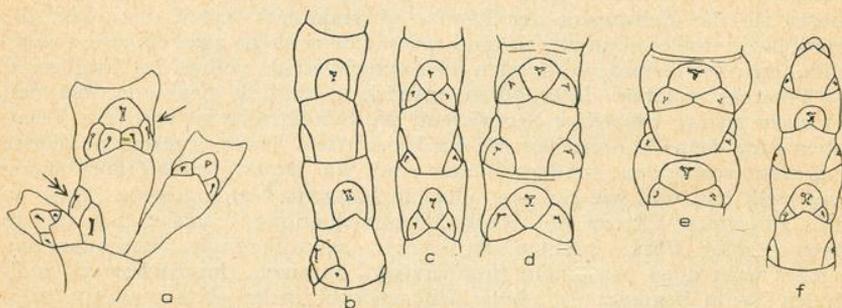


Abb. 2. Variation und Aberration an der Scheinähre.

a = *S. stricta* ssp. *procumbens*, 5 Blüten in einer Gruppe (Pfeil) und Blütengruppe am eigentlich blütenlosen Grundsegment (Doppelpfeil). b = *S. stricta typica*, mehrere Segmente mit je 1 Blüte (statt 3) in der Gruppe; unten normale Zahl an der gleichen Ähre. c = *S. stricta typica*, schlanke Scheinähre. d = *S. stricta typica*, stark sukkulente Ähre, ähnlich der knotigen Modifikation von *S. brachystachya typica* (= e). f = *S. brachystachya typica*, mehrere Segmente mit je 1 Blüte (statt 3) in der Gruppe.

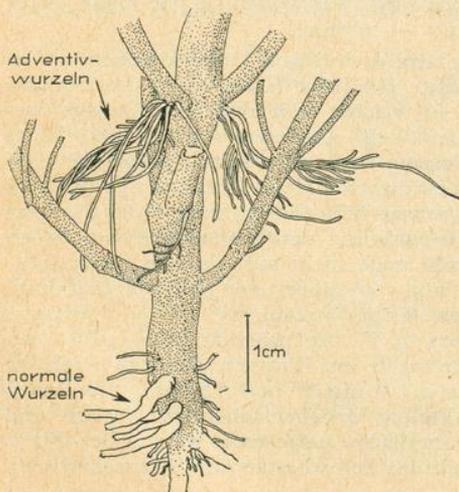


Abb. 3. *S. brachystachya typica*, St. Peter, 22. 8. 58. Bildung von Adventivwurzeln am 2. und bes. am 3. Sproßstockwerk einer erwachsenen Pflanze infolge von deren Einbettung am natürlichen Standort in Sand bis über das 3. Stockwerk. Die zusätzliche Wurzelbildung ist noch jung (s. das Vorhandensein intakter Wurzelspitzen).

Die dürrn abgestorbenen Pflanzen bleiben an ihrem Ort stehen, bis Regen, Wind und Überflutung sie allmählich zermürben und zerbrechen. Noch im nächsten Frühjahr sind sie vielfach recht wohl erhalten.

Das Wurzelsystem besteht aus einer Hauptwurzel mit vielen Seitenwurzeln, die fast ebenso kräftig entwickelt sind wie diese. Es erstreckt sich ungefähr ebenso sehr in die Breite wie in die Tiefe.

Salicornia neigt — vielleicht weil sie in ihren Organen überhaupt mancherlei Umbildungen erfahren hat — zu Aberrationen. So beobachtete ich (Abb. 2): doppelte Ährenpaare an den Endsegmenten bei allen systematischen Unterheiten; Seitensprosse an den Scheinähren; mehr als drei Blüten in einer Gruppe; Blüten am Grundsegment der Scheinähren; Reduktion der Blütenzahl je Gruppe von 3 auf 2 oder 1 mit allen Stufen der Verkümmern der Seitenblüten; völlige Einschmelzung von Blüten an den Scheinähren; sehr selten Ausbildung zusätzlicher Wurzeln an höheren Segmenten infolge von Einbettung der nahezu erwachsenen Pflanze ins Sediment (Abb. 3; was nichts mit „*Sal. radicans*“ zu tun hat).

Vergleichende Betrachtung der deutschen *Salicornien*

Für Deutschland werden zwei Arten und darin je mehrere niedrigere Sippen unterschieden. Die Nomenklatur und die systematische Einstufung, welche im folgenden gebraucht werden, werden später (S. 45) begründet. Die Reihenfolge in der Besprechung ist meist so, daß zuerst die kurzjährige Art, *Salicornia brachystachya* G.F.W. Meyer, behandelt wird. Ich halte sie entwicklungsgeschichtlich für die ursprünglichere Art (KÖNIG 1939). Sie ist wie die anderen Chenopodiaceen Landpflanze geblieben. Ob sie in Küstennähe entstanden ist, wo es auf alle Fälle Salzstandorte gibt, ist denkbar. Ökologisch sind die *brachystachya*-Standorte — ob nahe der Küste oder tief im Binnenlande — gleich; insofern ist die Frage der genauen Lokalisierung der Entstehungsgebiete ebenso unwichtig wie wahrscheinlich unlösbar. — Nach *S. brachystachya* wird die langjährige Art, *Salicornia stricta* G.F.W. Meyer, besprochen. Ich halte sie für eine von der vorigen abstammende Art. — Die einzelnen Gruppen werden zunächst in ihre Merkmale zergliedert, so daß diese wie in einem Spektrum nebeneinander zu sehen sind und die so gewonnenen Spektren der einzelnen Sippen miteinander verglichen werden können.

Folgende Sippen werden unterschieden:

- 1) *Salicornia brachystachya* G.F.W. Meyer 1824, kurzjährige Gruppe
 - a) *Sal. brachystachya* Meyer *typica*, Kurzjährig-buschiger Queller
 - b) *Sal. brachystachya* Meyer f. *prostrata* (Pallas 1803), Kurzjährig-gespreizter Queller
 - c) *Sal. brachystachya* Meyer ssp. *gracilis* G.F.W. Meyer 1824, Zierlicher Queller
- 2) *Salicornia stricta* G.F.W. Meyer 1824, langjährige Gruppe
 - a) *Sal. stricta* Meyer *typica*, Wattqueller
 - b) *Sal. stricta* Meyer ssp. *procumbens* (J. E. Smith 1813) G.F.W. Meyer 1824, Flugsandqueller
 - c) *Sal. stricta* Meyer ssp. *nidiformis* subsp. nov., Langjährig-gespreizter Queller

Für die deutschen, dem landläufigen Gebrauch dienenden Namen werden teils habituelle, teils ökologische Merkmale als geeignet erachtet.

Morphologie

Organe

Habitus (Abb. 4—9)

Der Gesamthabitus der ausgewachsenen Pflanze ist bei den einzelnen Formen je nach den Standortverhältnissen erheblich verschieden (vgl.

Abb. 16—18). Aber auch die einzelnen Formen wiederum sind deutlich voneinander unterschieden. Es erfordert ein umfangreiches Material, um sich in der Variationsbreite auszukennen und den richtigen „Blick“ für die — z. T. kaum beschreibbaren — Eigentümlichkeiten der einzelnen Formen zu bekommen. Hier soll zunächst versucht werden, den Typus der einzelnen Formen herauszuschälen. Am ehesten ist dieser vielleicht zu vermitteln an Hand der Zeichnungen, unter Beifügung impressionistisch hinweisender Erklärungen. Es sind als Vorbilder zu diesem Zweck Exemplare gewählt worden, welche etwa der Durchschnittsgestalt der betreffenden Form entsprechen. Extrem große Exemplare wären zu unübersichtlich gewesen, Kümmerformen sind nicht genügend ausgebildet, um alles zu zeigen.

Der Kurzjährig-buschige Queller, *Salicornia brachystachya typica* (Abb. 4)

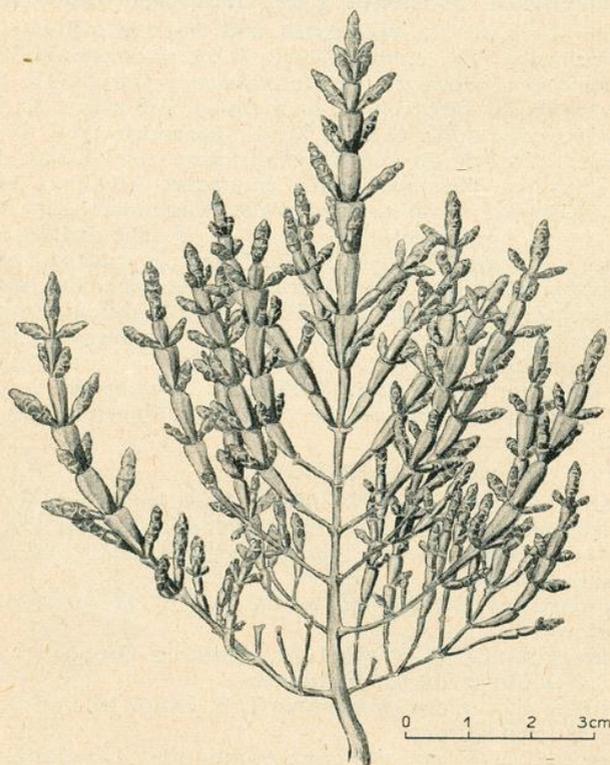


Abb. 4. *S. brachystachya typica*, Habitus. Mittelgroßes Exemplar nach dem Blüten. 1. 9. 39.

Hauptmerkmale: \pm breit ausladender Wuchs, reiche Verzweigung.

Einzelheiten: Seitensprosse in ziemlich stumpfem Winkel abstehend, daher normal buschig-rundliche Gestalt. Höhe etwa 20 cm. Hauptsproß aus etwa 12 bis 15 Segmenten. Reiche Verzweigung. Die untersten Seitensprosse mit etwa 10 Segmenten; aus deren ersten Segmenten wachsen wiederum Seitensprosse mit etwa 6 Segmenten, daran die Scheinähren. Die

Seitentriebe am Hauptsproß nach oben zu an Länge abnehmend, bis etwa ab 10. Segment die Scheinähren direkt am Hauptsproß entspringen. Doppelpaare von Scheinähren normalerweise nicht vorhanden.

Eine oft zu beobachtende Erscheinungsform mit besonders sukkulenten, fast kugelig aufgeblasenen Ährensegmenten (Abb. 2e) halte ich für eine durch die Eigenschaften des Kleinststandortes bedingte Modifikation. Sie ist systematisch nicht abzusondern.

Der Kurzährig-gespreizte Queller, *Salicornia brachystachya* f. *prostrata* (Abb. 5)

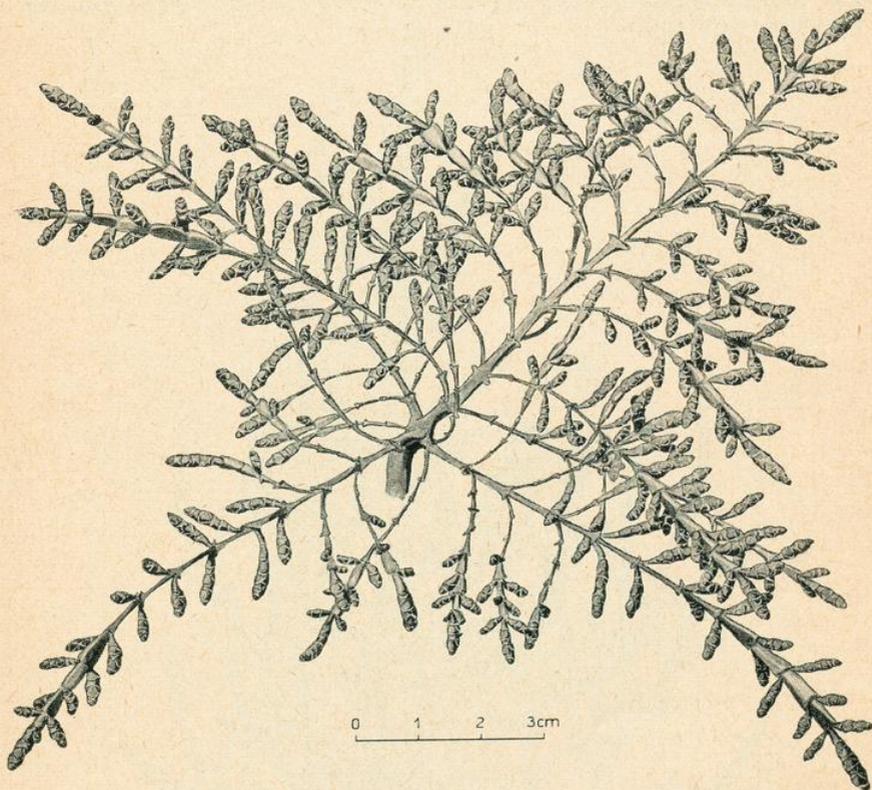


Abb. 5. *S. brachystachya* f. *prostrata*, Habitus. Mittelgroßes Exemplar nach dem Blühen. 6. 9. 39.

Hauptmerkmale: Haupt- und Nebensprosse bald nach Bildung der ersten Segmente gespreizt dem Boden anliegend weiterwachsend (nicht durch Wind- oder Wasserdruck oder Vertritt bedingt).

Einzelheiten: Bei der niedergedrückten Wuchsform müssen sich diejenigen Seitensprosse, deren Wuchsebene infolge der alternierenden Stellung eigentlich senkrecht zum Boden stehen würde, an ihrer Basis entsprechend krümmen und unter dem Hauptsproß hervorwachsen, um ebenfalls in die waagerechte Lage zu kommen. Im Grundriß hat die Pflanze schließlich die Form eines Dreiecks oder eines unregelmäßigen Vierecks. Haupt- und

Nebenzweige sind vielfach noch segmentreicher als bei der buschigen Form. Erst bei den „obersten“ der etwa 15 Internodien des Hauptsprosses entspringen aus demselben gleich die Scheinähren. Ähren von der gleichen Gestalt wie bei *brachystachya typica*. Sie wachsen mehr oder weniger aufrecht — ähnlich wie bei der langährig-liegenden Sippe. Es kommen zwischen dieser gespreizten und der buschigen auf nackten Vorlandstandorten, wo beide oft in typischer Ausprägung unmittelbar nebeneinander wachsen, auch alle Übergänge vor. Ich kann diese Ausprägung daher nur als „forma“ ansehen, wenn sie überhaupt zu bezeichnen sein soll.

Der Kurzährig-zierliche Queller, *Salicornia brachystachya* ssp. *gracilis* (Abb. 6)

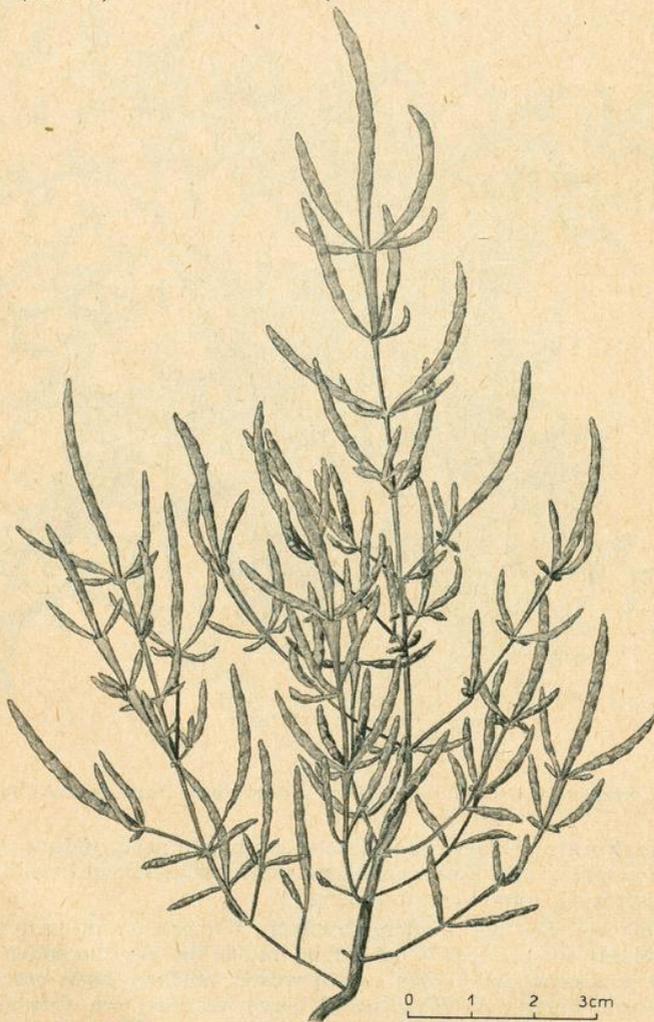


Abb. 6. *S. brachystachya* ssp. *gracilis*, Habitus. Mittelgroßes Exemplar kurz vor der Reife. 9. 9. 39.

Hauptmerkmale: Habitus ähnlich buschig wie *brachystachya typica*, aber zierliche, schlanke Scheinähren.

Einzelheiten: Schon vor der Ährenentwicklung hellgrüne Farbe. Stengelglieder schlank. Auch Ähren hellgrün und sehr schlank, aber ziemlich lang, in ziemlich großem Winkel ($\sim 60^\circ$) von den Sprossen abstehend, Ährensegmente kaum verdickt. Meist — auch an den tieferen Segmenten — doppelte Ährenpaare. Holziges Aussehen infolge Frühreife schon im August/September.

Der Wattqueller, *Salicornia stricta typica* (Abb. 7)

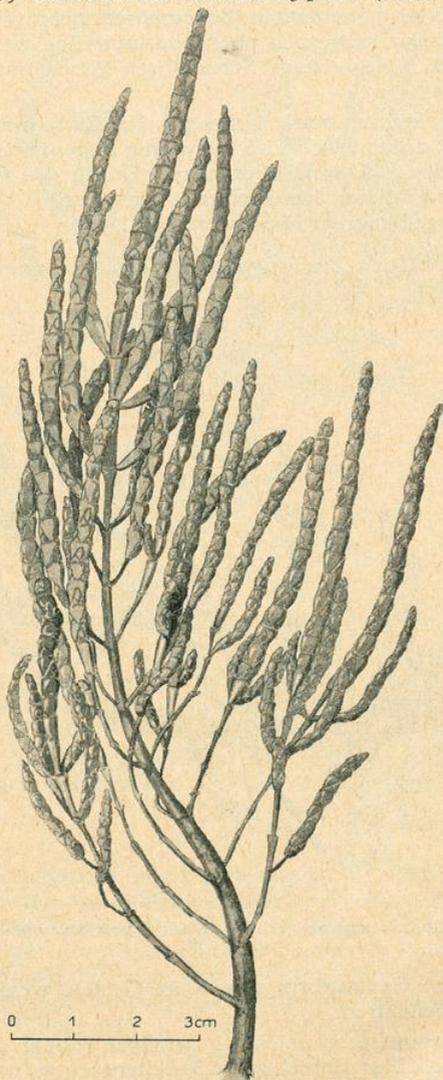


Abb. 7. *S. stricta typica*, Habitus. Mittelgroßes Exemplar nach dem Blühen. 7. 9. 39.

Hauptmerkmale: Schlanker, aufrechter Wuchs, geringe Entwicklung von Seitentrieben.

Einzelheiten: Alle Sprosse \pm parallel zueinander in die Höhe gehend, daher Normalgestalt mehr hoch als breit (pyramidenpappelähnlich). Höhe von Wattpflanzen bis 30 cm. Selten Seitensprosse 2. Ordnung, sondern gewöhnlich aus den Seitensprossen 1. Ordnung je Segment gleich ein Paar Scheinähren, dazu eine endständige Scheinähre. Doppelpaare von Scheinähren bei üppiger Entwicklung vorhanden.

Hauptspieß aus etwa 10 bis 12 Segmenten. Die 2 bis 3 untersten, längsten Seitensprosse aus 5 bis 6 Segmenten (Scheinähren nicht mitgezählt). Segmentzahl bei den Seitensprossen nach oben kontinuierlich weniger werdend, bei den obersten etwa 5 Segmenten Scheinähren gleich aus dem Hauptspieß herauswachsend.

Länge der Scheinähren stark variierend. Im Extrem ausgesprochen langjährig (bis 15 cm); dabei gewöhnlich nur wenig Seitenzweige, an den obersten Segmenten auch einige Doppelährenpaare. Durch das Gewicht sinken die äußeren Ähren bei dieser langjährigen Ausprägung \pm herunter, und es entsteht ein breit-gefächerter Habitus (Abb. 18b).

Der Flugsandqueller, *Salicornia stricta* ssp. *procumbens* (Abb. 8)

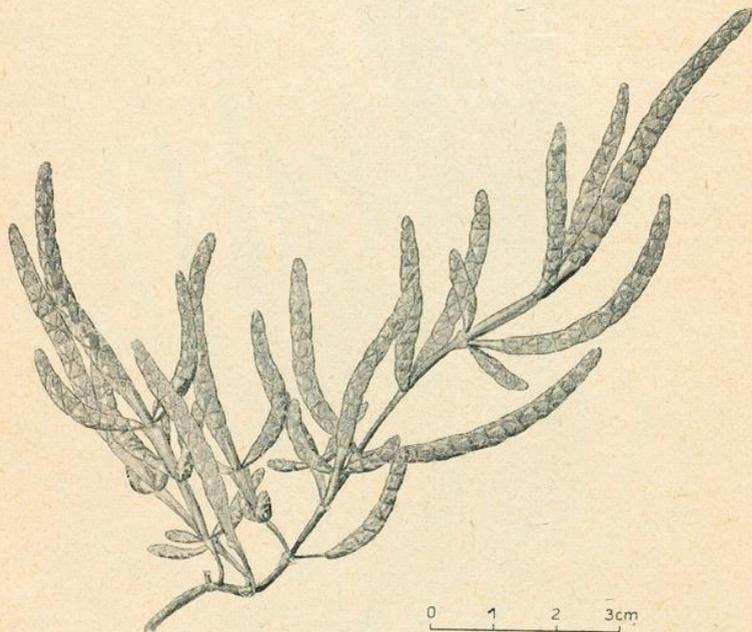


Abb. 8. *S. stricta* ssp. *procumbens*, Habitus. Durchschnittsexemplar nach dem Blühen. 8. 9. 39.

Hauptmerkmale: Gesamtform ohne klare Gestalt, wenig verzweigt, dicke walzenförmige Scheinähren.

Einzelheiten: Hauptspieß meist \pm weniger schräg gestellt (oft durch Wasser und Wind). Nur unten 2 bis 3 Seitensprosse mit je 2 bis 3 Segmenten; im übrigen nur Scheinähren an Haupt- und Nebensprossen wach-

send. Die ausgesprochen dicken Scheinähren in der Länge variierend (lang-
ährige Pflanzen mit 12 bis 15 Scheinährensegmenten neben solchen mit
7 bis 8 Segmenten). Oberste Segmente oft mit Doppelpaaren von Schein-
ähren.

Der Langährig-gespreizte Queller, *Salicornia stricta* ssp. *nidi-
formis* (Abb. 9)

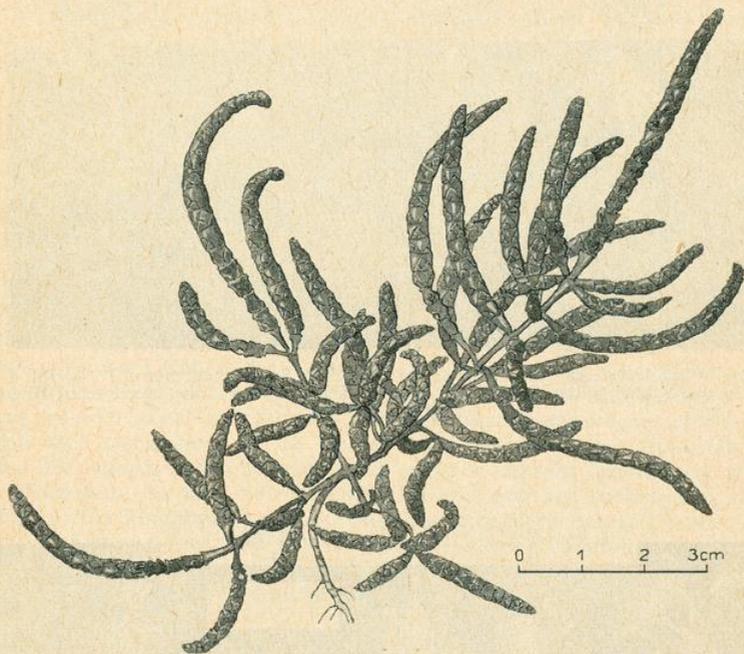


Abb. 9. *S. stricta* ssp. *nidiformis*, Habitus. Nicht sehr großes Exemplar bei beginnender Reife.
15. 9. 58.

Hauptmerkmale: Hauptsproß und alle Seitensprosse dem Boden aktiv
anliegend gewachsen. Erst die Scheinähren gekrümmt aufrecht. Ganze
Pflanze in größeren Exemplaren dadurch nestartig wirkend.

Einzelheiten: Oft etwas sukkulenter als *stricta typica*, im übrigen in den
Einzelheiten dieser ähnlich (siehe dagegen Unterschiede im Lebenszyklus,
S. 28 ff.).

Wurzel (Abb. 10, 11)

Vergleiche der einzelnen Formen in bezug auf die Ausbildung des Wurzel-
systems erfordern, daß vergleichbare Exemplare vorhanden sind. Die Wurzel
ist in ihrer Form und Größe außer von der erblichen Veranlagung weitgehend
von den Umweltfaktoren abhängig, insbesondere von Bodenart und Nieder-
schlägen. Man kann also zwischen den einzelnen Formen sehr große Unter-
schiede finden, ohne daß damit erwiesen wäre, daß es sich wirklich um erb-
bedingte Unterschiede handelt. Für die Untersuchung dieses Organs müssen
Exemplare der verschiedenen Formen gesucht werden, welche unter den
gleichen Bedingungen nebeneinander stehen, und welche vor allem in der
Entwicklung der oberirdischen Teile gleiche Größe aufweisen. Solche findet

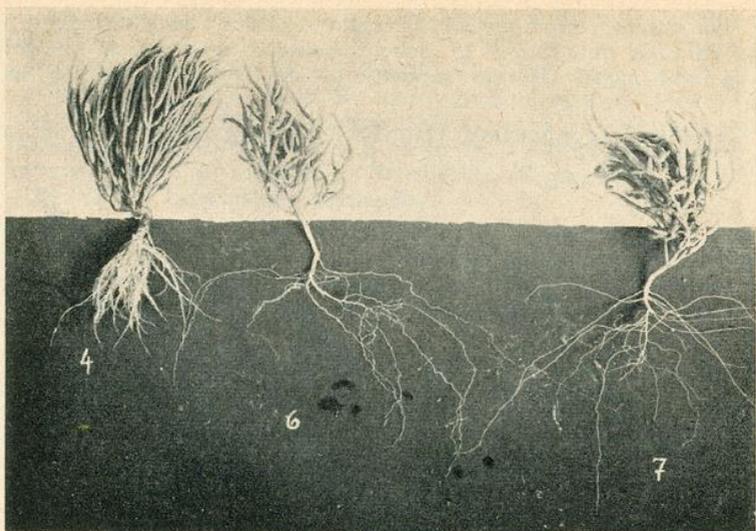


Abb. 10. Wurzelvergleich von Pflanzen auf typischen Standorten. Sept. 37. — Pfl. 4 = *S. stricta typica*, Schlickboden, Spätig Brösum. — Pfl. 6 u. 7 = *ssp. procumbens*, Flugsandplate Trischen.

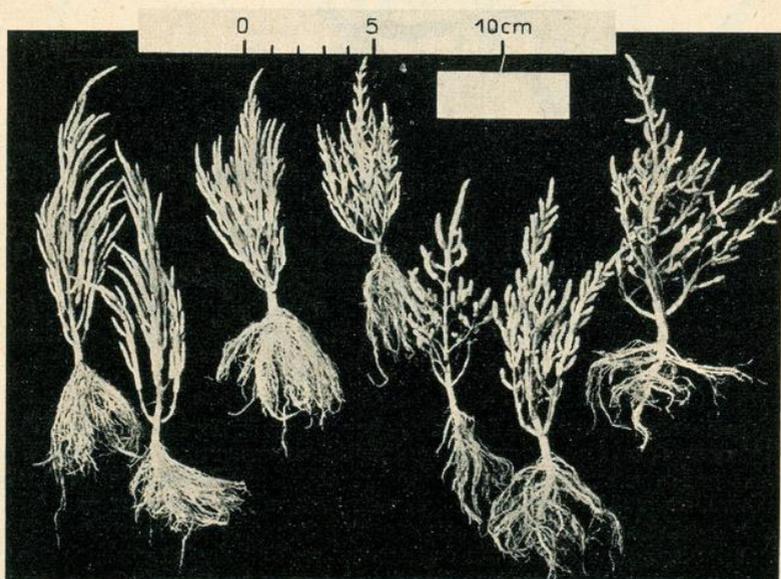


Abb. 11. Vergleich des Wurzelsystems bei Pflanzen verschiedener Sippen auf gleichem Standort: Grenzzone zwischen *Puccinellia maritima*-Vorland und Flugsandplate. St. Peter-Süd, 22. 8. 58; links = 3 *stricta typica*; Mitte erhöht = 1 *brachystachya typica*; rechts = 3 *ssp. procumbens*.

man in genügender Menge. Natürlich ist nicht zu erwarten, daß bei einem so variablen Organsystem feinste konstante Unterschiede in Länge, Volumen oder Gewicht vorhanden sind, so daß auch die ähnlichsten Formen hiernach voneinander unterschieden werden könnten. Das würde wahrscheinlich selbst durch ausgedehnte statistische Erhebungen kaum möglich sein. Aber in großen Zügen lassen sich doch Unterschiede erkennen, welche die auch sonst immer wieder sich aufdrängende Gruppierung unterbauen.

Bei den meisten hier behandelten Gruppen (Abb. 10 u. 11) ist die Wurzel buschförmig, wobei an *S. brachystachya* die Hauptwurzel oft mehr hervortritt als an *S. stricta*, wo die Nebenwurzeln kräftiger ausgebildet sind. Der Hauptraum der aktiven Wurzelspitzen liegt bei freiwachsenden Exemplaren in 10 bis 30 cm Tiefe (also nicht nur „wenige cm tief“, wie in der Literatur gelegentlich angegeben wurde). Anders ist die Wurzelgestalt bei ssp. *procumbens* (Abb. 10). Sie ist dünn, fadenförmig, sehr locker und enorm lang. Im Freien dürfte es unmöglich sein, sie bis in die letzten Endigungen unversehrt aus dem Boden herauszubekommen. Immerhin gelingt das bei vorsichtiger Entfernung des lockeren Sandes doch für den Umkreis von 20 cm einigermaßen gut. Wie sieht nun das Wurzelsystem des Flugsandquellers auf Standorten aus, wo er neben anderen Formen wächst? Eine Stelle, wo dies untersucht werden konnte, ist der Rand des Sandgebietes bei St. Peter (Eiderstedt). Dort stehen ssp. *procumbens*, *stricta typica* und *brachystachya typica* am Rande des Vorlandes zusammen (Abb. 11). Bei ungefähr gleich großen Exemplaren hat *stricta typica* das dichteste und größte Wurzelsystem mit den dicksten Wurzeln. Danach folgt *brachystachya typica*, zum Schluß ssp. *procumbens*, deren Wurzel auch hier lockerer, dünnfädiger ist als die der beiden anderen, wenn auch nicht so extrem dünnfaserig wie auf dem Flugsand. Ähnlich zeigten sich Unterschiede auf schlickigem Boden, wo Wattqueller, kurzährig-buschiger und kurzährig-zierlicher Queller verglichen wurden. *Stricta typica* hat das dichteste System, bedeutend spärlicher ist es bei *brachystachya typica*, noch mehr bei ssp. *gracilis*. Besonders bemerkenswert ist, daß es bei den kurzährigen Formen flacher verläuft als bei der Wattform.

Die Tabelle 1 zeigt die Gewichtsvergleiche der einzelnen Formen untereinander auf verschiedenen Standorten. Man sieht, wie die tatsächlichen Gewichte bei den einzelnen Formen erstens auf dem gleichen Standort, zweitens bei Vergleich verschiedenartiger Standorte verschieden sind, und wie die an gleichen Standorten verglichenen Formen die genannten Abstufungen zeigen. Die meisten Wägungen sind an Pflanzen vom September gemacht worden, also zur Zeit der beginnenden Reife, wo die Stengel schon teilweise vertrocknet sind. Das relativ geringe Gewicht der Pflanzen von St. Peter, 22. August 1937, beruht darauf, daß die Ährenmasse noch nicht voll entwickelt ist. Wie die Wägungen vom September zeigen, ist dann infolge des Gewichts der Ährenmasse das relative Sproßgewicht erheblich größer.

Außerdem geben die Tabellen einige Beispiele des absoluten Gewichts: siehe die besonders üppigen Exemplare von den Ausstichtümpeln (Spätlinge) Brösum.

Die Wurzeln wurden einfach durch möglichst sorgfältiges Ausspülen gewonnen. Bei schlickigem Boden erreicht man auf diese Weise allerdings noch weniger einwandfreies Resultat als bei Sand. Doch läßt sich das Ergebnis durch tagelanges Einweichen kaum verbessern; denn die auf Vorländern einmal ausgetrockneten Bodenschichten bleiben auch bei tagelangem Liegen im Wasser so klumpig, daß die feinen Saugwürzelchen meist durch

die Schwere der einzelnen Erdbrocken abreißen. Solche Watt- und Vorlandböden haben strukturmäßig ein ganz anderes Gefüge als die meisten Böden des festen Landes. Läßt sich somit kein einwandfreies, absolutes Ergebnis erzielen, so erhält man doch ein relativ befriedigendes Bild, da bei allen untersuchten Pflanzen die gleichen Schwierigkeiten entstehen. Zum mindesten kann jedenfalls gesagt werden, daß bei den einzelnen Quellerformen Unterschiede vorhanden sind in der Dichte der dickeren Nebenwurzeln, welche auch im schlickigen Boden nicht abreißen.

Tabelle 1

Brösüm, 3.9.37			St. Peter - Süd, 22.8.37						Trischen, 2.9.37		
	Frischgewicht (g)	Verh. 1:	Frischgewicht (g)	Verh. 1:		Frischgewicht (g)	Verh. 1:	Frischgewicht (g)	Verz. 1:		
	Wurzel:Sproß		Wurzel:Sproß			Wurzel:Sproß		Wurzel:Sproß			
<i>stricta typica</i>	19.1:464.7	24.3	1.8:15.2	8.7	<i>stricta typica</i>	5.3:21.2	4.2	<i>procumb.</i>	0.7:67.8	94.2	
	5.1:172.0	33.7	1.6:13.2	8.5		6.4:16.5	2.6		1.0:57.5	56.4	
	5.1:171.4	33.8	2.7:11.7	4.3		3.3:14.4	4.4		0.8:45.7	60.2	
	3.8:104.3	27.2	1.5:11.4	7.4		6.2:12.6	2.1		1.0:44.1	44.1	
	5.9:100.6	17.9	1.4:11.2	8.0		3.4:12.2	3.6		0.8:43.0	52.2	
4.1: 80.1	13.5	0.8:10.2	12.2	2.8: 7.3	2.6						
<i>brachy-stach.</i>	3.4:200.2	58.4	1.4:10.1	7.8	<i>brachy-stach.</i>	2.1:13.3	6.4	c Anordnung nach abnehmendem Sproßgewicht			
	3.2:197.5	60.9	1.8: 9.7	5.5		3.3:10.2	3.0				
	1.9: 77.0	41.4	1.4: 9.1	6.6		1.8: 8.4	4.6				
			0.7: 8.3	12.0		1.5: 8.0	5.2				
<i>gracilis</i>	7.2:578.7	80.4	0.9: 7.6	8.6	Durchschnitt						
	3.3:334.0	100.3	0.5: 7.4	14.8							
	2.2:226.9	101.7	0.8: 6.7	8.1							
	3.2:213.9	65.8	0.6: 6.1	10.6							
			0.7: 5.7	7.9							
					<i>stricta</i>	1:3.2					
					<i>brachystachya</i>	1:4.8					
					<i>procumbens</i>	1:8.7					

Beispiele absoluter Wurzel- und Sproßgewichte und deren Verhältnisse bei verschiedenen *Salicornia*-Sippen nebeneinander auf verschiedenen Standorten.

- a: Spätling Brösüm, fetter Schlickboden, besonders üppige Exemplare;
 b: *Puccinellia maritima*-Gebiet, nackte Stelle am Rande einer Senke im Vorland; Untergrund Dünsand, oben eine *Vaucheria*-Decke, darunter 2 mm Faulschlamm;
 c: *procumbens* am typischen Standort Flugsandplate.

Farbe

Die Farbe ist eines der am wenigsten verlässlichen Merkmale zur Unterscheidung der *Salicornia*-Einheiten. Trotzdem wird sie in früheren Bearbeitungen häufig als kennzeichnend erwähnt. Hier können nur mehr allgemeine Bemerkungen darüber gemacht werden.

Die Bestände von *S. brachystachya*, wie sie besonders auf den Vorländern häufig sind, sind anfangs saftig-grün, doch werden sie auf trockenen, sandigen Standorten und in der Degenerationsphase bald intensiv grünlichrot oder rein karminrot (letzteres besonders bei der forma *prostrata*). Diese schöne Farbe behalten sie dann bis zur Reife der Samen und der damit einhergehenden Vertrocknung. Auf dem sehr fetten Substrat, wie es sich z. B. auf den Spülfeldern neben dem Husumer Hafen befand, haben die hier außerordentlich üppig entwickelten Büsche aller Formen meist bis zuletzt ihre dunkelgrüne Farbe. (Tritt hoher Salzgehalt hinzu, dann ist zugleich starke Sukkulenz, knotiges Aussehen der Ähren zu beobachten.)

Auffallend in der Färbung ist inmitten der Pflanzenbestände ssp. *gracilis*. Sie ist bis zu ihrer Reife meistens leuchtend hellgrün gefärbt. Steht sie noch dazu mit roten kurzjährigen Exemplaren zusammen, so hebt sie sich augenfällig aus den Beständen hervor. Immerhin wurden auch rötliche Pflanzen vom *gracilis*-Habitus unter den anderen gefunden und hellgrüne Pflanzen vom *typica*-Habitus.

Die Normalfarbe von *Salicornia stricta typica*, wie deren ausgedehnte Bestände im Watt sie zeigen, ist ein Grasgrün, welches auf Sandboden etwas heller, auf Schlickboden etwas dunkler ist (Unterschiede besonders durch

Stickstoffgehalt). Gegen das Ende der Vegetationsperiode zu werden auf Sandwatten die Quellerbestände heller grün oder auch rötlich überhaucht. Auf Schlickwatten bleiben sie dunkler, laufen aber auch öfter etwas rötlich an.

Salicornia stricta ssp. *procumbens* zeigt ein ziemlich helles Grün, das gegen die Reifezeit hin ins Gelbliche übergeht. Ähnlich ist es bei der langjährig-liegenden Sippe, *Salicornia stricta* ssp. *nidiformis*.

Scheinähren (Abb. 12)

Die zuletzt wachsenden, blütentragenden Sprosse sind diejenigen Organe, an denen sich die einzelnen Formen am besten voneinander unterscheiden. Dennoch bedarf es auch da einiger Erfahrungen, um die beträchtliche Variationsbreite zu kennen und eventuelle Überschneidungen in der Ähnlichkeit richtig zu beurteilen. Denn hier wie bei allen anderen Merkmalen geht ein Reichtum an erblichen Formen mit einer starken standortbedingten Abänderung der einzelnen Formen parallel. Zugleich mit der Ähre als Ganzem müssen auch die zur gleichen Zeit erscheinenden Blüten betrachtet werden, da erst beide zusammen kennzeichnend sind.

Alle Scheinähren beginnen mit einem blütenlosen Basalsegment. Dieses ist stets an der Basis dünner als am oberen Ende und länger als breit.

Salicornia brachystachya typica und f. *prostrata* (Abb. 12d) (beide gleichen sich in der Ährengestalt vollkommen)

Normal 7 bis 8 Segmente; meist etwas breiter als hoch, die unteren am dicksten; alle \pm (je nach Sukkulenz-Ursachen) aufgetrieben. Ährenkontur \pm wellig.

Blütengruppe: Von den Mittelblüten meist viel mehr zu sehen als von den beiden Seitenblüten. Oberkante Mittelblüte eine halbkreisförmige, gleichmäßige Rundung. Trennlinie zwischen Mittel- und Seitenblüten stets mindestens einen rechten, meist aber einen stumpfen Winkel bildend. Dadurch erscheint der Oberteil der Mittelblüte meist größer als der Unterteil.

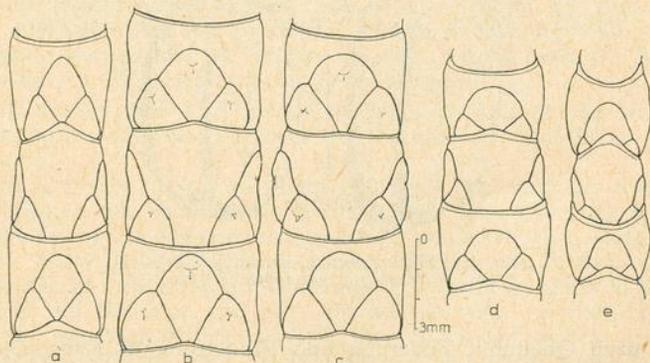


Abb. 12. Scheinähren mit vollentwickelten Blüten von:

a = *S. stricta typica*, b = *S. stricta* ssp. *procumbens*, c = *S. stricta* ssp. *nidiformis*, d = *S. brachystachya typica* und f. *prostrata*, e = *S. brachystachya* ssp. *gracilis*.

Salicornia brachystachya ssp. *gracilis* (Abb. 12e)

ist nach der Scheinähre benannt. Diese ist relativ lang, besteht aus etwa 10 Segmenten. Deren Grundform wie bei *typica*, aber meist etwas höher als breit.

Blütengruppe: Ebenfalls dieselbe Grundform wie *typica*, aber infolge Ährengestalt Blütengruppe schmäler.

Salicornia stricta typica (Abb. 12a)

Ährensegment ungefähr ebenso hoch wie breit, zwischen den Blüten meist nur wenig verdickt. Ährenkontur meist ziemlich glatt. Segmentzahl pro Ähre sehr wechselnd (8 bis 25), entsprechend Ährenlänge schwankend (4 bis 15 cm).

Blütengruppe: Ungefähr ein gleichseitiges Dreieck bildend. Mittelblüte nahezu ein Rhombus; dessen Oberkante \pm abgerundet, Seitenkanten aber gerade. Seitenblüten mindestens halb so groß wie Mittelblüten. Trennungslinien der Blüten mindestens gleich lang wie Oberkante der Mittelblüten und einen \pm spitzen Winkel bildend.

Salicornia stricta ssp. *procumbens* und ssp. *nidiformis* (Abb. 12b bzw. c)

Nach den Ähren nicht immer voneinander zu unterscheiden. Ähren dicker und sukkulenter als *typica*. Segmente ebenso hoch wie breit oder breiter als hoch.

Blütengruppe: Bei der Mittelblüte meist untere Hälfte größer als obere, Trennungslinie also besonders lang.

Samen (Abb. 13)

Die Unterscheidung der beiden Arten auf Grund der Samen ist möglich, die der einzelnen Untersippen aber höchstens beim Vergleich größerer Serien. Es wurden Samenserien von einzelnen Pflanzen der verschiedenen

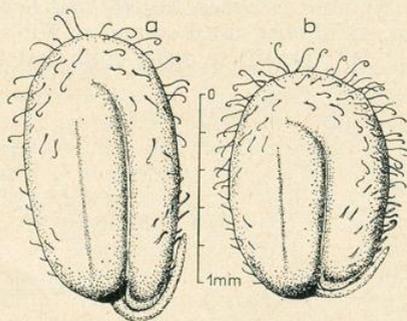


Abb. 13. Samen von *S. stricta typica* (= a) und *S. brachystachya typica* (= b).

Formen nach Quellung, Fixierung und Einbettung in Kanadabalsam mit dem Zeichenapparat unter Zugrundelegung einer „Grundlinie“ (der Trennungslinie zwischen Keimblättern und Wurzel) aufeinander gezeichnet. Dabei ergab sich, daß die Samen einer Pflanze nach Größe und Gestalt ziemlich stark variieren, je nachdem, ob sie aus der Mittelblüte oder den Seitenblüten, vom oberen oder vom unteren Ährenteil stammen. Die Seitenblüten entwickeln gewöhnlich etwas kleinere (aber ebenfalls keimkräftige) Samen. Die Samen-Unterschiede zwischen den beiden Gruppen betreffen Länge der Wurzel, Behaarung und Farbe. Es läßt sich folgendes angeben:

<i>Salicornia brachystachya typica</i> und f. <i>prostrata</i> :	klein, rundlich, braun.
„ „ ssp. <i>gracilis</i> :	schlank und am kleinsten, hellbraun.
„ <i>stricta typica</i> :	am schlanksten und größten, braun.
„ „ ssp. <i>procumbens</i> :	im allgemeinen etwas kleiner und rundlicher, hellbraun.
„ „ ssp. <i>nidiformis</i> :	ebenso wie <i>procumbens</i> , aber braun.

Bei allen kurzjährigen Sippen (Abb. 13b) ist die Wurzel so lang wie die Keimblätter oder — meist — kürzer als sie. Der Samensiel geht also mehr oder weniger waagrecht von seiner Ansatzstelle an der Keimblatthülle ab. — Dies ist wohl das deutlichste Unterscheidungsmerkmal der beiden Gruppen.

Bei allen langjährigen Sippen (Abb. 13a) ist die Wurzel im Samen so lang wie die Keimblätter oder länger als sie. Der Stiel, mit welchem der Samen in der Mutterpflanze befestigt ist, und der an der Keimblatthülle festsetzt, muß also gekrümmt um die Wurzelspitze herumgehen.

Die Behaarung ist bei der langjährigen Gruppe deutlich geringer entwickelt als bei der kurzjährigen. Am dürtigsten ist sie bei ssp. *procumbens* und bei ssp. *nidiformis*, am dichtesten bei *brachystachya typica* und f. *prostrata*. Im Bereich der Wurzelspitze haben alle Samen kürzere und nicht oder wenig gekrümmte Haare. Es ist auffällig, daß die Samen des Wattquellers, wenn man sie in einem Häufchen hat, meist voneinander getrennt bleiben, die der kurzjährigen Gruppe dagegen sich zu Knäueln zusammenheften — eine Auswirkung ihrer dichteren Besetzung mit Hakenhaaren.

Perigon nach der Reife (Abb. 14)

Sehr unterschiedlich sind die Gruppen hinsichtlich des Verhaltens des Perigons nach dem herbstlichen Vertrocknen der Pflanzen.

Bei allen *brachystachya*-Sippen (Abb. 14c, d) bleibt die ganze Ähren-gestalt wohlerhalten; die Ähre verhärtet, schrumpft aber nur sehr wenig ein. Die Perigone werden hier zu kleinen Deckeln, welche nach der Reife bald abfallen und die Einzelsamen jeder Blüte freigeben.

Bei ssp. *gracilis* (Abb. 14d) zieht sich eine feine Rille um die drei Samen-gruben herum, in welche die Ränder der Perigone vor dem Abspringen eingepaßt waren.

Bei *stricta typica* (Abb. 14a) schrumpfen die Segmente der Scheinähren ziemlich formlos ein; am meisten zwischen den beiden Dreiergruppen von Samen, so daß jedes Segment flachgedrückt erscheint. Ein Regelmäß der Gestalt ist weder an den vorher fleischigen Teilen noch an dem sonst hellgrünen hautartigen Saum an der Oberkante des Segments erhalten geblieben. Die Ränder der Perigone sind mit dem Mittelgewebe als ein undeutlicher Wulst fest zusammengetrocknet. Die Samen werden befreit, indem das Perigongewebe verrottet oder trocken zertrümmert wird; sonst bleiben sie ständig in der Mutterpflanze eingeschlossen. Das Perigon läßt sich nicht als Ganzes unversehrt von der vertrockneten Pflanze abheben. Im Querschnitt durch die Scheinähre in Höhe einer Mittelblüte sieht man, daß das fleischige Gewebe bis auf das Skelett aus Zentralbündel und Samen zusammengeschrumpft ist.

Bei ssp. *procumbens* und bei ssp. *nidiformis* (Abb. 14b) bleibt das Gewebe nach dem Vertrocknen etwas formbeständiger. Die Perigone springen an

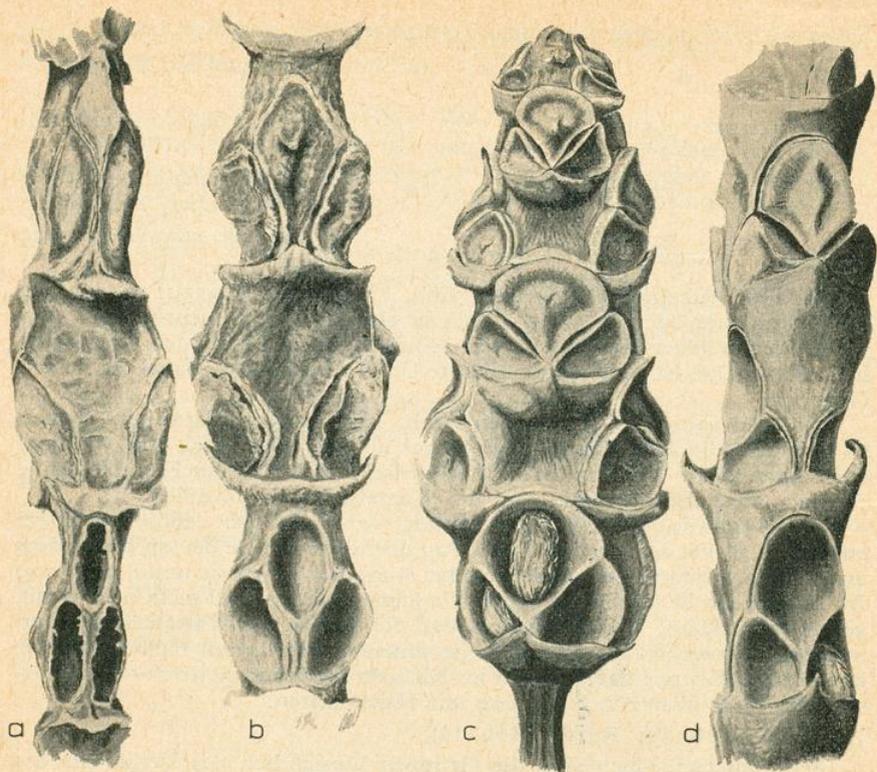


Abb. 14. Scheinähren zur Zeit der Samenreife. a = *S. stricta typica*, Scheinähre vertrocknet mit eingeschlossenen Samen; unten drei Samen herauspräpariert. b = *S. stricta* ssp. *nidiformis*. c = *S. brachystachya typica* und f. *prostrata*, unten das deckelförmige Perigon abgefallen, aus einer der drei Blüten Same herausgefallen. d = *S. brachystachya* ssp. *gracilis*.

ihren Nahtstellen nach dem Eintrocknen etwas auf; bald danach fallen sie überhaupt ab, und die Samen werden frei.

Gewebe

Über die Gewebe soll hier nicht in Einzelheiten gesprochen werden. Darüber liegen die noch heute sehr wertvollen Untersuchungen von DUVAL-JOUVE (1868) sowie von CHERMEZON (1910), DE FRAINE (1913) und HALKET (1928) vor. Es soll nur ein allgemeiner Überblick über die histologischen Verhältnisse gegeben und einige Elemente sollen näher betrachtet werden.

Am Querschnitt durch ein Segment einer voll ausgewachsenen Pflanze sieht man unter der wohlentwickelten Epidermis ein zwei- bis fünfschichtiges Palisadengewebe, der Assimilation dienend. Weiter nach innen folgt ein großzelliges Wassergewebe und schließlich der von einer Endodermis umschlossene Zentralzylinder mit einem Perizykel, einigen unregelmäßig gebauten kollateralen Gefäßbündeln und einem Markgewebe.

An einem Längsschnitt am Übergang zweier Internodien erkennt man, daß an dem spitzen Zipfel das grüne Assimilationsgewebe nicht bis zur Spitze geht, sondern diese von einigen großen Wasserzellen ausgefüllt wird.

Das ist der durchsichtig-häutige Saum, der mit bloßem Auge an allen Segmentgrenzen zu sehen ist.

Im Hinblick auf die Unterscheidung der Gruppen voneinander soll hier noch vermerkt werden, daß die *S. stricta* bedeutend größere Zellen besitzt als die *S. brachystachya*. Hierin zeigt sich wieder die bekannte Parallele zwischen Zellgröße und Chromosomenzahl.

Flächenbeziehung zwischen Gesamtquerschnitt und Zentralzylinder

Bei Querschnitten durch den Sproß fiel auf, daß der Zentralzylinder im Verhältnis zum Gesamtquerschnitt bei den beiden Gruppen sehr verschiedene Größe hat. Es wurde geprüft, ob auch dies als konstantes Merkmal für die einzelnen Untereinheiten oder wenigstens für die Hauptgruppen gelten kann. Zu diesem Zweck wurden Querschnitte jeweils durch die Mitte (mittlere Dicke) des obersten Internodiums von Haupt- und Nebensprossen geführt, des Internodiums also, auf welchem nur die drei (oder manchmal fünf) Endähren aufsitzen. Um den Grund zu der verschiedenartigen Ausbildung des Zentralzylinders zu verstehen, ist es notwendig, sich im Querschnittsbild durch denselben den Anteil der einzelnen Gewebearten zu vergegenwärtigen. Die Gefäßbündel sind nur gering entwickelt; kleine Phloem-Elemente sind außen angelegt an Xylem-Teile, die nur aus wenigen Gefäßen bestehen. Insgesamt sind nur etwa 8 bis 12 Gefäßbündel im Stamm vorhanden. Das Innere des Zentralzylinders wird ausgefüllt durch großzelliges Schwammparenchym; oft befindet sich im Zentrum ein Hohlraum. Nach außen wird der Zentralzylinder abgeschlossen durch einen Bastring von 5 bis 20 Zellschichten. Dessen Zellen sind bis in den Juli hinein (im Querschnitt) klein und dünnwandig. Man kann um diese Zeit den Stengel noch leicht zerreißen. Mit der Entwicklung der Ähren aber entwickeln sie sich zu einem soliden Stützgewebe, welches der Pflanze genügend Festigkeit gibt, auch bei Wind und Wellen Stengel und Ähren aufrecht zu halten.

Vergleicht man *stricta typica* mit einer *brachystachya*-Sippe, so findet man im Querschnittsbild des Zentralzylinders keine nennenswerten Unterschiede in den Anteilen der einzelnen Komponenten; nämlich bei beiden einen Sklerenchymring von gleicher Stärke, Leitbündel von gleichem Bau und nur in geringer Anzahl und das Schwammparenchym als Füllgewebe. Aber die Dicke des Zentralzylinders insgesamt ist bei beiden recht verschieden.

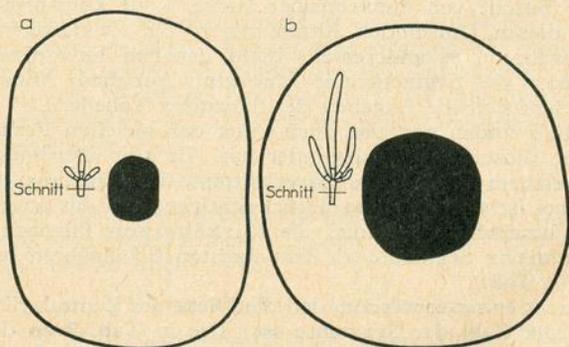


Abb. 15. Flächenverhältnis von Gesamtquerschnitt zu Zentralzylinder. a = *brachystachya typica*, b = *stricta typica*. Eingezeichnet das durchschnittene Grundsegment (mit Schnittlinie) und die dazugehörigen Endähren.

Der Wattqueller hat den im Vergleich zum Gesamtdurchmesser des Sprosses bedeutend dickeren Zentralzylinder. Ich fand an zwei Exemplaren (Abb. 15):
stricta typica:

Fläche Ges.-Querschn. : Z.-Zyl. = 6,8 : 1

brachystachya typica:

Fläche Ges.-Querschn. : Z.-Zyl. = 29,6 : 1

Der Grund hierfür dürfte darin liegen, daß z. B. über dem obersten Internodium, von welchem aus die 3 oder 5 endständigen Ähren entspringen, beim Wattqueller ein Mehrfaches an Pflanzenmasse gegenüber der kurzährigen Pflanze vorhanden ist. Es ist aber nicht anzunehmen, daß der Zylinder dicker ist, weil mehr Nährstoffe und Wasser für eine größere Pflanzenmasse hindurchzuleiten sind; denn, wie gesagt, die Leitbündel sind bei der Wattform kaum stärker ausgebildet als bei der kurzährigen. Wohl aber dürfte die größere Dicke begründet sein in dem Bedürfnis einer festeren Stütze für die langährige Form. In dem eben erwähnten Beispiel, zwei Querschnitten durch normal entwickelte Exemplare — der langährigen Wattform aus dem Watt, der kurzährigen Form von der oberen Wattgrenze —, waren zu tragen:

stricta:

51 Ährensegmente von zusammen 1,98 g Frischgewicht

brachystachya:

18 Ährensegmente von zusammen 0,40 g Frischgewicht

So bedingen wohl diese verschiedenen schweren Endglieder die verschieden starken Stützelemente.

Die Erfahrung zeigt, daß diese morphologischen Elemente in ihrer Form und Größe ziemlich variabel sind. Außerdem sind sie weitgehend abhängig von individuellen Verhältnissen, wie der eben besprochenen Zahl der zu stützenden und zu versorgenden Segmente. Schließlich dürften auch Standortfaktoren — ob im Überflutungsbereich oder auf trockenem Standort, im Schlack oder im Sand gewachsen — eine gewisse modifizierende Rolle spielen. Zur Prüfung, ob die geschilderten Dicken-Unterschiede der Zentralzylinder bei den beiden Formen auch genotypisch veranlagt sind, wurden Pflanzen von einem hoch aufgebagerten Spülfeld am Husumer Hafen von trocken liegendem Schlack entnommen. Dort werden die Quellerpflanzen außerordentlich üppig. *Stricta typica* und *brachystachya typica* bilden ansehnliche kugelförmige Büsche von dunkelgrüner Farbe. Viele kurzährige Exemplare haben unter diesen Umständen Ähren mit 10 bis 12 kräftigen Segmenten bekommen, während es andererseits dicht daneben Exemplare der Wattform mit ebenso viel Segmenten je Ähre gibt. Auf diese Ansammlung von Queller beziehen sich die Angaben der folgenden Tabelle 2.

Als Ergebnis finden wir, daß auch unter den gleichen Verhältnissen die Wattform den dickeren Zentralzylinder hat. Es gibt allerdings auch einen Bereich, in welchem sich die Größenverhältnisse überschneiden, bei 35 Fällen viermal. Dabei ist aber noch zu berücksichtigen, daß das ausgesuchte Material derart beschaffen war, daß die kurzährigen Pflanzen im Durchschnitt sogar mehr Segmente an den obersten Scheinähren hatten als die Wattform (s. Tab.).

Es darf nicht erwartet werden, daß die Dicke des Zentralzylinders genau proportional der Zahl der Segmente ist. Die in Tab. 2 zu den einzelnen Verhältniswerten hinzugeschriebenen Zahlen der beteiligten Segmente zeigen, daß ein recht weiter Spielraum besteht. Immerhin ist daran festzuhalten, daß selbst im extremsten, nur selten auftretenden Falle der modifikativen

phänotypischen Gleichheit der Formen sich die normale Tendenz erhalten hat: Dicker Zentralzylinder bei *S. stricta*, dünner bei *S. brachystachya*.

Tabelle 2

brachy. Pfl.1			brachy. Pfl.2			brachy. Pfl.3			stricta Pfl.4			stricta Pfl.5		
a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c
34	1:10.6		28	1: 9.2		38	1: 8.0		28	1:6.1		29	1:6.5	
37	1: 9.4		20	1:11.1		38	1: 8.1		37	1:6.2		21	1:5.2	
29	1:11.8		39	1:11.6		37	1: 8.5		23	1:7.7		28	1:7.0	
27	1: 9.8		45	1: 7.0		39	1: 6.9		28	1:6.6		19	1:6.7	
31	1:10.4		40	1: 8.3		34	1:10.7		28	1:8.3		24	1:6.2	
31	1: 9.5		34	1: 7.5		40	1: 6.9		44	1:5.8		25	1:5.4	
28	1:10.0		26	1: 9.1		33	1: 9.0		28	1:6.6		26	1:6.4	
		max. Mittel./min. 106/92/78			182/140/105			117/98/64			157/118/84			156/115/83

Flächenverhältnis zwischen Zentralzylinder und Gesamt-Querschnitt sowie Anzahl der jeweils versorgten Ährensegmente; außerdem Dichte der Stomata. *Salicornia brachystachya* und *stricta*, Spülfeld Husum, Schlickboden über Mittelhochwasser, 3. 9. 38. Exemplare mit möglichst gleich großen Scheinähren. Schnitte durch oberste Sproßinternodien.

- a: Gesamtsegmentzahl der Segmente der 3 (oder 5) Endähren, welche jeweils auf dem betr. Segment aufsitzen;
 b: Flächenverhältnis Zentralzylinder: Gesamtquerschnitt;
 c: Anzahl Stomata auf 0.78 mm² (max./durchschn./min.).

Eine zweite Seriengruppe, in etwas anderer Art entnommen, ergänzt den Befund (Tab. 3). Im September 1938 wurden an einem Tage im Finkhauskoog von einer größeren Anzahl Quellerpflanzen je ein oberstes Internodium entnommen. Und zwar wurde eine Serie A von *stricta typica* und eine Serie B von *brachystachya typica* mit möglichst gleich großen Ähren gebildet, ferner eine Serie C von *stricta typica* mit typischen langen Ähren und eine Serie D von *brachystachya typica* mit typischen kurzen Ähren. Bei den

Tabelle 3

Ähren bei A und B gleich groß							Ähren bei C und D verschieden groß								
Serie A S. stricta typ.			Serie B S. brachyst. typ.				Serie C S. stricta typ.				Serie D S. brachyst. typ.				
Pfl. Nr.	a	b	c	Pfl. Nr.	a	b	c	Pfl. Nr.	a	b	c	Pfl. Nr.	a	b	c
1	23	1: 9.3		1	38	1:10.8		1	42	1:4.7		1	15	1:12.8	
2	35	1: 5.5		2	38	1:10.7		2	41	1:4.6		2	14	1:12.7	
3	24	1: 8.0		3	36	1:10.6		3	21	1:8.8		3	16	1:12.9	
4	33	1: 6.5		4	35	1:10.5		4	44	1:5.2		4	11	1:16.8	
5	19	1: 8.9		5	30	1:11.4		5	102	1:4.3		5	25	1:11.0	
6	31	1: 8.0		6	32	1: 6.4		6	27	1:6.1		6	13	1:12.6	
7	39	1: 7.2		7	38	1: 7.7		7	24	1:5.9		7	12	1:15.9	
8	16	1:11.2		8	29	1: 8.3		8	35	1:6.8		8	13	1:12.0	
			123/81/66				120/92/71				88/65/46				158/119/84

Serien C und D ist der eingangs erwähnte starke Unterschied in der Dicke des Zentralzylinders deutlich. Nimmt man dagegen die Serien A und B, so sieht man ein ähnliches Verhältnis wie bei den entsprechenden Serien der Tabelle 2. Die Wattform hat zwar auch im Durchschnitt noch den dickeren Zentralzylinder, aber es kommen einige Fälle von Überschneidung der Zahlenverhältnisse vor.

Spaltöffnungen nebst Cuticulazellen und Pollenkörner

Diese beiden Strukturen wurden ebenfalls auf ihre Verwendbarkeit zur Unterscheidung der systematischen Einheiten geprüft, doch ergab sich in dieser Hinsicht kein deutliches Bild.

Chromosomenverhältnisse

Über die Chromosomenverhältnisse ist schon früher (1939) ausführlich berichtet worden. Es genügt daher, auf die Ergebnisse der Chromosomenuntersuchungen kurz hinzuweisen. Die beiden nach den organographischen und histologischen Verhältnissen deutlich unterschiedenen Gruppen sind

auch nach der Chromosomenzahl eindeutig voneinander verschieden. *Salicornia stricta* mit allen Untereinheiten hat die Chromosomenzahl $2n = 36$, *S. brachystachya* mit allen Untereinheiten $2n = 18$. Die Pflanzen des Binnenlandes, welche ganz und gar den *brachystachya typica* und f. *prostrata* der Küste gleichen, zeigen auch dasselbe Chromosomenbild. Zur Einordnung der Abbildungen in der erwähnten Arbeit (KÖNIG, Planta 1939), in welcher noch keine Namen für die behandelten „Typen“ gebraucht wurden, sei die Nomenklatur hiermit nachgetragen:

- Abb. 1 u. 2: *Salicornia stricta typica*
 Abb. 3: *Salicornia stricta* ssp. *procumbens*
 Abb. 4: *Salicornia stricta* ssp. *nidiformis*
 Abb. 5, 6, 8: *Salicornia brachystachya typica*
 Abb. 7: *Salicornia brachystachya* f. *prostrata*
 Abb. 9: *Salicornia brachystachya* ssp. *gracilis*

Mittlerweile ist *Salicornia* auch von anderen Autoren cytologisch untersucht worden, und es haben sich die gleichen Chromosomen-Zahlen ergeben (TARNAVSCHI 1938, dessen Arbeit mir erst nach 1939 bekannt wurde, DARLINGTON und WYLIE 1955, NANNFELDT 1955). *Salicornia* paßt also mit der Chromosomen-Zahl in den Rahmen der Chenopodiaceen, welche ebenfalls in den meisten Arten $n = 9$ haben.

Biologie

In Deutschland gibt es nur einjährige Formen von *Salicornia*.

Keimzeit

Die Keimzeit ist auch bei den einzelnen Sippen in den einzelnen Jahren je nach den Witterungsbedingungen etwas verschieden. Im Durchschnitt zeigen sich die ersten Keimlinge im Watt und auf den Vorländern Mitte April. MONTFORT und BRANDRUP (1927) haben bei Artern schon am 25. Februar *Salicornia*-Keimlinge gefunden. Auch an unserer Küste kann eine frühzeitigere Keimung eintreten. So sah ich beispielsweise in dem anfangs sehr milden Winter 1953/54 um die Weihnachtszeit Mengen von Keimlingen im Verlandungsgebiet (die allerdings in der nachfolgenden harten Frostperiode restlos wieder vernichtet wurden). Die Keimung ist nach Freilandbeobachtungen und Keimversuchen hauptsächlich von der Temperatur abhängig. Eine Keimruhe ist nicht nötig (WOHLENBERG 1938). Im Überflutungsbecken keimten die ersten Pflanzen verschiedener Sippen 16 Tage nach der Einsaat. Im Zimmer bei Einsaat in Petrischalen mit feuchtem Sand erscheinen schon nach zwei bis drei Tagen die ersten Keimlinge. Eine Unterscheidung der einzelnen Sippen nach der Keimzeit ist infolge der engen Abhängigkeit von äußeren Umständen nicht zu treffen.

Zeit des Scheinähren-Sprossens

Hier sind erhebliche Unterschiede zwischen den Sippen zu bemerken, wie folgende Zusammenstellung zeigt (Tab. 4).

Tab. 4. Wachstumsbeginn der Scheinähren

brachyst. typ.	f. pro- strata	ssp. gracilis	stricta typ.	ssp.pro- cumbens	ssp.nidi- formis
		Anfang August	Anfang August	Anfang August	2. Juli- hälfte
Mitte August	Mitte August				

Bei den *stricta*-Sippen treibt die Hauptmenge die Scheinähren im Durchschnitt etwa einen halben Monat früher als bei den *brachystachya*-Sippen. Das gilt auch für nebeneinander wachsende Pflanzen, ist aber im einzelnen bei allen ziemlich variabel.

Blütezeit

Entsprechend liegt die Hauptblütezeit der einzelnen Sippen verschieden (Tab. 5). Nach den Beckenkulturen und Freilandbeobachtungen beginnt die Blütezeit auf hochliegendem Schlickboden früher als im Gezeitenbereich auf Sandboden. Die angegebenen Zeitspannen schließen Ausnahmen nicht aus. Man kann z. B. noch Anfang Oktober zahlreiche (wohl verspätet gekeimte) blühende Wattqueller-Pflanzen finden.

Tab. 5. Hauptblütezeit

brachyst. typ. u. f. pro- strata	ssp. gracilis	stricta typ.	ssp.pro- cumbens	ssp.nidi- formis
	Anfang August		Anfang August	Anfang August
2. August- Drittel		Mitte August, 10-14 Tage		

Reifezeit (s. Tab. 6)

Tab. 6. Reifezeit

brachyst. typ. u. f. pro- strata	ssp. gracilis	stricta typ.	ssp.pro- cumbens	ssp.nidi- formis
	2. August- Hälfte			
			Ende September	Ende August
Ende Oktober		Oktober		

Samenausbreitung

In der Samenausbreitung unterscheidet sich *S. stricta typica* von allen anderen Sippen, wie schon WOHLBERG (1933, 1938) aufgezeigt hat. Der Wattqueller vertrocknet im Oktober/November, ohne daß sich die Perigone als Deckel ablösen. Diese schrumpfen vielmehr mit dem grünen Gewebe des Sprosses zu einer zusammenhängenden Kruste zusammen; nur undeutliche Nahtstellen lassen noch ihre Grenzen erkennen. Die Samen bleiben infolgedessen in der Mutterpflanze, bis das Gewebe vermorscht. Das dauert oft bis zum Frühjahr. Die Samen werden also ziemlich kontinuierlich während des ganzen Winters im Vegetationsgebiet ausgestreut. Die ersten kommen bald nach der Reife in den Boden, sei es, daß sie aus zerbrechenden Pflanzen ausfallen, oder daß sie mitsamt denselben nach Sturmfluten eingebettet werden und dann bis zum Frühjahr, bis zum Eintritt günstiger Keimbedingungen, im Boden ruhen. Andere werden bis zum Frühjahr in den dünnen Pflanzen festgehalten und fallen erst dann bei deren Vergehen zu Boden oder werden auch mit Resten der Mutterpflanze eingebettet.

Bei den übrigen Sippen tritt die Samenausstreitung zum größten Teil schon unmittelbar nach der Reife ein. Die am frühesten reifenden, ssp. *gracilis* und ssp. *nidiformis*, stehen schon im Oktober leer; etwas später ssp. *procumbens*; *S. brachystachya* erst im November. Reißt man eine Pflanze dieser Kurzährigen zur Reifezeit aus dem Boden, so fallen bei solch heftiger Bewegung Perigone und Samen in Masse hinunter. Normalerweise wird dasselbe durch Wind, Regen oder darüber hinlaufende Tiere erreicht. Schon im Spätherbst hat man oft Mühe, in den Pflanzen noch Samen zu finden.

Es ist bemerkenswert, daß dieser Gegensatz in der Samenausstreitung zwischen dem Wattqueller und allen übrigen vollkommen in Parallele steht zu der Tatsache, daß *S. stricta typica* allein ihr Hauptverbreitungsgebiet im (oberen) Gezeitenbereich hat, während alle übrigen ausschließlich oder überwiegend über Mittelhochwasser wachsen. Der Wattqueller steht also mit dem Merkmal, die Samen über lange Zeiten hinweg in den Blütenständen zu behalten, innerhalb des Chenopodiaceen-Verwandtschaftskreises vereinzelt da — wenn auch gelegentlich eine, wohl ökologisch angeregte, modifiziert bessere Ausprägung des Perigons zu finden ist. Diese Eigentümlichkeit tritt aber nicht nur bei den im Gezeitenbereich stehenden Exemplaren auf, sondern die binnendeichs stehenden Wattqueller-Pflanzen, welche also normalerweise keiner Überflutung ausgesetzt sind, verhalten sich ebenso.

Die *brachystachya*-Sippen andererseits dürften nicht nur genetisch-physiologisch auf das Gebiet an und über Mitteltidehochwasser (MThw) beschränkt sein, sondern auch rein verbreitungsbiologisch. Denn sicher werden im Herbst, wo die Vorländer häufig überspült werden, Mengen von Samen der kurzährigen Queller bei ablaufendem Wasser mit hinaus ins Watt genommen. Aber sie werden auch leicht wieder an den Strand zurückgeschwemmt, wahrscheinlich noch leichter als die Samen des Wattquellers; denn sie sind kleiner, haben also eine geringere Masse und sind gleichzeitig dichter behaart, haben also ein größeres Schwebvermögen und werden leichter durch das Wasser getragen.

Salicornia als Nahrung für andere Organismen

Über diesen Punkt kann hier nicht ausführlich gesprochen werden, so interessante Probleme es z. B. auf entomologischem Gebiet auch gäbe (Noctuiden- und Kleinschmetterlings-Raupen am Queller nebst deren Hymenopteren-Parasiten 1. und 2. Grades). — Die Samen werden von vielen körnerfressenden Vögeln verzehrt. Schon im September, wenn die Ähren noch grün sind, werden sie häufig aufgepickt, und im Spätherbst stellen die Mengen der reifen Samen zu einem wesentlichen Anteil oder fast ausschließlich die Winternahrung dar für Berghänflinge (*Carduelis flavirostris*), Bluthänflinge (*Card. cannabina*), Bergfinken (*Fringilla montifringilla*), Rohr- und Schneeammern (*Emberiza schoeniclus* und *Plectrophenax*), Ohrenlerchen (*Eremophila*) und Feldlerchen (*Alauda*) (KÖNIG 1938). Auch Birkenzeisige (*Carduelis linaria*) beobachtete ich fressend am Queller (Trischen, Nov. 1946). — Keimlinge werden von Wildenten gefressen. Ich fand im Dez. 1953 den Magen eines Pfeifenten-Erpels (*Anas penelope*) mit Queller-Keimlingen gefüllt. — Die grünen Pflanzen werden auf den Vorländern vom Vieh angenommen, so daß man auf beweideten Plätzen meist nur verbissene Queller-Exemplare findet. — Schließlich sei noch erwähnt, daß die jungen Pflanzen in Westeuropa als Gemüse gesammelt werden; das hat man in der ersten nahrungsknappen Nachkriegszeit wohl auch bei uns hier und da getan.

Physiologie

Osmotische Untersuchungen

Zur weiteren Klärung der Unterschiede zwischen den verschiedenen Sippen wurde auch untersucht, ob sich bei den einzelnen Gruppen Unterschiede in den osmotischen Verhältnissen zeigen.

Nach den Fundorten ließen sich im großen und ganzen die beiden Hauptvertreter, *stricta typica* und *brachystachya typica* folgendermaßen standortmäßig klassifizieren: *stricta* auf feuchtem, wenn auch salzhaltigem Boden lebend (Watt), *brachystachya* besonders auf trockenem Boden lebend (nackte Vorlandstellen). Wissenswert ist nun, ob die osmotischen Unterschiede, wie sie vermutlich bei den typischen Standorten im Durchschnitt wohl vorhanden sind, auch eine Parallele bei den *Salicornia*-Gruppen finden, und ob solche etwaigen Unterschiede ebenso erblich fixiert sind wie die morphologischen Merkmale. TURESSON (1927) weist auf das Bestehen von solchen physiologisch unterschiedenen Rassen einer Art an den verschiedenen Standorten hin. WALTER (1928) wendet sich — wohl mit Recht — gegen seine Ausführung der Versuche, die, im Winter durchgeführt, keine stichhaltigen Schlüsse zulassen. Doch ist der Gedanke TURESSONS sicher nicht grundsätzlich von der Hand zu weisen.

Es kam, wie oben erwähnt, nur darauf an, aus diesen Untersuchungen Stützen für eine systematische Fragestellung zu gewinnen, also Vergleichswerte von Form zu Form zu finden, nicht aber die Beziehungen der Einzelpflanze zum Boden allgemeingültig zu klären. Deshalb war es vor allen Dingen wichtig, den Vergleich mehrerer Formen untereinander unter den gleichen Standortbedingungen durchzuführen. Eine Topfkultur war dazu nicht nötig. Draußen am freien Standort fanden sich genügend Pflanzen verschiedener Formen, welche so dicht beieinander wuchsen, daß sie denselben Boden durchwurzeln und somit obige Bedingungen erfüllten. Öfter standen die Pflanzen zu zweit oder gar zu dritt so dicht, daß ihre Wurzeln sich vollkommen durchflochten und einen einzigen Ballen bildeten. Dann war die Gleichheit der Bodenverhältnisse einwandfrei gewährleistet.

Es wurden bei den Untersuchungen die oberirdischen Pflanzenteile als Gesamtheit einander gegenübergestellt, da diese anfangs (Mitte Juli) noch ziemlich die gleiche Ausbildungsstufe aufwiesen. Späterhin trat insofern eine Divergenz ein, als *stricta typica* früher Ähren trieb als die *brachystachya*-Sippen. Trotzdem wurden aber noch die ganzen Pflanzen gepreßt; denn wenn eine Änderung der Abstufung der osmotischen Werte eintritt, dann dürfen diese nicht bloß in einer Erhöhung des Wertes der jungen Ähren bestehen, sondern auch die übrigen Teile der Pflanze betreffen. Es mag sein, daß die Vergleichbarkeit der ganzen Pflanzen dadurch etwas vermindert wird.

Nach der Methode von WALTER (1931) wurden die osmotischen Werte ganzer Pflanzen, d. h. aller oberirdischen Teile zusammen, und des zugehörigen Bodens durch Gefrierpunktsbestimmungen des Zellsaftes bzw. der Bodenlösung festgestellt. Zur Preßsaftgewinnung stand allerdings nur ein Handschraubstock zur Verfügung. Doch ist dieser nach der Angabe WALTERS benutzbar; auch findet STEINER (1934) bei Kontrollversuchen mit verschiedenen Drucken stets einen innerhalb der Fehlergrenze liegenden fast gleichen osmotischen Wert der Bodenlösung. Die Gefrierpunkte ergaben nur in einem Falle einen Wert von unter $-5,99^{\circ}\text{C}$; sonst genügte stets das bis zu diesem Punkt reichende HEIDENHAIN-Thermometer.

Tab. 7b. Wetter- und Standortbeschreibung zu Tab. 7a (osmotische Werte)

Datum	Wetter	Kolonne	Standortbeschreibung
13.7.	Trocken, bedeckt. Letzte Lage nicht sonnig, mit einigen Niederschlägen. Wasser kommt nicht über die Standorte.	1 2 3 4	Ziemlich trocken; Pflanzen verwachsen. Vaucheria, Boden wasserhaltig; Pflanzen nebeneinander. Vaucheria-Boden; Pflanzen verwachsen. Trockene Oberfläche; Pflanzen nebeneinander.
16.7.	Warm und sonnig, z.T. bedeckt, etwas schwül; SO 3 - 4. Gestern sonnig-heiß, windig.	1 2 3	Oberfläche trocken; Salzkruste; Pflanzen verwachsen. Trockener Boden wie vorige Probe. Trockene Oberfläche.
29.7.	Sonne mit Wolken; Windstärke 3 - 4; Tage vorher Regen.		Boden etwas feucht.
3.8.	Bedeckt; gestern viel Sonne u. Wind.		Boden oberflächlich ziemlich trocken.
3.8.	- wie vor. -	1 2	Früher etwas feuchte, jetzt fast trockene Oberfläche; Pflanzen nebeneinander auf 1 qm. Ganz trockene Oberfläche.
6.8.	Sonniges Wetter wie letzte Tage.		Boden oben ziemlich abgetrocknet.
6.8.	- wie vor. -	1 2	} Je eine von tiefen Trockenrissen begrenzte Säule des fetten Bodens.
15.8.	Sonne verschleiert. Gestern früh regnerisch, tagsüber bedeckt, abends wieder ein wenig Regen.	1 2 3 4 5	
2.10.	Diesig, trüb. Gestern z.T. feiner Regen, SO 3, ca. +10°C.		Trockene Schlickkruste auf den Pflanzen.

Der osmotische Wert der Pflanzen und des Bodens schwankt sehr stark nach den Witterungs-, besonders den Feuchtigkeitsverhältnissen. Deshalb wurden an gleichen Örtlichkeiten Proben möglichst mehrfach, bei verschiedenen klimatischen Bedingungen entnommen. Es wurden folgende Untersuchungsplätze gewählt, die auch in der Tabelle genannt sind:

- 1) Spülfeld am rechten Eiderufer oberhalb Tönning, wohin 1936 der sandige Schlick des Tönninger Hafens gebaggert wurde; größtenteils ein wenig über MThw. In der hohen Mitte meist trockener Boden mit kleinen Trockenrissen. Am Rand mehrere flache Senken, z. T. ständig mit Ober-

flächenwasser und größtenteils mit lebender *Vaucheria*-Decke und daraus gebildetem Faulschlamm.

- 2) Ähnliches Spülfeld unterhalb des Husumer Hafens, wohin der sehr fette Hafenschlick 1936 gebaggert worden war; beträchtlich über MThw. Boden durch Austrocknung außerordentlich stark in polygone Säulen von etwa 30 cm Durchmesser zerlegt, die von 10 cm breiten und bis $\frac{1}{2}$ m tiefen Trockenrissen getrennt werden; die Quader von überaus kräftigen Quellerpflanzen verschiedener Gruppen bewachsen.
- 3) Wattland im Südteil des Finkhauskooges am alten, eingeschlossenen Priel. Sandiger, etwas schlickiger Boden, mäßig feucht, am breiten, flachen Ufer der teichartigen Prielsenke.
- 4) Spätling bei Brösum (Eiderstedt) mit sandig-schlickigem Boden, lag offenbar seit 1936 trocken und wird nur von einer Längsentwässerung durchzogen.

Die Untersuchungen wurden — nach orientierenden Voruntersuchungen — erstmalig am 13. Juli 1937 durchgeführt. Zu dieser Zeit hatte noch keine Gruppe Ähren getrieben, und die buschig gewachsenen waren z. T. noch schwer zu unterscheiden. Deshalb wurden zunächst nur die im Aussehen gegensätzlichsten Sippen vorgenommen: Die hohe, schlanke *stricta typica* und die f. *prostrata*. Auf diese Weise wurde eine Verwechslung der Formen vermieden. Es wurden auch später hauptsächlich diese beiden berücksichtigt, welche nach ihrer morphologischen Struktur und ihren Standorten extreme Glieder des Verwandtschaftskreises darstellen. Die vorstehenden beiden Tabellen geben Aufschluß über Form, Ort, Zeit und Befunde der Untersuchungen (Tab. 7a) und über Wetter- und Bodenverhältnisse (Tab. 7b). Die Zahlen geben den Druck in Atm. an.

Es zeigt sich daraus, daß während der Hauptvegetationszeit stets Unterschiede zwischen den Formen bestehen, derart, daß an dem jeweiligen Standort *stricta typica* geringere osmotische Werte zeigt als die *brachystachya*-Sippen, wenn auch die Werte bei Nachbarpflanzen derselben Gruppe immer etwas schwanken. Aber je weiter die Vegetationsperiode fortschreitet, und in dem Maße, wie die Vertrocknung der untersten Internodien und die Verholzung des Zentralzylinders beginnt, um so mehr verwischen sich die Unterschiede. Mitte August sind sie schon an den verschiedenen Standorten verschwommen. Vollends zu Beginn der Reifezeit (siehe Proben vom 2. Oktober) ist jegliche Differenz der Schwankungsbereiche verschwunden. In ähnlicher Weise wird aber mit fortschreitender Jahreszeit der Druckunterschied zwischen Boden und Pflanze undeutlicher. Während im Anfang der Untersuchung der Boden jedesmal einen geringeren Wert hatte als die Pflanze mit dem niedrigsten osmotischen Wert, war später, zur Blütezeit, öfter der Bodenwert höher als derjenige der darauf wachsenden Pflanze. Dies mag möglicherweise eine vorübergehende Erscheinung des Bodens oder der Pflanze gewesen sein; jedoch deutet sich darin vielleicht auch schon ein gewisses Nachlassen der inneren Regulationsfähigkeit der Pflanze an, welche bereits gegen Ende der Blütezeit beim Ansatz des Samens die Stoffaufnahme vom Boden her nicht mehr in dem Maße notwendig hat wie während der Aufbauzeit.

So dürfte nach den bisherigen Versuchen glaubhaft geworden sein, daß in bezug auf die osmotischen Verhältnisse erbliche Unterschiede wenigstens zwischen den beiden großen Gruppen, *stricta typica* einerseits und *brachystachya* andererseits, bestehen, derart, daß *stricta* die geringeren Werte, die Gruppe der *brachystachya* die höheren Werte hat.

Versuche in der Gezeitenanlage in Büsum

Die aufschlußreichsten Kulturversuche an *Salicornia* wurden in dem Überflutungsbecken mit künstlicher Gezeitenanlage in Büsum 1937 und 1938 durchgeführt. Die verschiedenen *Salicornia*-Sippen wurden nebeneinander ausgesät a) auf drei verschiedenen Böden: Schlick, Watt-Feinsand, etwas gröberer Flugsand von einer Plate; b) bei verschiedener Höhe zum (künstlichen) Mitteldeichhochwasser (MThw): von +10 cm bis -40 cm, also maximale Überflutungsdauer 3 Std. je Tide, im 2. Jahre auch bis -60 cm MThw. Der Schlickboden verhielt sich strukturmäßig wegen des Wassergehaltes nicht der Wattlage entsprechend. Während er im freien Watt stets wassergesättigt bleibt und keine Trockenrisse auftreten, war letzteres hier auch bei Überflutungstiefe bis etwa -30 cm der Fall. Der Sandboden zeigte wahrscheinlich geringere Durchlüftung und daher mehr sauerstoffarme Bedingungen als im Freien. So dürften die künstlichen Standorte nicht in allem den nachgeahmten natürlichen geglichen haben. Dies spielt aber hier, wo nach genetisch fixierter Gestaltung gefragt wird, keine Rolle. Nach der 1. gezüchteten Generation wurde neuer Boden in die Becken gefüllt, um keine selbstausgestreuten Samen unkontrolliert in den Kulturen zu haben. Es wurden teils zwei Generationen beobachtet: *brachystachya typica*, *brachystachya typica* mit knotig-sukkulenten Ähren (Abb. 2e), ssp. *gracilis*, *stricta typica*, ssp. *procumbens*, ssp. *nidiformis*; teils drei Generationen: *brachystachya typica*, f. *prostrata*, *stricta typica* sehr langjährig (Abb. 18b), ssp. *procumbens*.

Es ist hier nicht der Raum, alle Befunde an diesen Kulturen darzustellen und zu besprechen. Nur das zusammengefaßte Ergebnis kann genannt werden:

- Konstant blieben: *S. brachystachya typica*,
S. brachystachya ssp. *gracilis*,
S. stricta typica,
S. stricta ssp. *procumbens*,
S. stricta ssp. *nidiformis*.
- Nicht konstant blieben: *S. brachystachya*, Typ
mit knotigen Ähren, } schlagen nach
S. brachystachya f. *prostrata*, } *S. brachystachya typica*
S. stricta, sehr langjähriger Typ
(schlägt nach *S. stricta typica* zurück).

Die nicht konstanten Formen werden daher, und da die Freilandbeobachtungen zu der gleichen Annahme führten, zu denjenigen Sippen gerechnet, in welche sie zurückschlagen.

Standortfaktoren

Standortfragen sind im Laufe der Darstellung schon öfter berührt worden, da die Betrachtung des Quellens von verschiedenen Seiten her, wie sie hier geübt wird, immer wieder über die Standortbedingungen führt. Im folgenden sollen die einzelnen Faktoren in ihrer Bedeutung besprochen werden, soweit sie für die Klärung der systematischen Verhältnisse wichtig und soweit sie übersehbar geworden sind. Eine Behandlung in diesem Rahmen ist auch deshalb angebracht, weil in rein ökologisch-physiologischen Arbeiten gelegentlich das Problem der systematischen Einteilung berührt wird.

Es muß von vornherein gesagt werden, daß die Standortfaktoren in diesem Rahmen, wo es sich hauptsächlich um die Darstellung der systematischen Verhältnisse handelt, keine ökologisch erschöpfende Erörterung zu erfahren

brauchen. Sie bestimmen allerdings in ihrer mannigfachen Kombination und verschiedenartigen Dosierung den Phänotypus dieser morphologisch sehr veränderlichen Pflanzen in solcher Art, daß diese trotz ihrer geringen gestaltlichen Differenzierung und der weitgehenden Reduzierung von Organen in allerlei Erscheinungsformen auftreten. Pflanzen werden ja überhaupt in ihrem Aussehen viel mehr als Tiere durch die Einflüsse äußerer Faktoren geprägt. Die erblichen Anlagen von *Salicornia* werden jedoch durch die Variabilität nicht berührt. Das zeigte sich sowohl bei den Freilandstudien wie an den Kulturen über zwei und drei Generationen hinweg.

Wenn nun auch versucht werden soll, die Faktoren in ihrer Einzelwirkung herauszustellen, so soll trotz dieser analytischen Betrachtungsweise nie übersehen werden, daß fast immer mehrere oder viele Faktoren zusammen auf die Pflanze einwirken, entweder zu mehreren in der gleichen Richtung oder entgegengesetzt, oder indem sie — seltener — wohl auch indifferent zu einander verschiedene Komplexe des Pflanzenwesens beeinflussen, und indem sie in ihrer Stärke an den einzelnen Standorten sehr verschieden sein können.

Vielfach wird in der Literatur der Nachdruck auf einen einzigen Faktor gelegt, besonders auf den Salzgehalt des Standortes (z. B. SCHRATZ 1936, NIENBURG-KOLUMBE 1931, ARNOLD-BENECKE 1935), und nur kursorisch werden einige andere Faktoren mit Nebenwirkungen erwähnt, so z. B. bei NIENBURG-KOLUMBE (1931): Unterschiede im Schlickgehalt des Bodens als Ursache für Unterschiede in der Vegetation, Stromgeschwindigkeit bei Verbreitung von *Salicornia* und zu hohe Lage in bezug auf MThw. SCHRATZ (1936) denkt außer an Salz auch an „andere edaphische und klimatische Faktoren des Standorts, die ... eine entscheidende Rolle spielen können“, an „physikalische Beschaffenheit des Bodens“, „höheren Schlickgehalt, größere Feuchtigkeit des Bodens“, „Konkurrenz“. Das ist sehr wichtig. Es muß unbedingt gefordert werden, daß bei jeder derartigen ökologischen Untersuchung stets gefragt wird, welche Faktoren mitwirken, auch wenn ein einzelner zunächst als alleinwirkend erscheint.

Stagnierendes Wasser

Alle *Salicornien* sind sehr empfindlich gegen stagnierendes Wasser. Das mag zunächst überraschend erscheinen, da doch der Queller als diejenige unserer einheimischen Landpflanzen bekannt ist, die besonders weit in den Gezeitenbereich hinabsteigt. Es ist aber ein großer Unterschied für die Pflanze, ob sie in regelmäßigen Abständen eine Zeitlang im Wasser steht, dazwischen aber längere Zeit unbewässert und dann also sehr intensiv mit ihren ober- und unterirdischen Teilen den atmosphärischen Einflüssen ausgesetzt ist, oder ob sie mit ihrem Wurzelwerk oder gar den unteren Partien der oberirdischen Teile dauernd durch Wasserbedeckung von der Atmosphäre abgeschlossen ist. Viele Pflanzen sind an letztere Lebensweise angepaßt. Bei *Salicornia* ist es nicht einmal der Wattqueller. Das Verkümmern infolge von stagnierendem Wasser kann man oft beobachten. Im Watt, wo in Pfützen kein Queller gedeiht (WOHLENBERG 1938), ist sicher auch die Wasserbewegung für das Fehlen von Bedeutung. Deutlicher wird der alleinige Einfluß des Faktors „stagnierendes Wasser“ an abgeschlossenen nackten Schlenken und Dellen im Vorland. Da tritt die Katastrophe plötzlich ein, nachdem die *Salicornien* in der lange Zeit wasserfrei gebliebenen Vertiefung zu guter Entwicklung gekommen waren. Füllt sich durch ein Hochwasser die Senke, dann sterben alle Pflanzen binnen kurzem ab, soweit sie vom Wasser bedeckt wurden. Um im Wasser weiterleben zu können, müssen sie 1. mit allen Zweigen aus dem Wasser ragen, 2. wird größerer Boden ohne faulende

organische Ablagerungen, d. h. guter Sauerstoffgehalt im Wurzelsubstrat, erforderlich sein. Großflächig war der vernichtende Einfluß stagnierenden Wassers 1951 und 1952 im Rantumbecken/Sylt zu beobachten, wo die *Salicornia*-Pflanzen durch die Überstauung im Sommer vernichtet wurden, während *Scirpus maritimus* sich daneben üppig entwickelte.

Wasserbewegung, Überflutungsdauer, Bodenart (Korngröße), Licht

Diese Faktoren treten bei *S. stricta typica* stets zusammen auf und beeinflussen das Vordringen nach der Tiefe des Watts hin in folgender Weise: Schlick, intensives Licht und ruhiges Wasser lassen die Pflanzen kräftig gedeihen und fördern das Vordringen nach der Tiefe. Sand, Lichtmangel und durch Strömung oder Wellenschlag bewegtes Wasser bringen sie zum Kümmern und hindern das Vordringen nach der Tiefe. — Wenn NIENBURG-KOLUMBE (1931) zur Erklärung einer leeren Zone zwischen Queller- und Andelbereich schreiben: „Für *Salicornia* liegt der Boden bereits zu hoch über dem allgemeinen Flutniveau und für *Festuca* (gemeint ist *F. [= Puccinellia] maritima*) noch zu tief“, so darf man daraus nicht verallgemeinern, daß der Wattqueller nur unter MThw vorkommt. Im Laufe der bisherigen Darstellung ist oft genug das üppige Wachstum des Wattquellers auf Standorten um und über MThw erwähnt worden.

Bei *brachystachya typica* wirkt sich das Zusammenspiel von Überflutungsdauer und den übrigen Faktoren so aus, daß die untere Grenze des Vorkommens bei —10 bis —20 cm MThw anzusetzen ist. Oberhalb derselben, besonders wenn der Boden schlickig ist, gedeihen auch die kurzjährigen Pflanzen gut.

Bei den Populationen oberhalb des Gezeitenbereiches spielen Bodenart und Licht die gleiche Rolle. Pflanzen auf Schlickboden sind stets kräftiger, größer, üppiger, dunkler grün als solche auf Sandboden. Lichtmangel führt zu Schlankwüchsigkeit (Abb. 16b, 18c) und geringer Entwicklung von Seitensprossen.

Die Temperatur

Sie bestimmt im Frühjahr großräumig die Keimung der Samen (s. S. 28); sie ist aber auch in Verbindung mit anderen Faktoren wirksam, so mit der Bodenart — im Sand erfolgt die Keimung schneller als im Schlickboden — und mit dem Wassergehalt des Bodens. Eine erbliche Verschiedenheit der einzelnen Sippen in bezug auf die Keimzeit war im Gegensatz zu Blüte- und Reifezeit nicht festzustellen.

Der Salzgehalt des Standorts

Er wird vielfach als der ausschlaggebende Faktor für die Verbreitung, ja sogar für die Formbildung von *Salicornia* angesehen. SCHRATZ (1936) schreibt (S. 148/49): „Aber auch zwischen den einzeln stehenden, gut entwickelten *Salicornia*-pflanzen sind nicht selten derartige Unterschiede in ihrem Habitus zu beobachten, daß man sie für verschiedene Varietäten angesprochen hat. ... Die nahe liegende Vermutung, daß es sich hierbei um eine morphogene Wirkung des Kochsalzes bzw. der Konzentration im Boden handelt, konnte durch genauere Beobachtungen bestätigt werden.“ Und er führt aus, daß die Pflanzen um so einfacher gebaut waren, je größer die Grundwasserkonzentration war. Weiterhin sagt er: „Es soll hiermit natürlich nicht ganz von der Hand gewiesen werden, daß auch bei *Salicornia* erheblich verschiedene Rassen vorkommen.“ Doch betont er das starke Reagieren dieser Art auf Außen-, besonders edaphische Einflüsse. „Nachzuchten von extremen Formen haben im Versuch unter gleichen Bedingungen bisher immer nur

wieder gleiche Formen hervorgebracht, während bei einigen anderen Halophytenarten bereits deutlich verschiedene Rassen isoliert werden konnten. Bei *Salicornia* erscheint mir daher der öfter erwähnte Formenreichtum im wesentlichen auf Standortseinflüsse zurückzuführen zu sein.“ Es ist bedauerlich, daß er keine Abbildungen von seinen untersuchten Pflanzen gegeben hat, so daß auch der Florist und Systematiker, und nicht nur der Physiologe, Nutzen von seiner Arbeit hätten haben können. Nun aber bleibt, wenn man nicht seinen Untersuchungsplatz selbst gesehen hat, unklar, was für Populationen ihm vorgelegen haben. Nach Bemerkungen wie „Flugsand“ (S. 151), „Sandaufwehungen“, „Pflanzen mit ihrem unteren Teile stark eingeweht“ (S. 153) möchte man fast annehmen, daß es sich hier um die spezialisierte ssp. *procumbens* handelt; es könnten auch Pflanzen der kurzährigen Gruppe mit vorgekommen sein. Die eben zitierten Ergebnisse von Nachzuchten lassen nur vermuten, daß eine oder mehrere Populationen einer Form benutzt worden sind. Wichtig sind solche physiologischen Untersuchungen innerhalb ihrer Grenzen, indem sie jedenfalls auf Probleme hinweisen, wenn dieselben auch nicht gleich restlos gelöst werden. Soviel auch über die Frage des Salzgehaltes schon gearbeitet worden ist, so ist doch darüber noch nicht das letzte Wort gesprochen. Die Schwierigkeit, seine Rolle zu erkennen, liegt 1) darin, daß der Salzgehalt an einem bestimmten Standort, an den einzelnen Tagen, ja sogar Tageszeiten, in den einzelnen Jahreszeiten und auch im Verlauf mehrerer Jahre beträchtlich schwanken kann, so daß es nicht einfach ist, einen „Mittelwert“ herauszufinden oder auch nur zu definieren; 2) kommen nun zu diesem abiotischen Problem noch die schwierigeren biotischen hinzu: nämlich, wie der Organismus selbst eingestellt ist; welche Salzgehalte er fordert oder ertragen kann; welche Rolle die Tiefe des Wurzelhorizontes spielt; wie er sich in seinen einzelnen Entwicklungsstadien verhält; wie die morphologischen Auswirkungen verschiedener Salzgehalte sind; wie die Wirkungen dieses einen Faktors durch andere gemildert oder gesteigert werden.

Überblickt man die vorhandene Literatur nach Zahlenangaben von Werten der Bodenlösungen an den verschiedensten Standorten, an denen *Salicornia* gefunden wird, so sieht man die große Schwankungsbreite. Ich nenne einige Literaturbeispiele, ohne weiter auf die besonderen örtlichen Verhältnisse und die Methodik der betreffenden Untersuchungen einzugehen: ARNOLD und BENECKE (1935) bis 110⁰/₀₀; STOCKER (1924) 7,7 bis 81,3⁰/₀₀; KOLKWITZ (1917) 140⁰/₀₀; WOHLBERG (1931) 7,58 bis 32,8⁰/₀₀; WOHLBERG (1938) 7,7 bis 81,3⁰/₀₀; NIENBURG und KOLUMBE (1931) 6,4 bis 16,2⁰/₀₀; KÖNIG (1939) 7,69 bis 59,79⁰/₀₀; KÖNIG (1957) bis 2⁰/₀₀ herab.

Über die formbildende Wirkung des Seewassers (bes. Cl⁻) auf die verschiedenen Sippen der Salicornien komme ich auf Grund der Freilandstudien und der Literatur (bes. VAN EYCK 1939, WALTER 1951) zu folgender Arbeitshypothese: *S. brachystachya typica* und *S. stricta typica* werden unter dem Einfluß eines gegenüber der Nachbarschaft höheren Bodensalzgehalts besonders sukkulent und erzeugen (vor allem bei *brachystachya* auffällig) kugelig aufgetriebene Ährensegmente (s. Abb. 2). Bei — oft gleichzeitig vorhandenem — hohem Nitratgehalt des Bodens zeigen diese Pflanzen dazu eine dunkelgrüne Farbe, die auch gegen Ende der Vegetationszeit erhalten bleibt.

Fliegender Sand

Auf die Wirkung und Schädigung durch Flugsand bei *S. stricta typica* ist schon von WOHLBERG (1938) hingewiesen worden. Die gesäten Pflanzen

waren an der der Hauptwindrichtung zugewendeten Seite durch die anprallenden Sandkörner derart beschädigt, daß die Epidermis zerstört wurde, nicht mehr wuchs und eine Krümmung der Ähren nach der betreffenden Seite hin eintrat. Bei den wild wachsenden Pflanzen kommt dies allerdings selten vor, da der Wattqueller ebenso wie *S. brachystachya* kaum auf die reinen Flugsandplatten vordringt. Die ssp. *procumbens* scheint eine etwas derbere Epidermis zu haben, so daß sie dem fliegenden Sand im allgemeinen nicht erliegt; doch kommen auch bei ihr Beschädigungen dieser Art vor.

Modifikative Abänderungen der einzelnen Sippen

Bisher wurden die erblich verschiedenen Sippen beschreibend zu trennen versucht. Es ist nun nötig, auf die schon verschiedentlich erwähnte starke modifikative Abänderung der einzelnen Sippen näher einzugehen. Die Schwierigkeit bei der systematischen Bearbeitung von *Salicornia* liegt gerade darin, daß ein Reichtum von anscheinend genotypisch verschiedenen Gestalten neben einem Reichtum von phänotypisch verschiedenen Wuchsformen besteht. Die räumliche Verteilung ist so, daß erblich verschiedene Formen sowohl nebeneinander als auch getrennt voneinander vorkommen, und daß von einer bestimmten Form stark variierende Exemplare nebeneinander stehen, aber auch bestimmte Wuchsformen der einzelnen Arten getrennt voneinander nach Standorten vorhanden sind. Es ist deshalb notwendig, aufzuzeigen, in welchen verschiedenen Erscheinungsformen die einzelnen Sippen auftreten.

In der Literatur sind schon mehrfach Hinweise auf dieses verschiedene Aussehen vorhanden. So erwähnen z. B. MEYER (1824) und BUCHENAU und FOCKE (1872) die Variabilität im Habitus. WARMING (1890, 1906) glaubt nicht an mehrere Arten, sondern ist der Ansicht, daß es sich um eine einzige Art handelt und die Wuchsformen „rene Tilfaeldighedsformer“ sind, „fremkaldte ved lokaliteternes smaa Forskelligheder i H. t. Bundens Vandholdighed, Vegetationens Taethed osv.“ Ebenso meint MASSART (1908), daß sie Reaktionsformen auf die Feuchtigkeit seien. SCHRATZ (1936) erwähnt die große Ver-

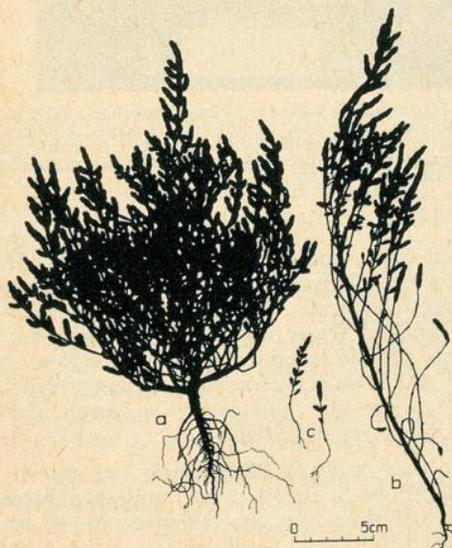


Abb. 16. *S. brachystachya typica*. Habitus-Variation infolge verschiedenartiger Standortbedingungen. a = kräftiges (nicht extrem üppiges) Exemplar von Schlickboden ohne Raumkonkurrenz. b = lichtungriges Exemplar bei Wurzelkonkurrenz aus *Spartina townsendii*-Bestand. c = zwei kümmer-Exemplare bei starker Raumkonkurrenz auf *Puccinellia maritima*-Wiese. Alle Pflanzen vom 2. 10. 58.

änderlichkeit im Äußeren, die er zum großen Teil in dem verschiedenen Kochsalzgehalt des Standorts begründet sieht. WACHLENBERG weist verschiedentlich auf die ökologisch bedingten verschiedenen Wuchsformen hin (1931, 1933). Später (1938) erwähnt er auch schon die Möglichkeit erblich verschiedener Formen. Auch FEEKES (1936) geht auf die Koppelung von erblicher Veranlagung und Auswirkung von Standorteinflüssen ein. — Demgegenüber findet man in den Floren nach rein morphologischen Merkmalen mehr oder weniger zahlreiche Formen unterschieden, welchen teils sogar Artcharakter zugemessen wird. — Um *Salicornia* vollständig zu begreifen, wird man bei den systematischen Fragen die ökologischen und physiologischen Gesichtspunkte zusammen mit den floristischen und morphologischen in Betracht ziehen müssen.

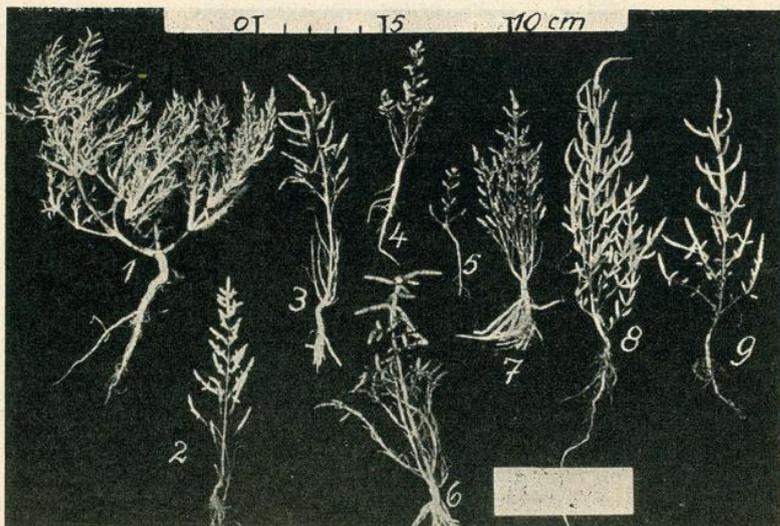


Abb. 17. *S. brachystachya typica*, Habitus-Variation. Spätinge St. Peter-Süderhöft, 22. 8. 58. Alle Pflanzen aus einem Gebiet von ca. 100 qm, aber von vermutlich verschiedenartigen Kleinstandorten: ziemlich nackter Boden, freie Entwicklung (Pfl. 1); Raumkonkurrenz untereinander (Pfl. 2); Raumkonkurrenz mit Gräsern (Pfl. 4, 5); Versalzung (Pfl. 6); vielleicht geringe Versalzung (Pfl. 8, 9).

Aus Raumgründen beschränke ich mich darauf, auf die Abb. 16, 17, 18 und deren Unterschriften zu verweisen, wo die wesentlichsten Abwandlungen der beiden Hauptsippen zusammengestellt sind. Hinzugefügt sei nur folgendes: Ssp. *gracilis* variiert in der gleichen Weise wie *brachystachya typica*. Ssp. *procumbens* wurde nie in üppigen, pfundschweren Exemplaren gefunden wie andere Sippen. Das liegt wahrscheinlich einerseits an dem geringen Nährstoffgehalt der besiedelten Stellen, andererseits möglicherweise daran, daß diese Ssp. auf fettem Schlickboden nicht recht gedeiht.

In Frankreich wurden im Extrem noch größere Pflanzen als bei uns angetroffen, z.B.: *S. stricta typica* bei Etaples im Schlamm eines Bombentrichters 58 cm hoch; *S. brachystachya typica* bei Arcachon eine Pflanze mit 40 cm Höhe, 45 cm Durchmesser.

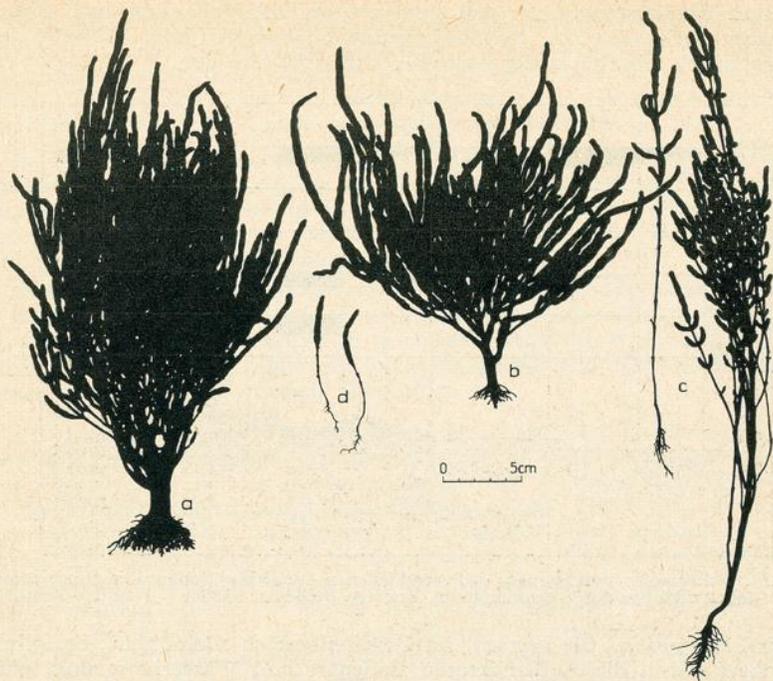


Abb. 18. *S. stricta typica*. Habitus-Variation infolge verschiedenartiger Standortbedingungen. a = kräftiges (nicht extrem üppiges) Exemplar von Schlickboden ohne Raumkonkurrenz. b = Exemplar von sehr nährstoffreichem Boden mit sehr langen, dunkelgrünen Ähren. c = zwei lichtungrige Exemplare bei Wurzelkonkurrenz aus *Spartina townsendii*-Bestand. d = zwei Kümmerexemplare bei starker Raumkonkurrenz und schlechten Ernährungsbedingungen am Vorlandrand.

Standorte und Verbreitung der einzelnen Sippen

Es soll hier nicht nach den exakten Regeln der BRAUN-BLANQUET'schen Richtung eine Zusammenstellung der Pflanzengesellschaften gegeben werden, in welchen die verschiedenen *Salicornia*-Sippen vorkommen und in der pflanzensoziologischen Einstufung diese oder jene Bedeutung haben. Einmal fühle ich mich ohne vorherige eingehende mündliche Erörterung darüber mit den zuständigen Pflanzensoziologen dazu nicht kompetent. Zum anderen ist die Aufzeigung der Pflanzengesellschaft nicht vordringlich, da es sich hier vor allem um das Eigenschaftsspektrum der einzelnen *Salicornia*-Sippen handelt. So sei es erlaubt, pflanzensoziologische Fragen an dieser Stelle nur in Form von Beschreibungen, nicht in Form von Tabellen zu behandeln. Im übrigen wird in diesem Kapitel ein Überblick gegeben über die standortmäßige Verteilung der einzelnen Sippen im deutschen Verbreitungsgebiet der Gattung *Salicornia* nebst — wo möglich — vergleichender Hinzuziehung von Befunden in außerdeutschen Halophytengebieten.

Man findet an vielen Stellen mehrere der beschriebenen festen Gruppen nebeneinander. Das ist einerseits ein willkommener Beweis, daß es sich nicht um Standortmodifikationen handelt. Andererseits erschwert dieser Befund etwas die geographische Betrachtung. Doch lehren die Beobachtungen im

gesamten Westküstengebiete, daß eine gewisse Differenzierung auch standortsmäßig vorhanden ist. Das beiliegende Diagramm (Abb. 19) gibt den schematischen Überblick, der noch näher zu erläutern ist.

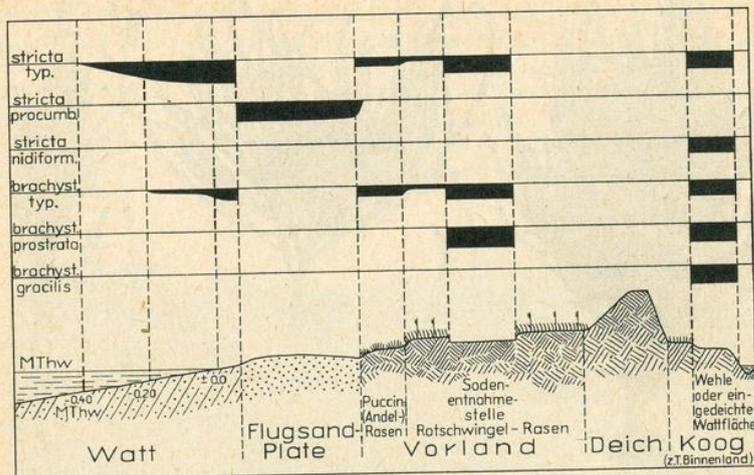


Abb. 19. Schema des Vorkommens der verschiedenen *Salicornia*-Sippen. Die waagerechten Balken geben die Zone des Vorkommens an. Breiteste Stelle der Balken = Hauptvorkommen.

S. stricta typica. Sie herrscht im Gezeitenbereich allein, geht, beeinflusst besonders durch die Außenfaktoren Bodenart und Wasserbewegung, günstigstenfalls bis zu einer Tiefe von -40 cm MThw hinab. Als Konkurrent kommt hier nur eine höhere Pflanze in Frage, *Spartina townsendii*; diese allerdings radikal. Dieses 1927/28 künstlich bei uns eingeführte Gras unterdrückt an den günstigen Standorten, welche für beide Arten die gleichen sind, im Laufe weniger Jahre *Salicornia* vollständig dadurch, daß es den lichtbedürftigen Queller zu sehr beschattet, und daß es als perennierende Pflanze die größere Kraft hat, seinen Platz zu behaupten. Es hat inzwischen an der schleswig-holsteinischen Küste noch weit größere Areale erobert, als bei KÖNIG (1948) ersichtlich ist, und wird voraussichtlich weiteren Gebietsgewinn haben. Dadurch werden die typischen *Salicornia stricta*-Areale von Jahr zu Jahr kleiner.

S. stricta typica geht über den oberen Gezeitenbereich hinaus auch auf die Standorte über MThw, entwickelt sich in beträchtlichen Mengen im Andelbereich (*Puccinellietum maritimae*) und findet sich vereinzelt da und dort sogar im noch höheren Rotschwengelbereich (*Festuca rubra litoralis*). Auf den auf Vorländern häufigen nackten Flächen, welche durch Entnahme von Grassoden für den Deichbau entstanden sind, und welche also um die Sodendicke (8 bis 10 cm) tieferliegen als der umgebende Rasen, findet der Wattqueller wieder geeignete Lebensräume. Ökologisch gleichartig hinsichtlich fehlender Konkurrenten sind die aufgebaggerten Spülfelder, wie sie sich vorübergehend besonders in der Nähe der Häfen als Queller-Wuchsorte finden. Gerade auf solchen Feldern mit ganz frischem, noch nie durchwurzelt gewesenem, dazu meist sehr nährstoffreichem Substrat von schlammiger Beschaffenheit und Polygonstruktur findet man die üppigsten Exemplare von *S. stricta typica*, dunkelgrüne, kugelige Büsche von 30 bis 40 cm Höhe und $\frac{1}{2}$ bis 1 Pfd. Gewicht.

Ähnliche Standorte gibt es im Küstengebiet auch hinter den Deichen: Ränder von alten Wehlen, eingedeichte Wattflächen in neuen Kögen, Ränder von Entwässerungsgräben, Ränder von Materialentnahmestellen bei Deichbauten. Dort gedeiht der Wattqueller ebenso. — In Schweden, England, Frankreich fand ich das gleiche hinsichtlich der Standorte.

Im eigentlichen Binnenlande scheint er aber nicht vorzukommen. Wenigstens habe ich ihn auf den mir selbst zugänglich gewesenen Stellen nicht getroffen und habe auch keine Exemplare von solchen Stellen erhalten. Immerhin wäre es denkbar, daß *S. stricta typica* auch dort einmal auftritt, etwa infolge von Samenübertragung durch Zugvögel.

S. stricta typica ist also die Gruppe mit dem größten Anpassungsvermögen an verschiedenartige Standorte. Das Gebiet des *Salicornietum strictae* Wi. Christ. 1955 ist also keineswegs der einzige Standort, wo *S. stricta typica* sich wohlfühlt. In der Konkurrenz mit anderen Pflanzen unterliegt sie jedoch ebenso schnell wie die übrigen *Salicornien*.

S. stricta ssp. *procumbens*. Sie ist die am engsten auf einen bestimmten Standort angewiesene Sippe. Sie ist die einzige, die auf den Flugsandflächen vorkommt, welche sich an mehreren Stellen der Westküste und besonders auf den Ostfriesischen Inseln gebildet haben. Solche Platen sind an unserer Küste etwa 1 km breit. Sie werden im allgemeinen nicht in ihrer gesamten Fläche von diesem Queller besiedelt, sondern nur in bestimmten Zonen. Die Pflanzen meiden die an der offenen See gelegenen und die höchsten und trockensten Stellen der Platen, welche den größten Flächenanteil ausmachen. Sie halten sich an die der offenen See abgewendeten, flach ins tiefere Watt auslaufenden oder an das grüne Vorland anschließenden Ränder, welche einen höheren Feuchtigkeitsgehalt haben, und wo der Sand deshalb weniger ins Stäuben kommt. So ist es bei St. Peter und auf dem Buschsand/Trischen. Der Standort am Aventotfer See, wo diese Sippe jetzt nicht mehr vorkommen wird, ähnelte in den Korngrößen und im Wassergehalt den Flugsandplatten sehr. Es handelt sich hier um diluvialen Sand, welcher an diesem Ort aber nicht stäubt, weil der Wassergehalt zu hoch ist, und wo sich deshalb sogar *Vaucherien* ansiedeln und eine geschlossene Decke bilden können — ähnlich wie am Vorlandrand von St. Peter. Dorthin mögen Samen des Flugsandquellers durch Vögel gebracht worden sein.

Ssp. *procumbens* ist wahrscheinlich auch auf den dänischen und holländischen Sandinseln zuhause, obwohl ich sie auf meiner Reise 1957 nirgends fand. Pilsy Island östlich Portsmouth ließ nach den Standortaspekten ihr Vorkommen erwarten. Es fand sich aber dort nur *stricta typica*. Doch muß ich nach der Beschreibung und der Abb. bei SMITH (1813) annehmen, daß sie in England anderswo vorkommt oder vorkam.

S. stricta ssp. *nidiformis*. Sie ist eine Sondergruppe, welche sich, wie erwähnt, im Kulturversuch als konstant in verschiedenen wichtigen Merkmalen erwies. Doch habe ich sie im Freien in typischer Ausbildung bisher nur an wenigen Stellen gefunden: In Brösüm/Eiderstedt 1937 und 1938 wuchs sie an den Spätungen, wo der Schlick trockenlag. Im Sommer 1945 und später sah ich an einem der alten Tiefs inmitten der Insel Pellworm auf nacktem, vorlandähnlichem Grund einen größeren Bestand davon. 1950 und später standen solche Queller in ziemlich großer Menge auf dem trocken-gefallenen Boden des Rantumbeckens/Sylt. Der Boden besteht hier aus 10 bis 15 cm Dünensand auf zähem, altem Klei. Ssp. *nidiformis* dürfte mithin ausschließlich auf binnendeichs gelegene Standorte beschränkt sein. Es mag

sein, daß diese gegenüber den Vorländern insofern leichter zu behaupten sind, als sie nicht öfter durch Sturmfluten von stark bewegtem, stark salzhaltigem Wasser überflutet werden, sondern langfristig im gering salzigen Bezirk ohne Überflutung liegen. — An den von mir besuchten schwedischen, holländischen, englischen und französischen Wuchsorten habe ich die Gruppe nicht gefunden.

S. brachystachya typica. Sie ist neben dem Wattqueller am weit-räumigsten verbreitet. An günstigen Stellen geht sie sogar auf das Watt hinunter. Man findet hier z. T. kräftige, gesunde, z. T. kümmernde und absterbende Exemplare. An letzteren zeigt sich die untere Grenze des Vorkommens, welche abhängig ist von verschiedenen Außenfaktoren, besonders Bodenart und Wasserbewegung, aber wohl nicht tiefer als etwa — 20 cm MThw gesetzt werden kann. Sandgrund und unruhiges Wasser verschieben sie höher hinauf. Beherrschend und in der besten individuellen Entwicklung tritt *S. brachystachya* oberhalb MThw auf den Vorländern und Spülfeldern auf, teils in lockerem Bestande auf nackten Flächen als üppige buschige Exemplare, teils individuenreich, aber in kleinen Exemplaren zwischen den jungen *Puccinellia maritima*-Siedlungen. Die von ihr besetzten Areale ver-raten sich im Herbst oft schon weithin durch ihren schönen weinroten Farbton. Ebenso wie auf den Vorländern ist diese Art auf watt- und vorland-ähnlichen Stellen binnendeichs am häufigsten. Auch vertritt sie anscheinend allein die Gattung auf den Salzstellen im Binnenland. Alle mir von solchen zugänglich gewordenen Exemplare gehörten der kurzährigen Gruppe an in all ihren verschiedenen Entwicklungstypen — breit buschig bei lockerem Bestand auf nackten Flächen; schlank und hoch gewachsen an weniger gut belichteten Stellen wie Grabenrändern; unverzweigte, kleine Exemplare im dichten Bestand anderer Halophyten (s. auch f. *prostrata*). — Die gleichen Befunde machte ich in Schweden, Holland, England und Frankreich.

Soziologisch ist neuerdings nach Vorbemerkungen hinsichtlich dieser *Salicornia*-Sippe bei TÜXEN (1950) und Aufstellung eines *Salicornietum patulae* Wi. Christ. (1955) („*Salicornia herbacea* L. var. *patula* Duv.-Jouve em. König“ dort ist Synonym zu *S. brachystachya* Meyer) von TÜXEN (1955, 1957) diese neue Assoziation zu den nitrophilen Spülsaum-Gesellschaften der *Cakiletales maritimae* gestellt worden; *S. brachystachya* wird also hinsichtlich der Standortsansprüche als stärker nitrophil als *S. stricta* angesehen.

Dem kann ich nach meinen eigenen Beobachtungen nicht beistimmen. Sicher kann *S. brachystachya* gelegentlich im Spülsaumgebiet gefunden werden. Das halte ich dann aber für verbreitungsbiologisch bedingt, nicht für ökologisch erfordert. Gewiß entwickelt sich die Art auf nitratreichem Boden besonders gut (hoher Vitalitätsgrad) (s. Bemerkungen über Spülfelder). Das geschieht aber — um Pflanzennachbarn von *brachystachya* zu nennen — bei *S. stricta* und *Puccinellia maritima* ebenso.

S. brachystachya f. *prostrata*. Sie ist nur über MThw anzutreffen, außen- und binnendeichs überall dort, wo nackte Flächen zur Erstbesiedlung freiliegen, also Bodenentnahmestellen (sog. Spätlinge oder Püttlöcher) und aufgebaggerte Spülfelder, wie oben erwähnt. Dort kann sie, ebenso wie auch andere Pionierpflanzen — *Spergularia marginata* und *S. salina*, *Glauca Agrostis alba*, evtl. auch *Bromus mollis* und *Agropyron repens* —, ungehinder, rosettenartig in die Breite wachsen. Wegen Platzkonkurrenz ist sie ausgeschlossen aus dem *Puccinellia maritima*-Rasen. Sie ist anscheinend nicht

durch erbliche Anlage formbeständig, wird deshalb auch nur „forma“ genannt und der *brachystachya typica* unmittelbar zugeordnet. Im Binnenland kommt sie gleichfalls vor. Ebenso wurde sie in gleicher Weise an den mehrfach genannten außerdeutschen Stellen angetroffen.

S. brachystachya ssp. *gracilis*. Sie ist von der kurzährigen Gruppe die ökologisch am engsten begrenzte. Sie entspricht, ebenso wie hinsichtlich der frühen Blüte- und Reifezeit, auch standortsmäßig der *S. stricta* ssp. *nidi-formis*. Wie diese bevorzugt sie schwach salzige Standorte binnendeichs. An der schleswig-holsteinischen Westküste wurde sie an folgenden Stellen gefunden: im Finkhauskoog bei Husum 1945; an den Spätlingen bei Brösüm; im Ehsterkoog/Eiderstedt 1945; bei Stinteck/Büsum; auf Pellworm inmitten der Insel an vielen Gräben, teils allein herrschend; im Rantum-Becken (Sylt). — Von den binnendeutschen, schwedischen, holländischen, englischen, französischen Wuchsorten ist sie mir nicht bekannt geworden.

In der Landgewinnungspraxis (WOHLENBERG, vor allem 1938) ist der Queller an solchen Stellen durch Aussaat mit Erfolg angesiedelt worden, wo die Höhenlage des Watts und sonstige Außenbedingungen sein Gedeihen wohl zugelassen hätten, wo aber infolge von verbreitungsbiologischen Hindernissen keine Samenablagerung stattfand oder der Samen- oder Keimlingsbestand zerstört wurde. Man kann also ständige oder zeitweilige Lücken im Vegetationsbestand auf diese Weise künstlich schließen. Wie aus den vorstehenden Ausführungen dieses Kapitels hervorgeht, ist für diese technischen Maßnahmen nur der Wattqueller, *S. stricta typica*, geeignet. Er allein erträgt die Bedingungen des Gezeitenbereiches. Die auf trockenen Vorländern relativ leicht zu erntenden *brachystachya*-Samen würden im Gezeitenbereich ebensowenig fortkommen wie die des Flugsandquellers, *S. stricta* ssp. *procumbens*.

Systematik

Wir kommen nun zur Begründung der in den vorstehenden Kapiteln verwendeten systematischen Begriffe und Namen. Es wurden eine Anzahl dem Äußeren nach deutlich unterscheidbare Einheiten gefunden, die aber nicht alle konstant bleiben. Nach den Chromosomenzahlen sind zwei Gruppen zu unterscheiden. Damit ist nicht zwangsläufig verbunden, daß auch äußere Unterschiede vorhanden sind. Denn es gibt (MÜNTZING 1936) in dieser Hinsicht alle möglichen Kombinationen: Chromosomengleichheit bei Formgleichheit, Chrs.-Verschiedenheit bei Formverschiedenheit, Chrs.-Gleichheit bei Formverschiedenheit, Chrs.-Verschiedenheit bei Formgleichheit. Bei *Salicornia* ist der günstige Fall gegeben, daß die Chromosomenverschiedenheit parallel geht mit morphologischer, physiologischer, biologischer und ökologischer Verschiedenheit.

Diese in den Chromosomenzahlen verschiedenen Hauptgruppen, Wattqueller und kurzährig-buschiger Queller, sollen nun zunächst näher betrachtet werden. Die Bezeichnung „Hauptgruppen“ erscheint insofern gerechtfertigt, als sie die anscheinend lebenskräftigsten, häufigsten Einheiten betrifft, von welchen die übrigen Sippen abzuleiten sind. Die beiden Gruppen zeigen Unterschiede folgender Art:

	<i>S. stricta typica</i>	<i>S. brachystachya typica</i>
Chromosomenzahl (2n)	36	18
Zentralzylinder	dick	dünn
Wurzel	dichtes Büschel	dünnere
Verzweigung	gering	reich

Scheinähren	lang	kurz
Blüten	fast gleichgroß sichtbar	seitliche Blüten mehr verdeckt
Samen	größer, Wurzel länger als Keimblätter	kleiner, Wurzel kürzer als Keimblätter
Perigon nach der Reife	im Zusammenhang bleibend, einschrumpfend	deckelförmig, bald nach der Reife abfallend
Saugkraft der Pflanze ..	geringer	größer
Blüte- und Reifezeit...	früher	später
Vorkommen	unterhalb MThw gut gedeihend	gut oberhalb MThw gedeihend

Die Unterschiede sind also sehr umfassend und tiefgehend. Dadurch ist in jeder Hinsicht eine weite Trennung der beiden Sippen bewirkt worden, obwohl sie räumlich sehr oft so dicht beieinander stehen, wie es überhaupt nur möglich ist, derart, daß ihre Wurzeln sich innig ineinander verflechten. Eine Bastardierung ist dennoch nicht bekannt geworden. Sie dürfte schon deshalb praktisch erschwert sein, weil die Blütezeit der beiden Formen im allgemeinen um etwa 14 Tage differiert und die Formen außerdem noch protandrisch sind. Die Pollen der *S. stricta* sind also meist schon entleert, wenn die Narben der *S. brachystachya* sich erst entwickeln. Käme wirklich eine Bestäubung zustande, so wäre noch die Frage, ob bei der Verschiedenheit der Chromosomenzahl ein lebenskräftiger Bastard entstehen könnte; sagt doch RENNER (1929): „Die Geschichte der Fortpflanzung solcher Bastarde (zwischen Arten mit ungleicher Chromosomenzahl) ist die Geschichte von Störungen.“ Es wird in der Literatur allerdings auf die Möglichkeit von Bastardbildung und von Übergangsformen bei *Salicornia* hingewiesen (BUCHENAU und FOCKE 1872, MOSS 1911, FEEKES 1936). Doch sind das teils nur Vermutungen, teils Deutungen, die wahrscheinlich darauf beruhen, daß die starke morphologische Variabilität infolge mangelnden Materials nicht voll zu übersehen war. Klarheit könnten indessen nur Kreuzungsversuche bringen. Wohl können die beiden Gruppen sich phänotypisch sehr ähnlich werden (besonders in den Degenerationsphasen), doch bleiben sie trotzdem erblich stets scharf unterschieden.

Die Unterschiede cytologischer, morphologischer, biologischer und ökologischer Art erscheinen jedenfalls so tiefgehend und mannigfaltig, daß die beiden Sippen als Arten voneinander unterschieden werden müssen.

Die beiden Arten sind in Deutschland am klarsten von BUCHENAU und FOCKE (1872) erkannt und beschrieben worden.

Die bei LINNÉ (1753 und 4. Aufl. 1797) gegebenen Beschreibungen unter „*Salicornia europaea*“ und „*herbacea*“ sind so wenig eindeutig, daß man nichts damit anfangen kann — zumal in Schweden beide Arten vorkommen. Ich verwerfe diese Namen daher entsprechend den Botanischen Nomenklatur-Regeln, Art. 62 und 63 (BRIQUET-HARMS 1935).

Nach Einsicht in weitere und ausschlaggebende Literatur und Herbarstücke in der letzten Zeit komme ich zu folgender Einstufung und Nomenklatur (teils in Abweichung von der bisher einstweilig und vorbehaltlich gebrauchten):

Salicornia brachystachya G.F.W. Meyer 1824

Dieser Queller ist erstmalig deutlich beschrieben bei G.F.W. MEYER (1824). Er führt (*S.* 178) unter „*S. herbacea* subv. *brachystachya* m.“ die Pflanzen auf, deren „Blütenähren ... durch Verkürzung und fast zylindrische

gleiche Dicke ... von ihrer gewöhnlichen Form abweichen“. Dazu befindet sich im Herbar Göttingen aus dem MEYERSchen Herbar, von ihm selbst signiert, eine „*Salicornia herbacea* L. subvar. *brachystachya*, Carolinensiel, med. Aug. 1823“. Ich gebe eine Abbildung dieser Pflanze wieder (Abb. 20a). Es ist eindeutig unser kurzjährig-buschiger Queller.

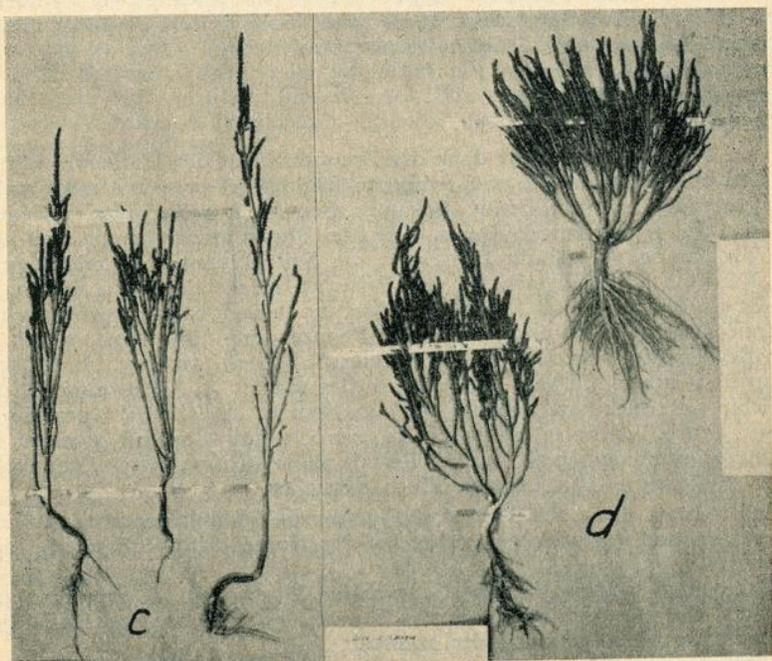
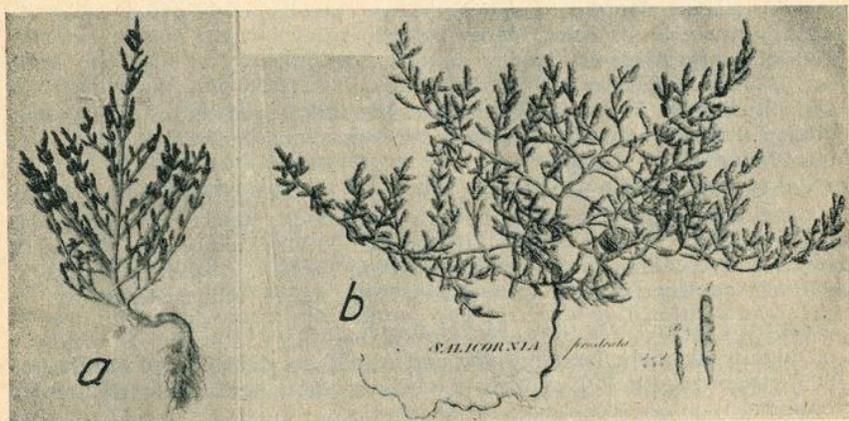


Abb. 20. a = *S. brachystachya typica*, leg. G. F. W. MEYER, Carolinensiel, med. Aug. 1823 (Herbar Göttingen). — b = *S. brachystachya* f. *prostrata*, Abb. (Tab. III) aus PALLAS 1803. — c = *S. stricta typica*, leg. G. F. W. MEYER, Carolinensiel d. 26.en Aug. 1822 („*S. herbacea* v. *stricta*“) (Herbar Göttingen). — d = *S. stricta typica*, leg. G. F. W. MEYER, Carolinensiel d. 26.en Aug. 1822 („*S. herbacea* α, *erecta*“) (Herbar Göttingen).

Er hat somit den Namen zu tragen
Salicornia brachystachya G.F.W. Meyer.

Synonyme dafür sind:

- 1) *S. ramosissima* Woods 1851;
- 2) *S. patula* Duval-Jouve 1868 (auch Herbarstück des Autors aus dem Pariser Museum verglichen);
- 3) *S. gracillima* (Townson) Moss 1911;
- 4) *S. pusilla* Moss 1911;
- 5) *S. arborea* Feeke 1936.

3) bis 5) halte ich nach den eigenen Beobachtungen und Vergleich mit Herbar Cambridge für phänotypische Varianten von *S. brachystachya* (vgl. Abb. 16 und 17).

Von den älteren Autoren PALLAS, SMITH, ROEHLING (MERTENS und KOCH) ist keine Beschreibung oder Abbildung vorhanden, welche mit Sicherheit auf diese Sippe paßt. OEDER (1767) bringt Beschreibung und Abbildung einer *Salicornia*, der er das Merkmal „*patula*“ zuteilt. Aber Text und Bild sind nicht eindeutig, so daß auch dieser Autor außer Acht zu lassen ist.

Salicornia brachystachya Meyer forma *prostrata* (Pall. 1803)

Die erste deutliche Beschreibung und Abbildung dieser Sippe hat PALLAS (1803) gegeben (Abb. 20b). Deshalb wird der Name „*prostrata*“ hier wieder verwendet.

Von Moss (1911) wird diese Sippe als eigene Art gewertet, und es werden unter einer eigenen Subsektion „*Prostratae*“ noch weitere gespreizt-niedergedrückte Arten unterschieden oder neu beschrieben:

- S. oliveri* Moss 1911;
- S. smithiana* Moss 1911;
- S. appressa* auct.

Von *S. oliveri* liegen mir dank der Freundlichkeit der Herbarverwaltung der Universität Cambridge zwei Syntypen-Exemplare vor, von Moss signiert: „*Salicornia Oliveri* mihi, Erquy, Brittany, Sept. 11th 1909.“, klar gegliederte Pflanzen mit relativ langen Ähren. Die drei Blüten einer Gruppe sind nach der Trocknung vollständig zu sehen; die Seitenblüten sind relativ groß. Die Perigone scheinen sich bei der Reife als Deckel lösen zu wollen. So spricht einiges dafür, daß *S. oliveri* zur Verwandtschaft meiner *brachystachya*-Gruppe gehört. Eine dritte Syntypen-Pflanze wird von Moss selbst auf dem Begleitzettel vom 27. Sept. 1909 mit „*Salicornia*? sp. nov.“ bezeichnet. Er erwähnt noch: „flowers and seeds earlier than . . . *S. ramosissima*“ und schließt: „if really new“, möchte er den Namen „*S. Oliverii*“ vorschlagen. Dieses dritte Exemplar erscheint im getrockneten Zustand weniger auf *brachystachya* zu deuten als — nach Gestalt, Blütengruppe, Wurzel und früher Blüte-/Reifezeit — auf unseren Flugsandqueller.

Ich vermag nach den Herbarstücken nichts Endgültiges über *S. oliveri* auszusagen und diskutiere sie daher bei der Nomenklatur-Erörterung nicht weiter.

Die beiden anderen Namen „*S. smithiana* Moss“ und „*S. appressa* auct.“ sehe ich als spätere Synonyme von *S. prostrata* Pall. an; ich halte diese Pflanzen für Modifikationen der *prostrata*.

Nun kann ich aber auch dem nicht beistimmen, die *prostrata*-Sippe in den Art-Rang zu erheben. Auf Grund der Kulturversuche, der zahlreichen Freiland-Beobachtungen an vielen Arten und des Vergleichs aller Merkmale sehe ich *prostrata* nur als forma an, halte also für möglich, daß es sich nicht

um eine erblich fixierte Ausprägung handelt; denn, so charakteristisch sie in der typischen Gestalt ist, findet man doch alle Übergänge zu hochbuschigen *brachystachya*-Pflanzen in enger Nachbarschaft. Da ich aber nicht ganz sicher weiß, ob es sich um ökologisch bedingte Modifikationen oder um Kreuzungen von zwei sehr nahe verwandten Sippen mit allen Zwischenformen handelt, schlage ich vor, dieser Gruppe einen Namen zu geben. Übrigens finden sich auch bei anderen Gruppen gespreizt-niedergedrückte Formen, welche wahrscheinlich durch Standortseinflüsse bedingt sind: so unter der nächsten Gruppe, ssp. *gracilis*. Unter der Syntypen-Sammlung von Cambridge sind mehrere Exemplare einer *Salicornia disarticulata* „var. *humifusa* E. S. Marshall“ von gleichem Habitus. Einen erblichen Unterschied gegenüber *typica* halte ich jedenfalls bei *prostrata* für eher gegeben als bei der stark sukkulenten Form von *brachystachya* mit kugelig aufgeblasenen Ährensegmenten, der ich deshalb keine eigene Benennung zubillige.

Salicornia brachystachya Meyer ssp. *gracilis* G.F.W. Meyer 1824

Diese Gruppe ist ökologisch ziemlich spezialisiert. Ich halte sie trotzdem nicht für eine modifikative Ausprägung von *brachystachya typica*, sondern für eine genetisch festgelegte Sippe, weil sie bei den Kulturen unter verschiedenen ökologischen Bedingungen über zwei Generationen konstant blieb. Zwischenformen zwischen ihr und *brachystachya typica* kommen oft vor (Farbe, Habitus, Ähren). Ob es sich um Kreuzungen handelt, vermag ich nicht zu sagen. Die verwandtschaftliche Zugehörigkeit zur Art *S. brachystachya* möchte ich durch Einstufung als ssp. kennzeichnen. Der Name kann meines Erachtens von G.F.W. MEYER übernommen werden. Ist die Beschreibung bei ihm (1824) auch nicht sehr ausführlich, so doch recht charakteristisch. Weniger deutlich ist allerdings ein prostrates Exemplar seines Herbars aus dem Göttinger Herbar (Abb. 21a), von MEYER selbst signiert: „*Salicornia herbacea* v. *gracilis* m.“. Ich selbst fand prostrate *gracilis*-Pflanzen im Rantumbecken/Sylt.

Salicornia stricta G.F.W. Meyer 1824 *typica*

Die älteste Benennung des Wattquellers, die ich für brauchbar halte, ist die MEYERSche von 1824. Zur Verdeutlichung seiner Beschreibung dienen zwei Blätter seines Herbars mit seiner Signierung, welche ich als Beleg abbilde. Das eine (Abb. 20d) nennt er „*Salicornia herbacea* α , *erecta*, Carolinensiel d. 26.en Aug. 1822“. Das andere (Abb. 20c) nennt er „*Salicornia herbacea* v. *stricta*, Carolinensiel d. 26.en Aug. 1822“. Wie man sieht, entspricht die „*erecta*“ dem Durchschnittshabitus der Art, die „*stricta*“-Pflanzen dagegen sind offenbar lichtungsrige, im Schatten gewachsene Exemplare derselben Art (vgl. Abb. 18). Streng genommen müßte man die Art also „*erecta*“ nennen. Aber „*stricta*“ glaube ich belassen zu können, da diese Modifikation zur Art gehört und da der Name sich schon weitgehend eingebürgert hat. DUMORTIER kann nicht als Autor genommen werden, da seine Beschreibung (1868) viel später liegt.

Salicornia acetaria Pall., einen älteren Namen, verwerfe ich, da auf PALLAS' Tafeln (1803) darunter zwei Pflanzen ganz verschiedenen Typs abgebildet sind, eine deutliche *stricta* und eine, welche mehr zur *brachystachya*-Gruppe zu gehören scheint.

Salicornia biennis Afzelius glaube ich ebenfalls außer acht lassen zu können, da ich keine Anhaltspunkte für die Verwendung dieses Namens fand. Es ist überhaupt fraglich, ob es eine zweijährige Art in Europa gibt. Auch Herr Prof. TALLON in Arles, mit dem ich darüber sprach, ist skeptisch.

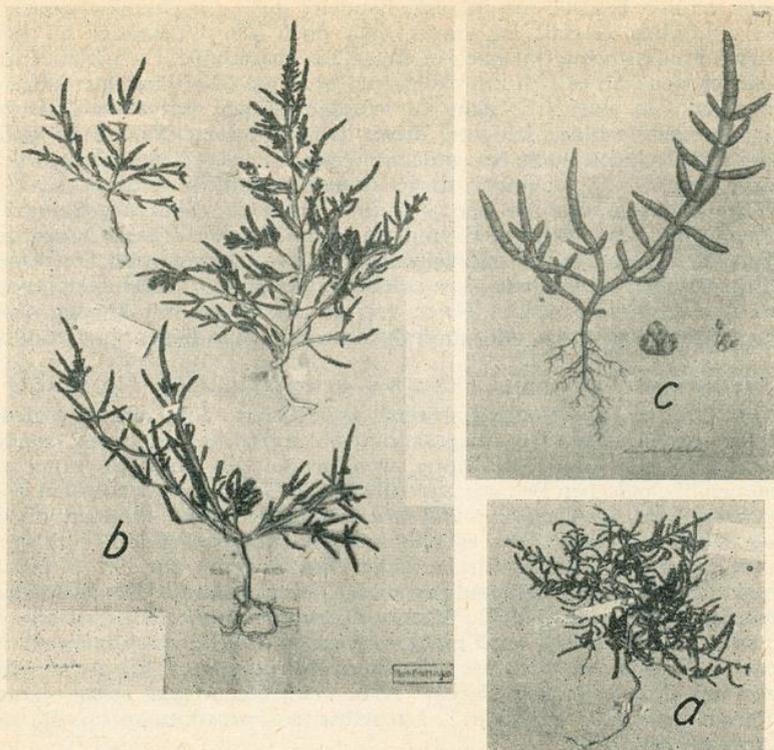


Abb. 21. a = *S. brachystachya* ssp. *gracilis*, leg. G. F. W. MEYER, („*S. herbacea* v. *gracilis* m.“) (Herbar Göttingen). — b = *S. stricta* ssp. *procumbens*, leg. G. F. W. MEYER, Norderney, m. Aug. 1822 („*S. herbacea* v. *procumbens*“) (Herbar Göttingen). — c = *S. stricta* ssp. *procumbens*, Abb. (Taf. 2475) aus SMITH 1813.

Ich fand am 2. Oktober 1957 bei Palavas (Hérault) in einer Salzpflanze einige *Salicornia*-Keimlinge von etwa 5 Segmenten; das ist mir anderswo nicht begegnet. Vermutlich handelte es sich um verspätete Keimung. Ob AFZELIUS solche Pflanzen (in Schweden gefunden?) bei der Aufstellung einer zweijährigen Art vor Augen gehabt hat?

Salicornia Emerici Duval-Jouve liegt mir außer in der Beschreibung (1868) in drei Exemplaren der Sammlung des Autors aus dem Herbar des Nationalmuseums Paris vor. „Rec. le 12 octobre 1869, marais salants à Palavas près Montpellier“. Nach einigen deutlichen Merkmalen — wohl geformte abfallende Perigondeckel, kleines Wurzelsystem — machen mir diese Pflanzen den Eindruck, als gehörten sie zur *brachystachya*-Gruppe, vielleicht sind es Schattenexemplare. Ähnliche Pflanzen fand ich selbst in demselben Gebiet. Da sie mir insgesamt doch einigermaßen von den mir bekannten deutschen *Salicornien* abzuweichen scheinen, treffe ich über sie keine Entscheidung. Nomenklatorisch muß der Name *S. Emerici* als Bezeichnung unseres Wattquellers schon deshalb außer Betracht gelassen werden, weil er erst 1868 eingeführt wurde.

Als neuere Synonyme für *S. stricta* sehe ich auf Grund vergleichender Studien an lebenden und toten Pflanzen und auch auf Grund der Literatur folgende an:

- 1) *Salicornia dolichostachya* Moss 1912;
- 2) *S. strictissima* Gram;
- 3) *S. leiosperma* Gram.

Von *dolichostachya* liegen mir eine Anzahl Herbarexemplare (darunter ein Syntypus) aus dem Herbar Cambridge vor, z. T. von Moss selbst bestimmt. Nach Vergleich dieser Pflanzen mit lebenden von z. T. den gleichen englischen Standorten (Emsworth) sowie von französischen, schwedischen und vor allem verschiedenerlei deutschen Standorten halte ich *dolichostachya* nur für eine phänotypische langjährige Variante von *stricta typica*.

Die Namen *strictissima* und *leiosperma*, die nur in der RAUNKIAERSCHEN Flora erscheinen, sieht Herr Prof. GRAM, wie er mir schrieb, selbst als nomina nuda an, die von ihm provisorisch gedacht waren. Ich halte auf Grund von Herbarmaterial von Kopenhagen und Göteborg die unter diesen beiden Namen bezeichneten Salicornien für modifikative Varianten von *S. stricta typica*. NANNFELDT (1955) ist ebenfalls wegen der Artselbständigkeit von *S. leiosperma* skeptisch.

Salicornia stricta Meyer ssp. *procumbens* (J.E. Smith 1813) G.F.W. Meyer 1824

Die „*Salicornia procumbens*“ bei SMITH (1813) scheint nach Habitus und Blüte aus der Tafel 2475 (Abb. 21c) und nach der Bemerkung „flowering in August“ (dagegen bei seiner *Salicornia annua*: „flowering in August or later“) unser Flugsandqueller zu sein. Deutlicher wird das bei MEYER (1824). Die Beschreibung seiner „*S. herbacea procumbens* m.“ ist zwar auch recht dürftig (Stengel niederliegend, teilt sich in stumpfwinklig ausgehende Äste). Aber im Göttinger Herbar befindet sich ein Blatt, von MEYER selbst signiert: „*Salicornia herbacea* v. *procumbens*, Norderney, m. August 1822“ (Jahreszahl nicht ganz genau zu lesen). Die dazugehörigen drei Pflanzen (Abb. 21b) sind typische Flugsandqueller; es haften an den getrockneten Pflanzen sogar heute noch Sandkörner von der Korn-Größe des Dünenandes. So ist es wohl gerechtfertigt, beide Autoren, SMITH und MEYER, als Autoren zu nennen. Synonyme für diese Sippe habe ich nicht finden können.

Salicornia stricta Meyer ssp. *nidiformis* subsp. nov.

Diese Quellersippe finde ich in der Literatur nicht mit Sicherheit erwähnt. Am ehesten könnte man vermuten, daß die von FEEKES (1936) als Nr. 4, 7, 10 abgebildeten Pflanzen hierher gehören. Er hat sie aber nicht mit wissenschaftlichen Namen benannt. Da dieser Queller nach seiner Formkonstanz in zwei Kulturgenerationen, nach Habitus und früher Blüte-/Reifezeit sich als feste Sippe erwies, wird er als subsp. von *stricta* neu beschrieben. Den Namen habe ich nach dem Aussehen von typischen Exemplaren gewählt. Das auf Abb. 9 abgebildete Exemplar ist etwas zu klein, um diese Gestalt ganz deutlich zum Ausdruck zu bringen. In meiner Arbeit 1939 zeigt Abb. 4 das charakteristische Aussehen. Typen-Exemplare (naß und trocken konserviert) vom Rantumbecken/Sylt 14. Sept. 1958 und vom 28. 8. 1959 werden im Botanischen Institut der Universität Kiel hinterlegt.

Caulis principalis et omnes caules laterales solo appressi; solum spicae curvatae se erigunt. Omnis planta figuram nidi formans. Spicae 5—10 cm longae, 10—20 segmenta. Flores laterales paene aequabiles flori medio. Semina extremo Augusto maturescunt.

Habitat solum non maxime salsum plusminusve siccum in aliquibus regionibus interioribus litori propinquis.

Tabelle 8

brachy- stachya typica	Chrs. (2n)	Habitus	Wurzel	Blatt- rand	Scheinblhre	Blüten	Samen	Perigon teil	Keim- zeit	Blüte- zeit	Reife- zeit	Standort
f. pro- strata	18	Zweiße dem Boden ange- drückt, Ah- ren + auf- recht	wie brachy- stachya typ.	ge- bogen	wie brachy- stachya typ.	wie brachystachya typ.	wie brachy- stachya typ.	wie brachy- stachya typ.	(März-) April	Ende August	Ende Oktober	untere Grenze -10-20cm MHW, Vorländer, Salzstellen der Küsten binnendeichs und des Binn- enlandes
ssp. brachi- lis	18	wie brachy- stachya typ.	wie brachy- stachya typ.	ge- bogen	länger als brachyst. typ. (2-4cm), Ende ver- jüngt	wie brachystachya: Bl. - Dreieck aber etwas spitzwinkliger	wie brachyst. typ., etwas schlanker am Kleinsten	wie brachy- stachya typ.	(März-) April	Anfang August	Ende August	Salzstellen der Küste binnendeichs
stric- ta typica	36	Zweiße und kürzer aus- reicht, nur bei. Länge kürzer durch Schwere han- genda	größer, größer als Bällen	wenig ge- bogen	4-9 (-15) cm lang, zylin- drisch, Ende verjüngt	Zw. gleichseit. Drei- eck bildend. Mittel- bl. rhombisch, oben + abgerundet. Seiten- bl. mind. halb so groß wie Mittelbl. + Trennlinien spitz x bildend	schlank, am größten, braun, Wurzel meist länger als Koty1.	hautar- tig, mit Nachbar- gewebe im Zw- sammen- hang	(März-) April	Mitte August	Oktober	untere Grenze -40cm MHW, Vorländer, Salzstellen der Küste binnendeichs
ssp. procum- bens	36	Unregelm. Form, Spitz meist + schrag, ge- ringe Ver- zweigung	sehr lang, lader- formig, locker	wenig ge- bogen	3-7cm. dick, + stark subkulent	wie stricte typ., Mittelbl. oben meist etwas mehr abgerundet	etwas klei- ner u. runder als stricte typ.	deckel- artig, aber ver- schwimmt ab- fallend	(März-) April	Mitte August	Ende Sep- tember	Flugsand- platten
ssp. nidi- formis	36	Zweiße dem Boden ange- drückt, Ah- ren aufrecht	nicht so groß wie stricte typica	wenig ge- bogen	4-8cm, zy- lindrisch- walzig	wie ssp. procumbens	wie ssp. procumbens	wie ssp-pro- cumbens	(März-) April	Anfang August	Ende August	Salzstellen der Küste binnendeichs

Ein Duplikat dieser Tabelle findet sich im Anhang.

Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Als Zusammenfassung wird die beiliegende Tabelle 8 der unterscheidenden Merkmale der verschiedenen deutschen *Salicornia*-Sippen gegeben.

2. Die Angaben der Tabelle bringen Durchschnittsbefunde und Mittelwerte. Im einzelnen können fast bei jedem Merkmal erhebliche Abweichungen vorkommen. Darin zeigt sich die Plastizität der Salicornien.

3. Phänotypische Variabilität und genotypisch bedingte Unterschiede treten in den *Salicornia*-Beständen oft nebeneinander in Erscheinung und erschweren die systematische Beurteilung der Einzelpflanzen.

4. Zur Klärung der Nomenklaturfragen diente neben der Literatur das Herbarmaterial aus Sammlungen der wichtigen Autoren, wobei sich das Herbar von G.F.W. MEYER (im Systematisch-Geobotanischen Institut der Universität Göttingen) als besonders wertvoll herausstellte.

Schriften:

- Altehage, C. u. Roßmann, B.: Vegetationskundliche Untersuchungen der Halophytenflora binnenländischer Salzstellen im Trockengebiet Mitteldeutschlands. — Beih. Bot. Centralbl. Abt. B. **60**, 1/2. Dresden 1939.
- Arnold, A. u. Benecke, W.: Zur Biologie der Strand- und Dünenpflanzen auf Borkum, Juist und dem Memmert. — *Planta*. **23**, 5. Berlin 1935.
- Ascherson, P. u. Graebner, P.: Flora des nordostdeutschen Flachlandes. — Berlin 1898/99.
- — u. — — Synopsis der mitteleuropäischen Flora. **5**. 2. Aufl. — Leipzig u. Berlin 1913.
- Bauer, H. u. Timoféeff-Ressovsky: Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren. In: Heberer, Die Evolution der Organismen. **3**. — Jena 1943.
- Becker, A.: Die Neubesiedlung des Salzflecks von Hecklingen. — *Hercynia*. **3**, 6. Halle (Saale) 1942.
- Blom, C.: *Salicornia strictissima* K. Gram på Sveriges västkyst. — *Medd. Göteb. Bot. Trädg.* (= *Acta Horti Gotob.*) **10**. Göteborg 1935.
- Briquet, J.: Internationale Regeln der botanischen Nomenclatur. — Jena 1935.
- Buchenau, F.: Flora der Ostfriesischen Inseln. — Norden u. Norderney 1891 und 1896.
- — Flora der Nordwestdeutschen Tiefebene. — Leipzig 1894.
- — u. Focke, W.: Die Salicornien der deutschen Nordseeküste. — *Abh. naturw. Ver. Bremen*. **3**, 1. Bremen 1872.
- Chermezon, H.: Recherches anatomiques sur les plantes littorales. — *Ann. Sc. nat. Bot.* **12**. Paris 1910.
- Chevalier, A.: Les Salicornes, leur biologie et leur distribution géographique. — *Rev. Hist. nat. appliquée*. **3**. Paris 1922.
- Christiansen, Wi.: Das pflanzengeographische und soziologische Verhalten der Salzpflanzen mit besonderer Berücksichtigung Schleswig-Holsteins. — *Beitr. Biol. d. Pfl.* **22**, 2. Breslau 1934.
- — Pflanzenkunde von Schleswig-Holstein. — Neumünster 1934 u. 1954.
- — Neue kritische Flora von Schleswig-Holstein. — Rendsburg 1953.
- — Salicornietum. — *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N. F.* **5**. Stolzenau/Weser 1955.

- Clapham, A. R., Tutin, T. G. a. Warburg, E. F.: Flora of the British Isles. — Cambridge 1952.
- Danser, B.: Über die Begriffe Komparium, Kommiskuum und Konvivium und über die Entstehungsweise der Konvivien. — Den Haag 1929.
- Darlington, C. D. a. Wylie, A. P.: Chromosome Atlas of Flowering Plants. 2. Aufl. — London 1955.
- Dibbelt, O.: Beiträge zu einer Halophytenflora der vorpommerschen Salzstellen. — Abh. u. Ber. Pomm. natf. Ges. **3**. St ttin 1922.
- Du Mortier, B.: Bouquet du Littoral belge. — Bull. Soc. Bot. Belg. Brüssel 1868.
- Duval-Jouve, M.: Des Salicornia de l'Hérault. — Bull. Soc. Bot. France **15**. Paris 1868.
- Engler, A. u. Prantl, K.: Die natürlichen Pflanzenfamilien. — III. Tl., 1. Hälfte, 1. Aufl. Leipzig 1894.
- Eyck, M. van: Analyse der Wirkung des NaCl auf Entwicklung, Sukkulenz und Transpiration bei Salicornia herbacea, sowie Untersuchungen über den Einfluß der Salzaufnahme auf die Wurzelatmung bei Aster Tripolium. — Rec. Trav. Bot. Néerl. **36**. Utrecht 1939.
- Faber, K.: Die Salzstellen und ihre Salzflora der Provinz Hessen-Nassau und ihrer Nachbargebiete. — Ber. Oberhess. Ges. f. Nat.- u. Heilk. N. F. Naturwiss. Abt. **13**. Gießen 1930.
- Feeckes, W.: De ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie in de Wieringermeer-Polder, de eerste groote droogmakerij van de Zuiderzee. — Amsterdam 1936.
- Firbas, F.: Pflanzengeographie. In: Strasburgers Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 23./24. Aufl. — Jena 1947. — 27. Aufl. Stuttgart 1958.
- Fitting, H.: Die ökologische Morphologie im Lichte neuerer physiologischer und pflanzengeographischer Forschungen. — Jena 1926.
- Fraine, Ethel de: The anatomy of the Genus Salicornia. — Journ. Linn. Soc. (Bot.) **41**. London 1913.
- Haemmerling, J.: Dauermodifikationen. In: Handbuch der Vererbungswissenschaft. **1**, E. — Berlin 1929.
- Halket, A. C.: The morphology of Salicornia — an abnormal plant. — Ann. of Bot. **42**. No. CLXVI. London 1928.
- Hartmann, M.: Allgemeine Biologie. 2. Aufl. — Jena 1933.
- Hegi, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. III. — München 1912.
- Häkansson, A.: Über verschiedene Chromosomenzahlen bei Scirpus palustris L. — Hereditas. **13**. Lund 1929/30.
- Janchen, E. u. Neumayer, H.: Beiträge zur Benennung, Bewertung und Verbreitung der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands, II. — Wiener Bot. Z. **93**. Wien 1944.
- Keller, B.: Halophyten- und Xerophytenstudien. — Journ. Ecol. **13**. London 1925.
- Knuth, P.: Flora der Provinz Schleswig-Holstein, des Fürstentums Lübeck sowie des Gebietes der Freien Städte Hamburg und Lübeck. — Leipzig 1887.
- — Blumen und Insekten auf den Nordfriesischen Inseln. — Kiel u. Leipzig 1894.
- König, D.: Samen des Quellers (Salicornia herbacea) als Nahrung auf dem Zug. — Der Vogelzug. **9**, 2. Berlin 1938.
- — Die Chromosomenverhältnisse der deutschen Salicornien. — Planta. **29**, 3. Berlin 1939.

- König, D.: *Spartina Townsendii* an der Westküste von Schleswig-Holstein. — *Ibid.* **36**. 1948.
- — Einige ökologische Bemerkungen über das Eiderwatt. — *Dtsch. Gewässerk. Mitt.* **1,4/5**. Koblenz 1957.
- Kolkwitz, R.: Über die Standorte der Salzpflanzen. — *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **35**. Berlin 1917.
- — Salzpflanzenstellen im Saale- und Elbegebiet. — *Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenbg.* **64**. Berlin-Dahlem 1922.
- Legler, F.: Zur Ökologie der Diatomeen burgenländischer Natrontümpel. — *Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl. Abt. I, H. 1 u. 2*. Wien 1941.
- Leick, E.: Ziel, Umfang und Bedeutung der Pflanzen-Ökologie. — *Der Biologe.* **3,5**. München 1934.
- Libbert, W.: Pflanzensoziologische Beobachtungen während einer Reise durch Schleswig-Holstein im Juli 1939. — *Feddes Repert. Beih.* **121**. Berlin-Dahlem 1940.
- — Die Pflanzengesellschaften der Halbinsel Darß (Vorpommern). — *Ibid. Beih.* **114**. 1940.
- Linné, C. v.: *Species Plantarum*, Bd. 1. — Stockholm 1753.
- — *Species Plantarum*, 4. Aufl. curante C. L. Willdenow. — Berlin 1797.
- Loret, H. et Barrandon, A.: *Flore de Montpellier*, 2. éd. par A. Loret. — Montpellier et Paris 1888.
- Löve, A. a. D.: *Chromosome Numbers of Northern Plant Species*. — *Atvinnudeild Haskoans, Rit Landbuna ardeilder, B-flokkur*. Nr. 3. Reikjavik 1948.
- Ludwig, W.: Über die frühere Verbreitung und das heutige Vorkommen des Quellers (*Salicornia europaea* L. = *S. herbacea* L.) in der Wetterau. — *Jahrb. Nass. Ver. f. Natk.* **89**. Wiesbaden 1951.
- Lutze, G.: Die Salzflorenstätten von Nordthüringen. — *Mitt. Thür. Bot. Ver. N. S.* **30**. Weimar 1913.
- Mansfeld, R.: *Die Technik der wissenschaftlichen Pflanzenbenennung*. — Berlin 1949.
- Massart, J.: *Essai de Géographie Botanique des Districts littoraux et alluviaux de la Belgique*. — *Rec. Inst. Bot. Léo Errera.* **7**. Bruxelles 1908.
- Merxmüller, H.: Fragen des Artbegriffes in der Botanik. — *Naturw. Rdsch.* **2**. Stuttgart 1949.
- Meusel, H.: *Vergleichende Arealkunde*. — Berlin-Zehlendorf 1943.
- Meyer, G. F. W.: Über die Vegetation der Ostfriesischen Inseln, mit besonderer Rücksicht auf Norderney, nebst einigen aus den Naturverhältnissen abgeleiteten Bemerkungen über den Kulturzustand des Bodens und dessen Beförderung. — *Hann. Magaz.* **19.—24**. 1824.
- — *Chloris Hanoverana*. — Hannover 1836.
- — *Flora Hanoverana Excursoria*. — Göttingen 1849.
- Montfort, C. u. Brandrup, W.: Physiologische und pflanzengeographische Seesalzwirkungen II. Ökologische Studien über Keimung und erste Entwicklung bei Halophyten. — *Jahrb. wiss. Bot.* **66**. Berlin-Zehlendorf 1927.
- Moss, C. E.: Some species of *Salicornia*. — *Journ. Bot.* **49**. 1911.
- — The Genus *Salicornia* in Denmark. — *Ibid.* **50**. 1912.
- — The International Phytogeographical Excursion in the British Isles, XII. Remarks on the Characters and Nomenclature of some critical Plants noticed on the Excursion. — *New Phytologist.* **11**. London 1912.
- — *The Cambridge British Flora*. Vol 2. — Cambridge 1914.

- Müller-Stoll, W. R.: Über seltene und ausgestorbene Salzpflanzen der Wetterau. — Beitr. naturk. Forsch. Südwestdeutschlands. **10**,1. Karlsruhe 1951.
- Müntzing, A.: The evolutionary Significance of Autopolyploidy. — Hereditas. **21**. Lund 1936.
- Nägeli, C.: Die Zwischenformen bei den Pflanzen. — Sitz.-Ber. Bayr. Ak. d. Wiss. München, Bot. Mitt. **2**. München 1866.
- Nannfeldt, J. A.: Något om släktet *Salicornia* i Sverige. — Svensk Bot. Tidskr. **49**. Stockholm 1955.
- Niemann, G.: Die Halophytenvegetation des Magdeburger Florenbezirkes. — Abh. u. Ber. Mus. f. Naturk. Magdeburg. **6**. Magdeburg 1938.
- Nienburg, W.: Zur Ökologie der Flora des Wattenmeeres. — Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel. **20**. Kiel u. Leipzig 1927.
- — u. Kolumbe, E.: Zur Ökologie des Wattenmeeres, II. Tl. Das Neufelder Watt im Elbmündungsgebiet. — Wiss. Meeresunters. N. F. **21**, Abt. Kiel. **74**. Kiel u. Leipzig 1931.
- Oeder, G. Ch.: Flora Danica. H. 6 u. 28. — Kopenhagen 1767 bzw. 1819.
- Pallas, P. S.: Illustrationes Plantarum. — Leipzig 1803.
- Pompe, E.: Beiträge zur Ökologie der Hiddenseer Halophyten. — Dissert. Greifswald 1940.
- Preuß, H.: Die Vegetationsverhältnisse der deutschen Ostseeküste. — Schr. naturf. Ges. Danzig. N. F. **13**,2. Danzig 1912.
- Raabe, E. W.: Über die Pflanzengesellschaften des Grünlandes in Schleswig-Holstein. — Dissert. Kiel 1946.
- Raunkiaer, C.: Dansk Ekskursions-Flora. 7. Aufl. ved K. Wiinstedt. — Kopenhagen 1950.
- Reese, G.: Über die Polyploidiespektren in der nordsaharischen Wüstenflora. — Flora. **144**. Jena 1957.
- Remane, A.: Art und Rasse. — Verh. Ges. phys. Anthropol. **2**. Stuttgart 1927.
- Renner, O.: Wilde Oenotheren in Norddeutschland. — Flora. N. F. **31**. Jena 1937.
- — Artbastarde bei Pflanzen. — In: Handb. d. Vererbungswissenschaft. **2**,A. — Berlin 1929.
- Repp, Gertr.: Ökologische Untersuchungen im Halophytengebiet am Neusiedlersee. — Jahrb. wiss. Bot. **88**,4. Berlin-Zehlendorf 1939.
- Röhling, J. C.: Deutschlands Flora. Bearb. F. C. Mertens u. W. D. J. Koch. — Frankfurt 1823.
- Rothmaler, W.: Systematische Einheiten in der Botanik. — Feddes Repert. **54**,1. Berlin 1944.
- Rouy, G. et Foucaud, J.: Flore de France. Bd. XII. — Paris 1910.
- Rietz, E. Du.: The fundamental Units of Biological Taxonomy. — Svensk Bot. Tidskr. **24**,3. Uppsala 1930.
- Schratz, E.: Beiträge zur Biologie der Halophyten. III. Über Verteilung, Ausbildung und NaCl-Gehalt der Strandpflanzen in ihrer Abhängigkeit vom Salzgehalt des Standortes. — Jahrb. wiss. Bot. **83**,1. Berlin-Zehlendorf 1936.
- Schulz, A.: Die Verbreitung der halophilen Phanerogamen nördlich der Alpen. — Forsch. z. dtsh. Landes- u. Volksk. **13**,4. Stuttgart 1901.
- — Die Verbreitung der halophilen Phanerogamen im Saalebezirk und ihre Bedeutung für die Beurteilung der Dauer des ununterbrochenen Bestehens der Mansfelder Seen. — Z. f. Naturw. **74**. Stuttgart 1902.

- Schulz, A.: Die halophilen Phanerogamen Mitteldeutschlands. — Z. f. Naturw. **75**. Stuttgart 1903.
- Smith, J. E.: English Botany. — London 1797 a. 1813.
— — Flora Britannica. Bd. 1. — London 1800.
- Steiner, M.: Zur Ökologie der Salzmarschen der nordöstlichen Vereinigten Staaten von Nordamerika. — Jahrb. wiss. Bot. **31**, 1. Berlin-Zehlendorf 1934.
- Sterner, R.: Flora der Insel Öland. — Acta Phytogeogr. Suec. **9**. Uppsala 1938.
- Stocker, O.: Das Halophytenproblem. — Erg. d. Biol. **8**. Berlin 1928.
— — Salzpflanzen. In: Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 2. Aufl. Bd. 8. — Jena 1933.
- Tarnavski, I. T.: Karyologische Untersuchungen an Halophyten aus Rumänien im Lichte zyto-ökologischer und zyto-geographischer Forschung. — Buletinul Facultatii de Stiinte din Cernauti. **12**. Cernauti 1938.
- Tischler, G.: Die Halligflora der Nordsee im Lichte der zytologischen Forschung. — Cytologia. Fujii-Jubil.-Band. Tokyo 1937.
- Turesson, G.: The plant species in relation to habitat and climate. — Hereditas. **6**. Lund 1925.
— — Untersuchungen über die Grenzplasmolyse und Saugkraftwerte in verschiedenen Ökotypen derselben Art. — Jahrb. wiss. Bot. **66**. Berlin-Zehlendorf 1927.
— — Zur Natur und Begrenzung der Arteinheiten. — Hereditas. **12**. Lund 1929.
— — The selective effect of climate upon the plant species. — Ibid. **14**. 1930.
- Tüxen, R.: Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. — Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. Niedersachsen. **3**. Hannover 1937.
— — Grundriß einer Systematik der nitrophilen Unkrautgesellschaften in der Eurosibirischen Region Europas. — Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N. F. **2**. Stolzenau/Weser 1950.
— — Das System der nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften. — Ibid. **5**. 1955.
— — u. Mitarb.: Die Pflanzengesellschaften des Außendeichslandes von Neuwerk. — Ibid. **6/7**. 1957.
- Walter, H.: Verdunstungsmessungen auf kleinstem Raume in verschiedenen Pflanzengesellschaften. — Jahrb. wiss. Bot. **68**. Berlin-Zehlendorf 1928.
— — Die kryoskopische Bestimmung des osmotischen Wertes bei Pflanzen. In: E. Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. XI, Tl. 4, H. 2. — Berlin — Wien 1931.
— — Grundlagen des Pflanzensystems. — Einführung in die Phytologie. II. Stuttgart — Ludwigsburg 1948.
— — Grundlagen der Pflanzenverbreitung. I. Teil: Standortslehre. — Einführung in die Phytologie. III, 1. Stuttgart — Ludwigsburg 1949.
- Warming, E.: Dansk Plantevækst. I. Strandvegetation. — Kopenhagen 1906.
- Wendelberger, G.: Zur Soziologie der kontinentalen Halophytenvegetation Mitteleuropas. — Österr. Akad. d. Wiss. Math.-nat. Kl. Denkschr. **108**. 5. Abh. Wien 1950.
- Wettstein, F. v.: Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich. — Erg. d. Biol. **2**. Berlin 1927.
- Widder, F.: Diagnoses stirpium novarum, I—III. — Phytion. **2**. Horn, N.-Ö. 1950.

- Wohlenberg, E.: Die Grüne Insel in der Eidermündung. — Arch. Dtsch. Seewarte. **50,2**. Hamburg 1931.
- — Über die tatsächliche Leistung von *Salicornia herbacea* L. im Haushalte der Watten. — Wiss. Meeresunters. N. F. Abt. Helgoland. **19,3**. Kiel u. Leipzig 1933.
- — Biologische Landgewinnungsarbeiten im Wattenmeer. — Der Biologe. München 1934.
- — Biologische Forschung und Praxis an der Westküste. — Jahrb. Heimatb. „Nordfriesland“. **23**. Husum 1936.
- — Biologische Kulturmaßnahmen mit dem Queller (*Salicornia herbacea* L.) zur Landgewinnung im Wattenmeer. — Westküste. **1,2**. Heide i. Holst. 1938.
- — Die Nutzenanwendung biologischer Erkenntnisse im Wattenmeer zu Gunsten der praktischen Landgewinnung an der deutschen Nordseeküste. — Cons. perm. intern. pour l'expl. de la mer. Rapp. et proc.-verb. **109**. Kopenhagen 1939a.
- — Zeitgemäße Landgewinnung an der deutschen Nordseeküste. — Die Umschau. **39,22**. Frankfurt a. M. 1939b.
- — Biologische Untersuchungen im Wattenmeer und ihre praktische Nutzenanwendung für die Landgewinnung. In: Probleme der Küstenforschung im südlichen Nordseegebiet. — Schr.-Reihe Prov.-Stelle f. Marschen- u. Wurtenforsch. **1**. Hildesheim 1940.
- Woods, J.: On the various forms of *Salicornia*. — Proc. Linn. Soc. **2**. London 1851.

Tabelle 8

	Chrs. (2n)	Habitus	Wurzel	Blatt- rand	Scheinähre	Blüten	Same	Perigon reif	Keim- zeit	Blüte- zeit	Reife- zeit	Standort
brachy- stachya typica	18	buschig, reich verzweigt. Äste u. Ähren in ziemlich stumpfen \angle (~50°)	lockerer, dünner als stric- ta typ.	ge- bogen	kurz (1-3cm), + spindel- förmig, + sukkulent - knotig	Mittelblt. oben halb- kreisf., Seitenblt. weniger als halb so groß sichtbar wie Mittelblt. Trennlinie rechten oder stumpfen \angle bildend	klein, rundl., braun, Wurzel meist kürzer, nie länger als KOTYL.	deckel- artig, wohlge- formt, abfal- lend	(März- April)	Ende August	Ende Oktober	untere Grenze -10-20cm MThw, Vorländer, Salzstellen der Küsten binnendeichs und des Bin- nenlandes
f. prostrata	18	Zweige dem Boden ange- drückt. Äh- ren + auf- recht	wie brachy- stachya typ.	ge- bogen	wie brachy- stachya typ.	wie brachystachya typ.	wie brachy- stachya typ.	wie brachy- stachya typ.	(März- April)	Ende August	Ende Oktober	ohne Raumkon- kurrenz, Vor- länder, Salz- stellen binn- endeichs und des Binnenlandes
ssp. gracilis	18	wie brachy- stachya typ.	wie brachy- stachya typ.	ge- bogen	länger als brachyst. typ. (2-4cm), schlank; Ende ver- jüngt	wie brachystachya; Blt. - Dreieck aber etwas spitzwinkliger	wie brachyst. typ., etwas schlanker, am kleinsten	wie brachy- stachya typ.	(März- April)	Anfang August	Ende August	Salzstellen der Küste binnendeichs
stric- ta typica	36	Zweige und Ähren auf- recht, nur bes. lange Ähren durch Schwere hän- gend	grober, großer Ballen	wenig ge- bogen	4-8 (-15) cm lang, zylin- drisch. Ende verjüngt	Zus. gleichseit. Dreie- eck bildend. Mittel- blt. rhombisch, oben + abgerundet. Seiten- blt. mind. halb so groß wie Mittelblt. Trennlinien spitzten \angle bildend	schlank, am größten, braun Wurzel meist länger als KOTYL.	hautar- tig, mit Nachbar- gewebe im Zu- sammen- hang	(März- April)	Mitte August	Oktober	untere Grenze -40cm MThw, Vorländer, Salzstellen der Küste binnendeichs
ssp. procum- bens	36	Unregelm. Form, Sproß meist + schräg, ge- ringe Ver- zweigung	sehr lang, faden- förmig, locker	wenig ge- bogen	3-7cm, dick, + stark sukkulent	wie stricta typ., Mittelblt. oben meist etwas mehr abgerundet	etwas klei- ner u. rund- licher als stricta typ.	deckel- artig, aber ver- schrumpt ab- fallend	(März- April)	Mitte August	Ende Sep- tember	Flugsand- platten
ssp. nidi- formis	36	Zweige dem Boden ange- drückt. Äh- ren aufrecht	nicht so grob wie stricta typica	wenig ge- bogen	4-8cm, zy- lindrisch- walsig	wie ssp. procumbens	wie ssp. procumbens	wie ssp.pro- cumbens	(März- April)	Anfang August	Ende August	Salzstellen der Küste binnendeichs

SZ 262 N.F.8

568

