

Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Spiekeroog.

II. Bodenchemische Untersuchungen, Stickstoff-Netto-Mineralisation und Salzbelastung

– Volker Scherfose –

Zusammenfassung

In den Salzwiesen Spiekeroogs wurden 1983 ökologische Untersuchungen auf pflanzensoziologischer Basis durchgeführt. Gemessen wurde der Verlauf des Bodenwassergehaltes, des Grundwasserstandes, des Chloridgehaltes der Bodenlösung und der Stickstoff-Netto-Mineralisation während einer Vegetationsperiode; dazu erfolgte eine Charakterisierung der Böden durch allgemeine Bodenkennwerte.

Regelmäßig überflutete Standorte haben höhere CaCO_3 -Phosphat- und Kalium-Gehalte als solche, die nur noch selten von Springtiden erreicht werden, ebenfalls Brackwasser-Standorte. Die Humusgehalte des Bodens steigen mit zunehmendem Alter der Salzmarschen an, geringe C/N-Verhältnisse lassen hohe biologische Umsetzungsraten erwarten.

Die Stickstoff-Netto-Mineralisation der obersten 10 cm prielnahe Standorte liegt mit 95–120 kg N/ha und Vegetationsperiode deutlich über derjenigen prielferner Standorte mit 60–95 kg N/ha und Vegetationsperiode, wohl eine Folge besserer Durchlüftung und höheren Stickstoff-Eintrags durch die Priele. Die Mineralisation zeigt eine positive Korrelation zur Temperatur und eine negative zur Bodenfeuchte; eine Abhängigkeit vom Salzgehalt besteht nicht. Bei abnehmender Überflutungshäufigkeit und fehlendem Stauwassereinfluß erhöht sich die Nitrifikation.

In den nicht täglich überfluteten Böden steht das Grundwasser im Hochsommer bei 30–80 cm; besonders beeinflusst wird der Grundwasserstand hier durch Springtiden. Im Hochsommer kam es durch mangelnde Niederschläge und hohe Evaporationsraten zur Chloridanreicherung im Oberboden über die Meerwasser-Konzentration hinaus. Höchste Salzgehalte von ca. 5% traten aber nicht an den am häufigsten überfluteten Standorten, sondern im oberen *Puccinellion* auf, da hier mangels täglicher Überflutung eine längerfristige Salzanreicherung stattfinden kann.

Ausgehend von den Messungen der Boden-Wassergehalte und der Chlorid-Gehalte der Bodenlösung wird ein Ökogramm zur Charakterisierung der Salzmarsch-Pflanzengesellschaften erstellt.

Abstract

Ecological investigations in the saltmarshes of Spiekeroog (Niedersachsen, W. Germany) showed that the soil content of CaCO_3 , P and K decreases from the lower to the upper saltmarsh. This tendency can be veiled by the input of excrements (P) and food-remains (Ca) of seabirds to the upper marsh. On the other hand, the humus and nitrogen content increases, due to of longer autochthonous supply in the upper marsh.

The net nitrogen mineralisation in the topsoil increases toward creek-banks, which are better aerated and may have a higher nitrogen input during the tide. There is no significant difference in the amount of annually mineralized inorganic nitrogen between lower and upper saltmarsh, but nitrification increases with declining submergence frequency.

The chloride content in the topsoil layers of the higher *Puccinellion* (+30 – +50 cm MThw) was nearly twice that of seawater, caused by little precipitation but high evaporation during the summer. This appears to produce no ecological consequences, because the uptake of water by halophytes can take place in areas with deeper soil and less salt content.

A scheme for classifying the different saltmarsh communities by the soil water content and the chloride content of soil water, according to ELLENBERG, was developed.

Einführung

Im Rahmen einer am Geobotanischen Institut der Universität Göttingen durchgeführten Diplomarbeit wurden die Nährstoffversorgung, insbesondere die mit Mineralstickstoff, der

Grundwassergang und die Chlorid-Gehalte der Bodenlösung in den Salzmarschen Spiekeroogs gemessen (SCHERFOSE 1984). Die wichtigsten Ergebnisse werden hier vorgestellt. Eine pflanzensoziologische Beschreibung der Vegetation ist bereits erfolgt (SCHERFOSE 1986) und kann somit als Orientierung zu Rate gezogen werden. Auf eine geologische, geomorphologische und klimatologische Beschreibung der Insel soll im vorliegenden Beitrag verzichtet werden: man informiere sich darüber bei BACKHAUS (1943), WIEMANN & DOMKE (1967), HOMEIER (1969), NIEMEISER (1972), SINDOWSKY (1970, 1973), ECKEL (1977) sowie MEYER-DEEPEN & MEIJERING (1979). Über die Watt-Sedimente des Spiekerooger Inselwatts berichtet RAGUTZKY (1980).

Chemische und physikalische Bestimmungsmethoden

1. Lufttemperatur-Wochenmittel

Das Wetteramt Bremen des Dt. Wetterdienstes stellte Lufttemperatur-Tagesmittel der Station Langeoog zur Verfügung. Aus diesen Daten wurden dann die Lufttemperatur-Wochenmittel berechnet (s. Abb. 3–5).

2. Wassergehalt des Bodens

Der Wassergehalt wurde nach 24-stündiger Trocknung von gesiebten Frischproben bei 105°C ermittelt und auf das Trockengewicht bezogen. Die Umrechnung in Vol.% erfolgte mit Hilfe der Daten des Bodenvolumengewichtes.

3. Grundwasserspiegel

1 m lange Kunststoffrohre (10 cm Durchmesser) wurden in die Erde versenkt und mit einer Petrischale abgedeckt. Die Messung des Grundwasserspiegels erfolgte diskontinuierlich, wobei die Orientierung nach dem Tidenkalender erfolgte.

4. Carbonatgehalt

Der quantitative Nachweis erfolgt durch Freisetzung von CO₂ aus einer gemahlten Bodenprobe (Methode Scheibler, s. STEUBING 1965). Aus der bestimmbareren Gasmenge läßt sich die Carbonatkonzentration sowie der Anteil des anorganischen Kohlenstoffs bestimmen. Es muß jedoch beachtet werden, daß bei den maritimen Sedimenten nicht nur Ca-, sondern auch Mg-, Fe- und Mn-Carbonate bestimmt werden.

5. Gesamt-Kohlenstoff und organischer Kohlenstoff

Der Gesamt-Kohlenstoff wurde auf konduktometrischem Wege in einem Gasanalysen-Gerät (Fa. Wösthoff) bestimmt. Dazu wird Trockenboden bei 1000°C im Sauerstoffstrom verbrannt und das dabei entstehende CO₂ in NaOH geleitet. Aus der Leitfähigkeitsänderung läßt sich der Kohlenstoffgehalt bestimmen (SCHLICHTING & BLUME 1966). Aus der Differenz zwischen dem Gesamt-Kohlenstoffgehalt und dem anorganischen Kohlenstoffgehalt läßt sich der organische Kohlenstoffgehalt bestimmen. Daraus wurde der Humusgehalt unter der üblichen Voraussetzung von 58% C_{org} am Humusgehalt berechnet (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 1976).

6. Gesamt-Phosphor

Getrockneter und gemahlener Boden wurde mit 65%iger Salpetersäure und 70%iger Perchlorsäure aufgeschlossen. Die Bestimmung der Gesamt-Phosphorkonzentration erfolgte photometrisch, nachdem das Filtrat mit einer 0,25%igen NH₄VO₃ und 5%igen (NH₄)₂MoO₄-Lösung versetzt wurde, durch einen Vergleich mit Standard-Konzentrationen.

7. Austauschbare Kationen

Die Extraktion erfolgte mit einem Ammonium-Laktat-Essigsäure-Gemisch (AL-Methode, s. SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 1976 sowie SCHLICHTING & BLUME 1966). 5 g Frischboden wurden mit 100 ml der AL-Lösung (9 g Milchsäure, 18,75 g Essigsäure, 7,7 g Ammoniumacetat in 1 l H₂O) versetzt und 4 Stunden geschüttelt. Das Filtrat diente zur Bestimmung von austauschbarem Kalium (flammenphotometrisch) und austauschbarem Phosphat (photometrisch). Die Extraktion von austauschbarem Kalzium erfolgte mit 1 n NH₄Cl-Lösung, die Bestimmung ebenfalls flammenphotometrisch.

8. Wasserlösliche Kationen

5 g Frischboden wurden in 100 ml einer meerwasserähnlichen Lösung (30 g NaCl und 4 g MgSO₄ in 1 l H₂O) ausgeschüttelt. Die Bestimmung erfolgte wiederum flammenphotometrisch (Ca) oder photometrisch (P).

9. Phosphat

Der AL-lösliche und wasserlösliche Phosphatgehalt der Bodenlösung wurde nach CHEN, TORIBARA & WARNER (1951) bestimmt. Das Filtrat wird dabei mit einem Phosphat-Reagenzgemisch (1 Vol. 6n H₂SO₄, 2 Vol. H₂O, 1 Vol. 2,5% (NH₄)₂MnO₄ und 1 Vol. 10% Ascorbinsäure) im Verhältnis 1:1 gemischt und photometrisch bei 820 nm gegen eine Standardlösung gemessen.

10. Stickstoff-Netto-Mineralisation

Die Stickstoff-Netto-Mineralisation wurde im Gelände-Brutversuch gemessen (GERLACH 1973). Auf jeder Probestfläche wurden 4 Bodenproben aus den Horizonten 0–5 cm und 5–10 cm entnommen. Zwei Proben wurden als Strukturproben in Polyäthylenbeuteln am Standort gelagert (GERLACH 1978). Eine Trennung der Wurzeln vom tonreichen Boden war unmöglich; sie hätte außerdem eine unnatürliche Auflockerung und O₂-Anreicherung des Bodens bedeutet. Zwei weitere Proben wurden sofort zur Bestimmung des Wassergehaltes und der aktuellen N_{min}-Vorräte einbehalten (2 Parallelbestimmungen). Die Bestimmung des Mineralstickstoffs erfolgte mit Hilfe der Mikrodestillationsmethode (weiteres s. GERLACH 1973).

11. Chloridgehalt der Bodenlösung

Aus Mangel an technischem Gerät konnten die Chlorid-Bestimmungen nicht sofort im Gelände, sondern nur nachträglich im Labor durchgeführt werden. 5 g Frischboden wurden in 100 ml H₂O zwei Stunden lang ausgeschüttelt und der Chloridgehalt dieser Lösung mittels einer Chlorid-Elektrode bestimmt. Bei bekanntem Wassergehalt der Bodenproben kann die Cl-Konzentration der Bodenlösung berechnet werden.

Untersuchungsflächen und deren Vegetation

Bodenkundliche und standortsökologische Messungen wurden auf insgesamt 21 Probestflächen vorgenommen. Da die Vegetation bereits beschrieben ist, soll hier nur eine Auflistung der Flächen mit Angaben zur Lage sowie einer Verschlüsselung durch Kennziffern erfolgen (Tab. 1).

Tab. 1: Untersuchungsflächen und deren Vegetation

A I	Salicornietum dolichostachyae	(Ostplate)
A II	Salicornietum dolichostachyae	(Südergroen)
B I	Spartinetum anglicae	(Südergroen)
C I	Puccinellietum maritimae	(Ostplate)
C II	Puccinellietum maritimae	(Ostplate)
C III	Puccinellietum maritimae	(Südergroen)
D I	Plantagini-Limonietum	(Ostplate)
D II	Plantagini-Limonietum	(Westergroen)
E I	Halimionetum portulacoides	(Südergroen)
E II	Halimionetum portulacoides	(Westergroen)
F I	Artemisietum maritimae	(Südergroen)
F II	Artemisietum maritimae	(Westergroen)
G I	Juncus maritimus - Gesellschaft	(Westergroen)
H I	Juncetum gerardii juncetosum	(Ostplate)
H II	Juncetum gerardii juncetosum	(Ostplate)
H III	Juncetum gerardii juncetosum	(Ostplate)
H IV	Juncetum gerardii festucetosum	(Ostplate)
H V	Juncetum gerardii festucetosum	(Ostplate)
H VI	Juncetum gerardii festucetosum	(Westergroen)
K I	Bolboschoenetum maritimi	(Ostplate)
L I	Phragmites australis - Ges.	(Ostplate)

Bodenprofile

Salzmarsch-Bodenprofile wurden bisher nur von SCHWABE & KRATOCHWIL (1984) dargestellt. Auch im vorliegenden Fall basiert die Unterscheidung oxidierter und reduzierter Zonen nicht auf physikalisch-chemischen Messungen (Redox-Potentiale, O₂-Partialdruck, S-Konzentration, Silberstabmethode), sondern auf einer Farb- und Geruchsbestimmung. Nicht wassergesättigte Bodenproben, helle Sande, rötliche Wurzelröhren und Fleckungen sprechen für einen Oxidationshorizont, wassergesättigte Bodenproben, fahle Sande, grau bis blauschwarze Wurzelröhren und Fleckungen sowie starker H₂S-Geruch für einen Reduktionshorizont. Eine zusätzliche Orientierung zur Festlegung der Grenze zwischen dem Oxidations- und dem Reduktionshorizont liefern auch die allgemeinen Angaben zur Höhe der Pflanzengesellschaften bezüglich der MThw-Linie (s. RAABE 1981; GROSS 1977), wenn man die MThw-Linie mit der „Stauwassergrenze“ gleichsetzt, bzw. die Messungen zum Grundwasser-Jahresgang (s.u.).

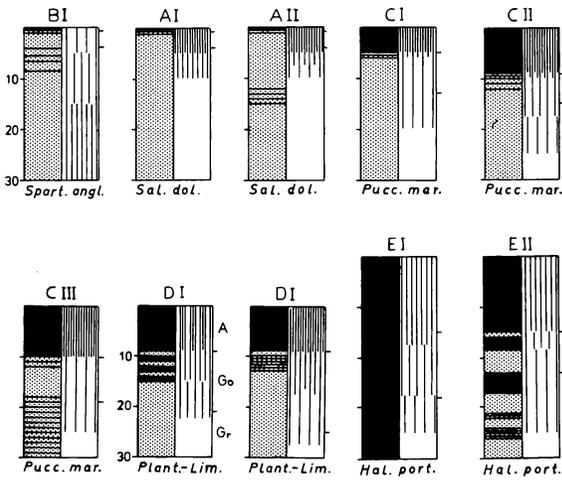


Abb. 1: Bodenprofile der untersuchten Probeflächen.

A: *Salicornietum dol.*; B: *Spartinetum angl.*; B: *Puccinellietum mar.*; D: *Plantagini-Limonietum*; E: *Halimionetum port.*

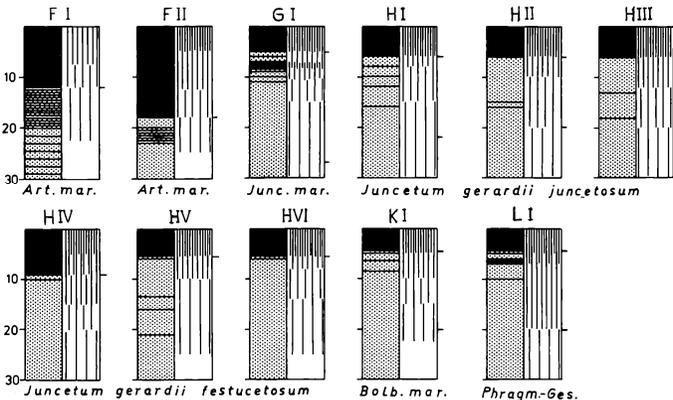


Abb. 2: Bodenprofile der untersuchten Probeflächen.

F: *Artemisietum mar.*; G: *Juncus mar.* – Ges.; H I–III: *Juncetum ger. juncetosum*; H IV–H VI: *Juncetum ger. festucetosum*; K: *Bolboschoenetum mar.*; L: *Phragmites austr.* – Ges.

Die rechte Seite der abgebildeten Bodenprofile zeigt den Grad und die Tiefe der Durchwurzelung, die linke Seite die Bodenart, wobei jedoch nur grob zwischen Tonen und Sanden unterschieden wurde. Auch einzelne Tonbänder sind eingezeichnet (waagerechte Schraffur, s. Abb. 1+2). Angaben zur Profiltiefe befinden sich auf der linken Seite, solche zur Horizontfolge auf der rechten Seite des Profils. Im allgemeinen handelt es sich um die Schichtenfolge A–G_o–G_r (BRÜMMER 1968), wobei in gut durchlüfteten Böden der G_r-Horizont oft nicht mit erfaßt wurde.

Folgendes ist festzustellen: Da die untersuchten Salzmarschen aus Rückseitenwatten entstanden sind, ist die Tonauflage (der A-Horizont) im allgemeinen geringmächtig. Nur im priel-nahen Bereich, charakterisiert durch das *Halimionetum portulacoides* (Abb. 1) und das *Artemisietum maritimae* (Abb. 2) kommt es zu einer starken Tonakkumulation („Schleusenfunktion“ der Priele für Schwebstoffe) und infolgedessen zu mächtigeren Ton-Auflagen. Die Durchwurzelung solcher Standorte ist aber dennoch eher gering, ansonsten ist sie aber generell in den tonreichen A-Horizonten am höchsten. Da einige Halophyten mit einem Aerenchym ausgestattet sind (s. WAISEL 1972), führt das zu einem zusätzlichen O₂-Transport in den Oberboden. In *Spartina*-Beständen (Abb. 1) befindet sich ein erhöhter Feinwurzelanteil dagegen erst in tieferen Bereichen, was vielleicht eine bessere Verankerung im Substrat gewährleistet.

Die Grenze zwischen dem G_o- und dem G_r-Horizont wird nicht nur durch die Häufigkeit der Überflutungen, sondern auch durch Stauwassereinflüsse (flache Senken) bzw. durch aus den Dünen austretendes Süßwasser festgelegt (s. Profil H I, H II, H III); durch den Tideneinfluß erfährt sie wahrscheinlich eine gewisse tägliche, sicherlich jedoch eine jahreszeitliche Mobilität (z.B. durch Springtiden). Eine untergeordnete Rolle spielt wohl auch das Substrat. Da der G_o-Horizont im allgemeinen aus Sand besteht (erhöhte O₂-Durchlässigkeit), rückt diese Grenze tiefer (BRÜMMER 1968).

Der Tongehalt des Auflage-Horizontes liegt wahrscheinlich zwischen 30-50%, wie sich aus der Fingerprobe, den Daten des Boden-Wassergehaltes, des Humusgehaltes und der Boden-Volumengewichte schließen läßt (ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG 1980; s. auch DE GLOPPER 1967; BRÜMMER 1968). MANSHARD (1952) fand in den Auflage-Horizonten der Salzwiesen Spikerooqs durchschnittlich 47–58% der Fraktion <0.05mm (Ton bis Grobschluff).

Mineralstoffgehalte im Boden

1. Kalzium- und Kalziumkarbonat-Gehalte

Die Karbonate stammen aus pleistozänen Ablagerungen, Kalkschalen und dem Meerwasser. Im Wattenmeer nehmen die Gehalte kontinuierlich von Belgien (25%) bis Dänemark (4%) ab (VERHOEVEN 1963). Der CaCO₃-Gehalt des Meerwassers beträgt ca. 0.012%. Da nach BRÜMMER (1968) eine Entkalkung schon während der Reifung der Seemarschen durch bei der biologischen Mineralisierung entstehende organische Säuren bzw. durch bei der chemischen Oxidation entstehendes H₂SO₄ stattfindet, können z.B. ältere Seemarschen schon karbonat-arm sein. Diese Tendenz wird jedoch wahrscheinlich durch den Input von Eierschalen der Seevögel gerade in der hohen Salzmarsch etwas nivelliert.

Weiterhin hat der Karbonatgehalt im Wattenmeer nach BRÜMMER (1968) einen Mg-Anteil von ca. 10% sowie einen Fe-Anteil von 3–7%, nach BEEFTINK, DAANE et al. (1977) einen Mg-Anteil von 5–25%. Unter Kenntnisnahme dieser Zahlen beträgt der CaCO₃-Gehalt in den tonreichen Horizonten 0,5–7%, der in den sandigen Horizonten maximal 2.5% (s. auch MÜLLER et al. 1977). Dieses entspricht einem Ca_{ges}-Gehalt von 0.2 – 2.7% für die Tone bzw. 0.1 – 0.8% für die Sande (s. auch LÜNEBURG 1955, 1958; BRÜMMER 1968).

Die Gehalte an austauschbarem Kalzium liegen zwischen 5.5–20.5 mval/100 g TB, was einer Speicherung von 483–1400 kg austauschbarem Kalzium in den obersten 5cm entspricht. Die Gehalte des wasserlöslichen Ca liegen zwischen 2.5–5 mval/100 g TB, entsprechend 127–420 kg wasserlös. Ca / ha in 5 cm Profiltiefe. Die streng negative Korrelation zur Überflutungshäufigkeit gilt auch hier (s.u.)

2. Gesamt-Phosphor – und Phosphat-Gehalte

Eine Phosphorzufuhr erfolgt aus dem Sediment, über die Mineralisierung und durch die Zufuhr der Flüsse. Der Phosphatgehalt im Wattenmeer (0.6–3.1 mg PO₄/l) ist in den letzten 30 Jahren durch den hohen Input der Flüsse Rhein, Weser und Elbe um das 3–5 fache gestiegen (POSTMA 1978).

Die P_{ges}-Gehalte der Tonhorizonte betragen 0.07–0.18%, die der Sande 0.03–0.05%, wobei die Vorräte der Brackwasser-Standorte wiederum am geringsten waren. In den obersten 5 cm der Tonhorizonte sind damit 157–585 kg P/ha gespeichert, was den Vorräten in Saumgesellschaften und Buchenwäldern mehr oder weniger entspricht (DIERSCHKE 1974; SCHMIDT 1970). Phosphor scheint aber in den Salzmarschen kein Mangelfaktor zu sein, da hier die Biomasse viel geringer ist als z.B. in Wäldern. Auch die geringen N/P-Verhältnisse von 0.2 bis 10 deuten darauf hin. Stickstoff und Phosphor werden von Algen in einem Verhältnis von 15:1 inkorporiert; da das Verhältnis im Wattenmeer aber oft schon geringer ist, kann Phosphor zumindest für die Algen kein Mangelfaktor sein (POLDERMANN 1979).

Gesamtphosphor-Gehalte sagen jedoch nichts über die Pflanzenverfügbarkeit aus. Die Gehalte austauschbaren Phosphats betragen 0.02–0.19%, d.h. ca. 8–19% des Gesamtphosphors oder 19–350 kg PO₄-P/ha und 5 cm Profiltiefe. Der Anteil wasserlöslichen Phosphats ist sehr gering (0.08–1.2 kg PO₄-P/ha und 5 cm Profiltiefe), da das Phosphat-Anion im Gegensatz zu den anderen Anionen spezifisch und damit fester als diese an die Tonminerale gebunden ist (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 1976).

Die Sorption und Desorption wird auch vom Redox-Status beeinflusst (s. PATRICK & KHALID 1974). Zumindest für Süßwassersedimente gilt, daß es bei O₂-Gehalten von weniger als 0.5 mg O₂/l zur explosionsartigen Freisetzung von PO₄ aus dem Sediment kommt (FREVERT 1980). Dieses könnte auch die höheren PO₄-Gehalte in den Reduktionshorizonten mariner Schlicker erklären (WELP et al. 1981).

3. Organische Kohlenstoff- und Humus-Gehalte

Die Zufuhr organischen Materials erfolgt, wie die vieler anderer Elemente, aus den Flüssen, der Nordsee und dem Wattenmeer selbst (intern produzierte Phytomasse, Detritus, alte Torfhorizonte).

Die C_{org}-Gehalte von tonreichen Horizonten liegen zwischen 1.5 und 13% (2.6–22.5% Humus), die von Sanden zwischen 0.1 und 1% (0.17–1.72% Humus). In den obersten 5 cm ergeben sich Gehalte von 5–36 t C_{org}/ha. Geht man davon aus, daß Salzmarschen außerhalb der Buchten einen jährlichen Zuwachs von ca. 1 cm haben (HEYDEMANN 1981; RANWELL 1964), ergibt sich eine jährliche Zufuhr von 1.7–12.4 t Humus pro Hektor und Jahr (s.a. JOENJE & WOLFF 1979).

4. Gesamt-Stickstoff-Gehalte

Die N_{ges}-Gehalte der Tonhorizonte betragen 0.13–1.02%, die der Sande maximal 0.1%. In dieser Spanne liegen auch die Ergebnisse von BÄTJE & MICHAELIS (1976), BEEFTINK (1966), RANWELL et al. (1964) und BOHLE (1974). Die Ergebnisse von TYLER (1967) sowie GRAY & BUNCE (1972) gehen sogar noch darüber hinaus. Die Vorräte des ganzen Profils hängen besonders von der Tiefe des tonreichen Auflage-Horizontes ab. Bei einem mittleren N-Gehalt von z.B. 0.5% und einem Bodenvolumengewicht von 0.8 g TB/cm³ erreichen prielnahe Gesellschaften ca. 12.000 kg N/ha, andere Bodenvorräte von Salzmarschen dürften jedoch über 5000 kg N/ha nicht hinauskommen.

Die N_{ges}-Gehalte sagen jedoch praktisch nichts über die mögliche N-Aufnahme durch den Pflanzenbestand aus. Diese kann erst mit Hilfe der Stickstoff-Netto-Mineralisationsrate annähernd quantifiziert werden.

Standortsökologischer Vergleich der verschiedenen Salzmarsch-Pflanzengesellschaften anhand einiger bodenkundlicher Parameter

Tabelle 2 gibt die CaCO_3 -, P_{ges} -, C_{org} - und N_{ges} -Gehalte des 0–5 cm Horizontes der verschiedenen Assoziationen wider. Unter Berücksichtigung der Tatsache, daß die Werte für das *Salicornietum dolichostachyae* und das *Spartinetum anglicae* nur bedingt mit denen der anderen Gesellschaften vergleichbar sind – hoher Sandanteil in den obersten 5 cm des Bodenprofils (s. Abb. 1) –, lassen sich folgende Aussagen treffen:

Die regelmäßig überfluteten Standorte weisen stets höhere CaCO_3 -Gehalte als die höher gelegenen (Probefläche E II, F II, H VI) sowie die Brackwasser-Standorte (Probefläche K I, H I–III) auf; es besteht also eine negative Korrelation zur Überflutungshäufigkeit, die jedoch nicht gemessen wurde. Diese Tendenz kann jedoch durch vereinzelt auftretende, hohe CaCO_3 -Gehalte in der hohen Salzmarsch, nämlich in Seevogelkolonien (Probefläche H IV), verschleiert werden (Eierschalen und Muschel – sowie Krebsreste!). Die Beziehung zum Humusgehalt scheint negativ zu sein ($r = -0.54$); man denke hier vor allem an die Karbonatauflösung durch Huminsäuren, die mit dem Alter der Salzmarschen zunimmt (BRÜMMER 1968).

Die P_{ges} -Gehalte in den Schlickauflage-Horizonten der verschiedenen Pflanzengesellschaften unterscheiden sich kaum, scheinen jedoch auf den weniger häufig überfluteten Standorten, besonders den Brackwasser-Standorten geringer zu sein, so daß man ebenfalls eine negative Korrelation zur Überflutungshäufigkeit postulieren muß. Die relativ hohen Gehalte des *Juncetum gerardii festucetosum* resultieren wahrscheinlich aus den Exkrementen der Seevögel, die somit die zunehmende Phosphor-Armut älterer Salzmarschen zu kompensieren vermögen. Es fällt auf, daß die C_{org} -Gehalte mit zunehmender lateraler und vertikaler Distanz von der MThw-Linie zunehmen (BEEFTINK et al. 1977). Dieses ist wahrscheinlich auf die seit längerem anhaltende autochthone Versorgung bzw. CO_2 -Fixierung der hohen, älteren im Vergleich zur tiefen, jüngeren Salzmarsch zurückzuführen. Nur so läßt sich die positive Korrelation zur relativen Höhe der Standorte bzgl. MThw, welche durch einen floristischen Vergleich ermittelt wurde, erklären ($r = 0.77$).

Eine hochgradig signifikante Abhängigkeit besteht weiterhin zum N_{ges} -Gehalt ($r = 0.99$), was auf die gleiche Herkunft des Schlickes bzw. Sedimentes hindeutet. Eine Folge davon ist, daß die C/N-Verhältnisse im Oberboden der untersuchten Salzmarsch-Assoziationen sich kaum unterscheiden (Mobilisierungs- und Immobilisierungsreaktionen laufen erst seit 30–200 Jahren ab). Das C/N-Verhältnis der „A-Horizonte“ liegt zwischen 9–14, s. auch BRÜMMER 1968; TYLER 1971 b; SCHMEISKY 1974), entspricht somit einer Mull-Auflage von mitteleuropäischen Waldökosystemen, und läßt einen hohen Nährstoff-, speziell Stickstoff-Umsatz erwarten.

Mineralstickstoff-Versorgung

1. Aktuelle N min-Gehalte

Die aktuellen N min-Gehalte der untersuchten Standorte schwanken zwischen 0 und 10 kg/ha und 5 cm Profiltiefe. Es handelt sich dabei zum größten Teil um $\text{NH}_4\text{-N}$, wobei die höchsten Gehalte in den prielnahen und tiefer gelegenen Böden auftraten. Ein Jahreszyklus war schwer zu erkennen, so daß auch auf eine zeichnerische Darstellung verzichtet worden ist.

2. Stickstoff-Netto-Mineralisation

Den Halb-Jahresgang der Lufttemperatur-Wochenmittel, des Boden-Wassergehaltes und der Stickstoff-Netto-Mineralisation in den obersten 10 cm der Profile C II, D II, E I, F II, H II, H VI und L I zeigen die Abb. 3–5. Aufgetragen sind die Raten der Stickstoff-Netto-Mineralisation in kg N min/Woche und der Nitrifikationsgrad nach ELLENBERG (1977) an der rechten Ordinate. Die während der Untersuchungsdauer produzierte Menge an Mineralstickstoff (in kg N min/ha) ist in den Abbildungen rechts oben verzeichnet.

Tab. 2: Wichtige Bodenkennwerte des 0-5 cm Horizontes verschiedener Salzmarsch-Pflanzengesellschaften

Pflanzengesellschaft	CaCO ₃ (%)	P _{Ges} (%)	C _{org} (%)	N _{Ges} (%)	C/N-Verhältnis
Salicornietum dolichostachyae	1.95-6.67	0.04-0.12	0.77-1.86	0.087-0.279	8.85-9.53
Spartinetum anglicae	1.71	0.05	0.76	0.07	11.89
Puccinellietum maritimae	5.07-6.90	0.12-0.16	3.12-4.28	0.322-0.45	11.58-12.01
Plantagini-Limonietum	0.96-4.39	0.13-0.16	7.03-8.26	0.556-0.75	12.45-13.60
Halimionetum portulacoides	2.27-4.79	0.15-0.18	4.25-5.72	0.458-0.607	10.52-11.01
Artemisietum maritimae	2.96-4.43	0.14-0.18	6.91-7.13	0.651-0.665	11.30-11.43
Juncetum gerardii festucetosum	0.59-13.06	0.12-0.18	6.13-12.88	0.633-0.905	12.13-14.23
Juncetum gerardii juncetosum	0.67-1.67	0.07-0.11	3.69-8.19	0.366-0.679	10.63-12.81
Juncus maritimus-Gesellschaft	0.65	0.13	11.30	0.86	13.23
Bolboschoenetum maritimi	0.57	0.09	6.96	0.556	12.64
Phragmites austr.-Gesellschaft	0.65	0.11	13.11	1.019	12.94

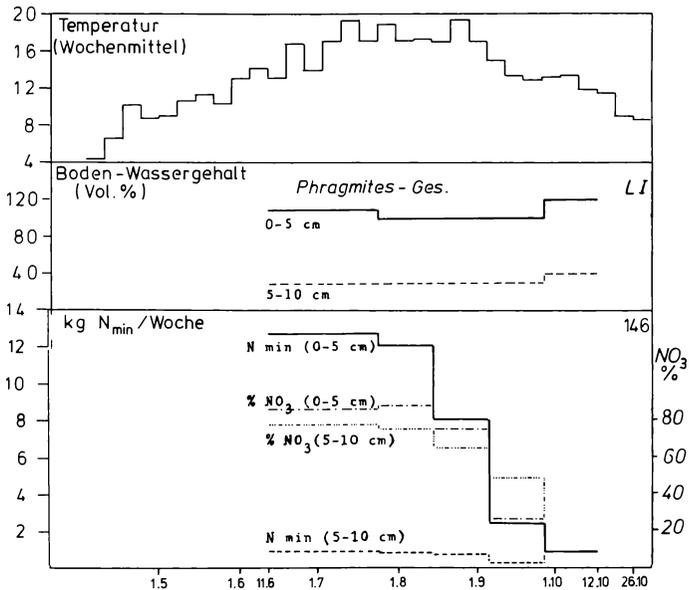


Abb. 3: Halb-Jahresgang der Luft-Temperatur, des Bodenwassergehaltes (im „Brutbeutel“) und der Stickstoff-Netto-Mineralisation im Oberboden (0–10 cm) der *Phragmites australis*-Gesellschaft (L I).

Für alle Standorte gilt die positive Beziehung zur Lufttemperatur sowie die negative zum Wassergehalt. Da es sich bei den Salzmarschen um Böden hoher Wasserkapazität handelt, muß unter Wassersättigung im Frühling, Herbst und Winter von vornherein mit einer verminderten Mineralisationsleistung gerechnet werden, wenn man von einem Mineralisationsoptimum bei ca. 60–70% der maximalen Wasserkapazität ausgeht (ZÖTTL 1960; RUNGE 1974). Nach BECK (1968) scheint je nach Klima der Faktor mit dem ausgeprägtesten Jahresgang entscheidend für die Mineralisation zu sein. Im Winter muß aufgrund der vollständigen Wassersättigung der Böden von minimalen Mineralisationsraten ausgegangen werden, obwohl die Ammonifikation auch noch bei 0°C möglich ist (RHEINHEIMER 1975).

Höchste Mineralisationsraten treten aufgrund des sprunghaften Anstiegs der Temperatur an allen Standorten im Frühsommer auf (s. ZIMMEK 1975). Synergistisch wirkt sicherlich auch die plötzliche Austrocknung des Bodens, der im Mai noch wassergesättigt war. Wie das Klimadiagramm (Abb. 6) zeigt, handelt es sich im Untersuchungs-jahr sogar um ganz besondere Verhältnisse. Weiterhin kann hier auch noch ein sog. „Frosteffekt“ mitspielen; danach kann es im späten Frühjahr durch die Umsetzung der im Winter getöteten Bodenorganismen zu einer Mineralisationsförderung kommen (ALEXANDER 1977).

Eine Korrelation zum Salzgehalt scheint nicht vorzuliegen (MÜLLER-SUUR 1972; s.u.). Auch ZIMMEK (1975) und ROZEMA (1977) stellten fest, daß Konzentrationen von bis zu 3% bzw. 600 mM NaCl keinen Einfluß auf die Mineralisationsleistung haben. Nach KUSHNER (1978) und SHILO (1979) sind Halobakterien oft euryhalin und vertragen Salzkonzentrationen von 0–5 Mol. GRAY (1962) stellte ebenfalls keine Verminderung der halinen Bakterienpopulation bis zu einer 4-fachen Meerwasserkonzentration fest.

Abb. 7 faßt die im Laufe der Vegetationsperiode produzierte Menge des Mineralstickstoffs der untersuchten Standorte zusammen. Die senkrechte Anordnung erfolgte aufgrund einer subjektiven Einschätzung der Höhe der Flächen über NN. mittels eines floristischen Vergleichs. Folgende Aussagen können getroffen werden:

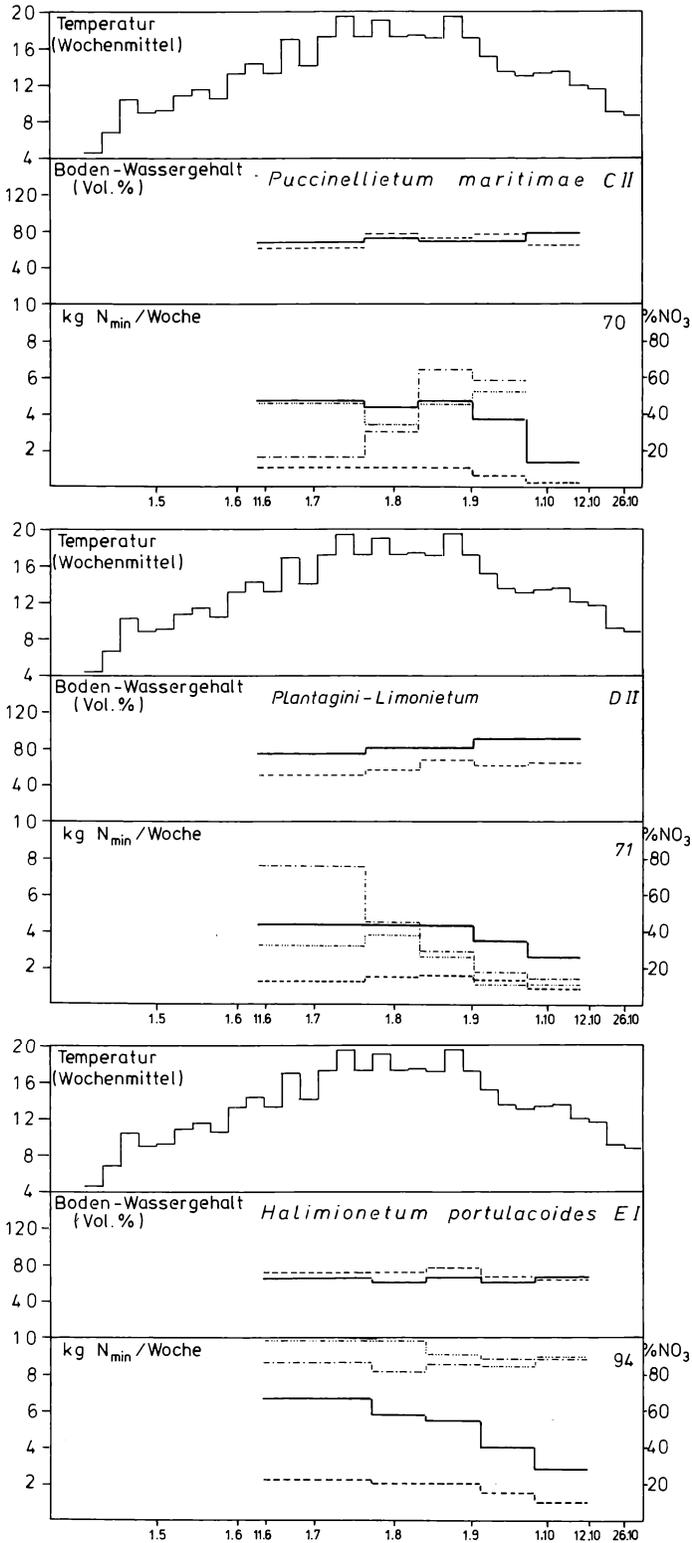


Abb. 4: Halb-Jahresgang der Luft-Temperatur, des Bodenwassergehaltes (im „Brutbeutel“) und der Stickstoff-Netto-Mineralisation im Oberboden (0–10 cm) des *Puccinellietum maritimae* (C II), *Plantagini-Limonietum* (D II) und des *Halimionetum portulacoidis* (E I).

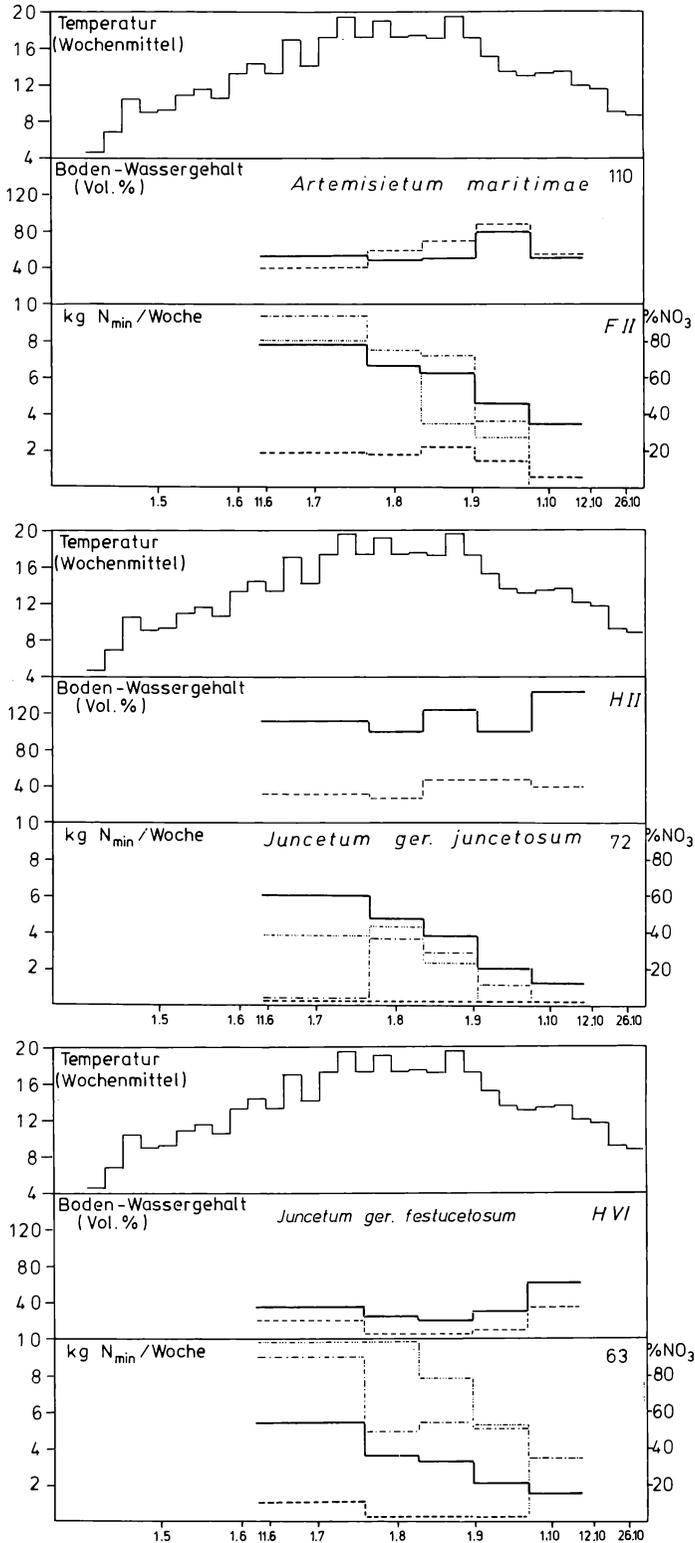


Abb. 5: Halb-Jahresgang der Luft-Temperatur, des Bodenwassergehaltes (im „Brutbeutel“) und der Stickstoff-Netto-Mineralisation im Oberboden (0–10 cm) des *Artemisietum maritimae* (F II), *Juncetum gerardii juncetosum* (H II) und des *J.g. festucetosum* (H VI).

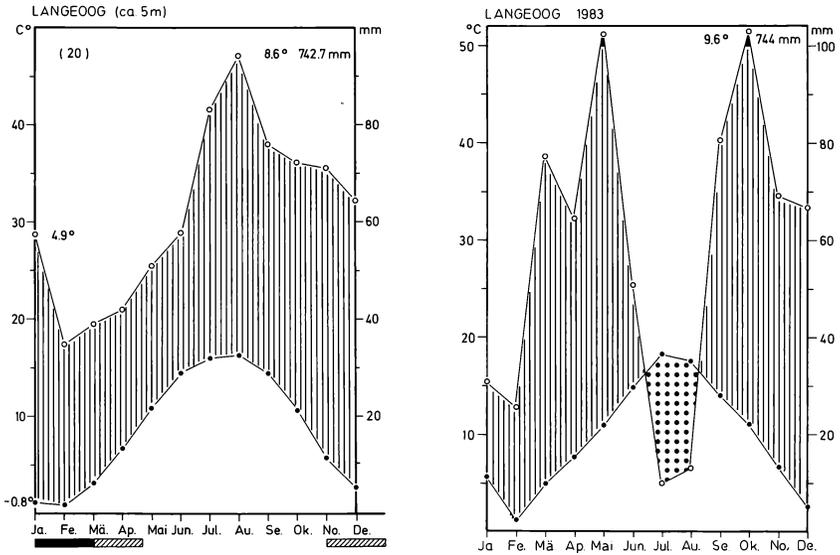


Abb. 6: Klimadiagramme von Langeoog: links das 20-jährige Mittel, rechts für 1983.

1. Eine positive Korrelation der Mineralisationsleistung zur Überflutungshäufigkeit (bzw. der rel. Höhe über NN.) ist nicht statistisch absicherbar. An den höchst gelegenen Standorten des *Juncetum gerardii festucetosum rubrae* nimmt vielmehr die Mineralisationsrate wieder ab, was besonders auf die unverhältnismäßig starke Austrocknung des Bodens zurückzuführen ist (s. Abb. 9).

2. Die prielenahen Standorte des *Halimionetum portulacoides* oder des *Artemisietum maritimae* zeigen durchweg höhere Mineralisationsraten, was wahrscheinlich auf die erhöhte Detrituszufuhr und bessere Durchlüftung zurückzuführen ist. Außerdem handelt es sich um mächtige Tonprofile, in denen nach RHEINHEIMER (1975) eine größere Bakterienpopulation zu erwarten ist als in Sandprofilen.

3. Die Mineralisationsrate ist generell am höchsten im Oberboden (0–5 cm). Dabei sorgt die stärkere Durchwurzelung des Oberbodens für eine bessere O₂-Anlieferung und CO₂-Ablieferung mittels des Aerenchyms vieler Arten. Die Sekretion organischer Verbindungen durch die Wurzeln führt auch zu einer Anreicherung von Bakterien in Wurzelnähe („Rhizosphären-effekt“, s. BECK 1968).

4. Die hohe Mineralisationsrate der Standorte H I und H IV beruht wahrscheinlich darauf, daß die Brutprobenbeutel während der 1. Bebrütungsperiode der direkten Sonnenstrahlung ausgesetzt waren, da sie von Möwen freigelegt wurden. Die Mineralisationsrate des *Phragmites*-Röhrichts entspricht hingegen den Angaben aus der Literatur (s. VAN SCHREVEN 1963).

5. Höher gelegene Standorte, für die man eine bessere O₂-Versorgung des Oberbodens postulieren muß (H IV, H V, H VI, F II, E I), haben höhere Nitrifikationsgrade als unter Stauwassereinfluß stehende (H I, H II, H III) oder tiefer gelegene Standorte (B I, C II, C III, D I, D II). In täglich überfluteten *Spartina anglica* – oder *Salicornia dolichostachya* – Beständen konnte keine Nitrifikation nachgewiesen werden.

Der Vergleich der Nitrifikationsgrade mit der Tiefe des Oxidationshorizontes zeigt eine erstaunlich positive Korrelation ($r = 0.74$, außer L I). Dieses entspricht dem Befund, daß die Nitrifikanten (im Wattenmeer handelt es sich wahrscheinlich um *Nitrosomonas*, *Nitrobacter*, *Nitrosococcus*, *Nitrospina* und *Nitrococcus*) durch Sauerstoff gefördert werden. Dagegen steht jedoch die Aussage von FOCHT & VERSTRAETE (1977), daß Nitrifikanten auch noch bei Reduktionspotentialen von –100 bis –300 mV, wie sie z.B. in Reduktionshorizonten auftreten,

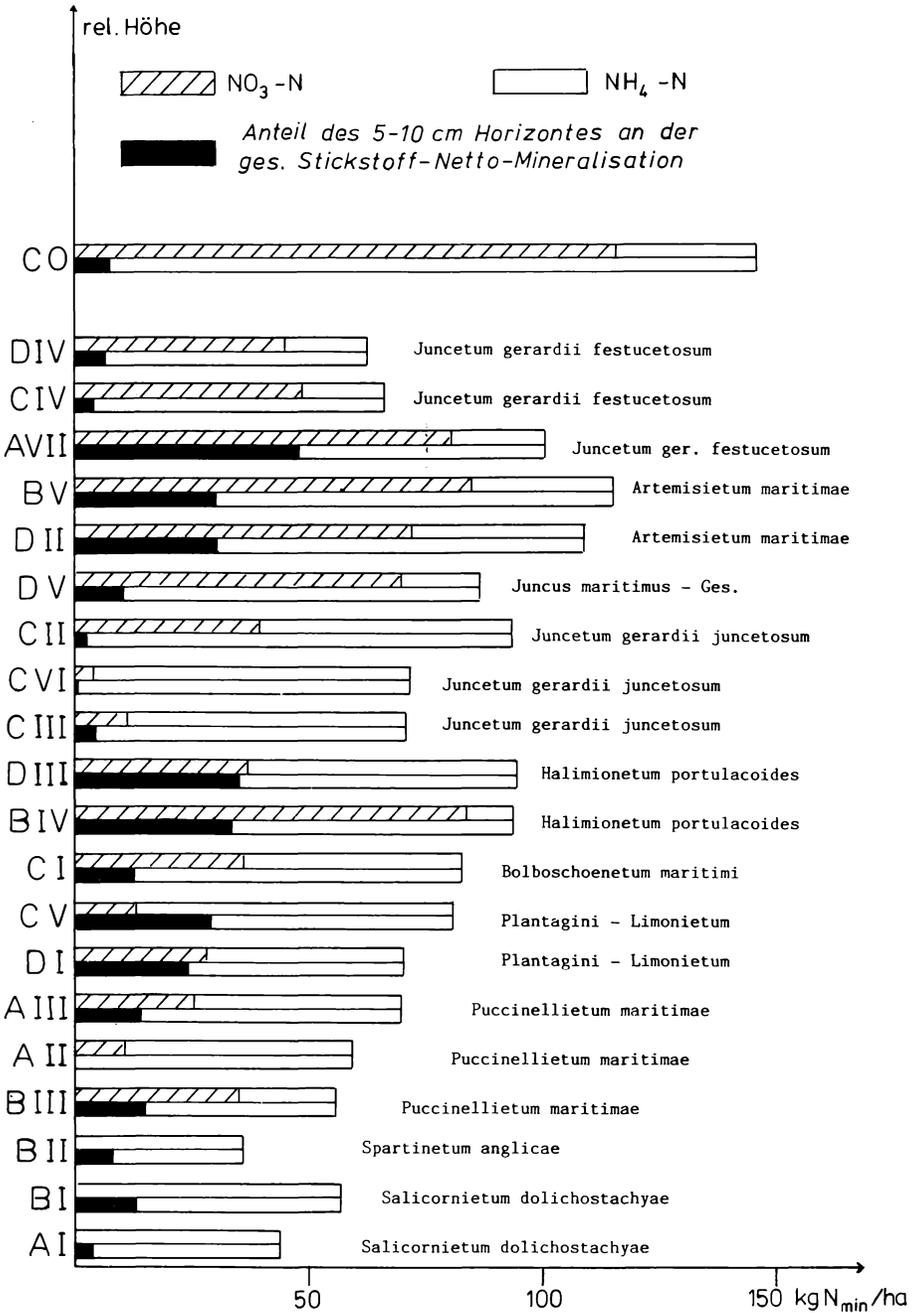


Abb. 7: Stickstoff-Netto-Mineralisation im Oberboden (0–10 cm) verschiedener Salzwiesen – Assoziationen während einer Vegetationsperiode (Juni – Oktober).

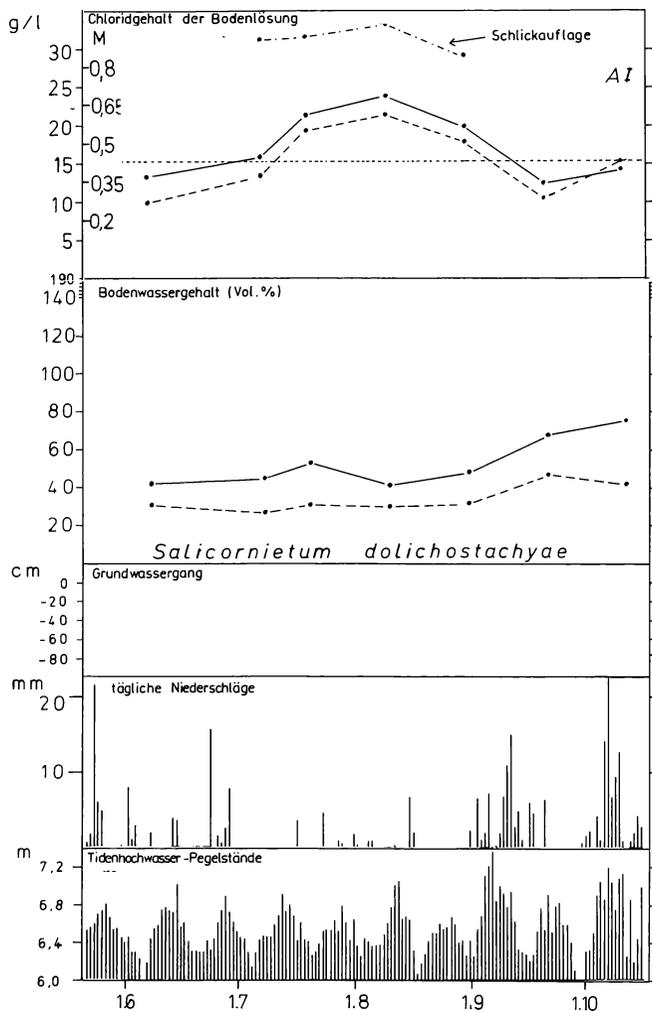
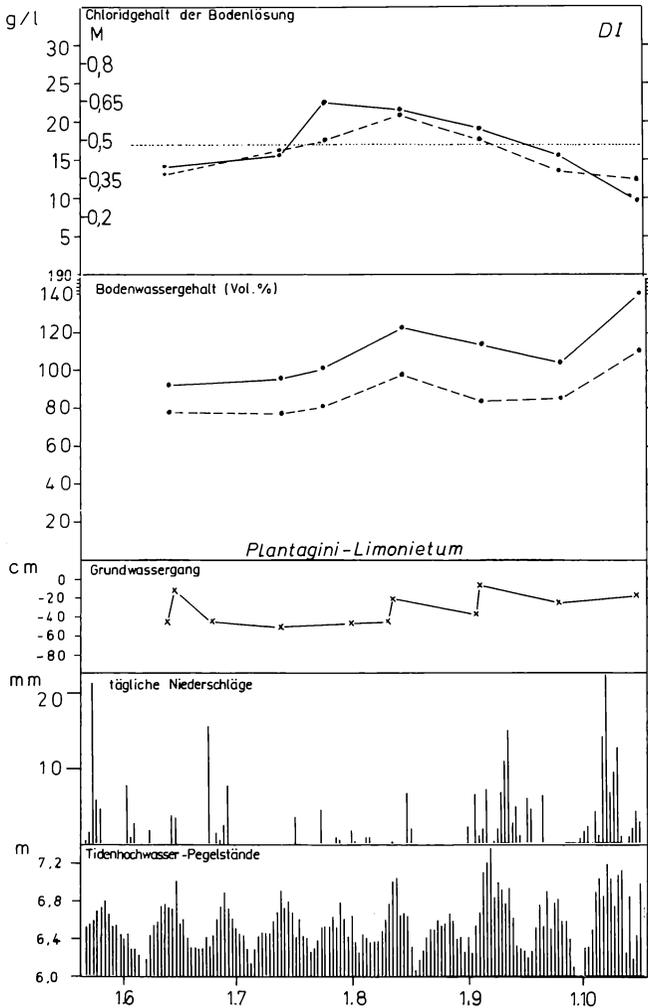


Abb. 8: Halb-Jahresgang des Bodenwassergehaltes und Chloridgehaltes der Bodenlösung im Oberboden (0–10 cm) sowie des Tiden-Höchststandes und der täglichen Niederschläge für ein *Salicornietum dolichostachyae* (A I) und ein *Plantagini-Limonietum* (D I).

isoliert wurden. Wie erwartet, ergab eine Auftragung der Nitrifikationsgrade gegen den mittleren sommerlichen Bodenwassergehalt des tonreichen 0–5 cm Horizontes eine negative Korrelation ($r = -0.82$, außer L I). Unter reduktiven Bedingungen wird NO_3 wahrscheinlich durch H_2S reduziert und denitrifiziert (eine Reduktion des NO_3 erfolgt schon bei ca. 300–400 mV, die des NO_2 bei 50–250 mV). Rein theoretisch könnte ein NO_3 -Mangel in der tiefen Salzmarsch auch dadurch auftreten, daß Nitrat als O_2 -Donator für die Wurzelatmung fungiert (GARCIA-NOVO & CRAWFORD 1973) oder daß *Nitrobacter* durch hohe NH_3 -Konzentrationen inhibiert wird, so daß es nur zu einer NO_2 -Anhäufung mit anschließender Reduktion und Denitrifikation kommt (BELSER 1979).

Da sich 1983 in den Salzmarschen Spiekeroogs die geringsten Boden-Wassergehalte oft erst im Juli und August einstellten, läuft die maximale Nitrifikation der maximalen Mineralisation etwas hinterher. Im Gegensatz dazu erwähnen viele Autoren maximale Nitrifikationsgrade im



Frühling und/oder im Herbst und führen dieses Phänomen auf eine Korrelation zum Wassergehalt zurück (ROZEMA 1977; MEYER 1957; RUNGE 1974; WILLIAMS 1968). SCHRÖDER & TIETJEN (1972) zeigen hingegen elegant, daß der Einfluß der Bodenfeuchte und Temperatur auf die Nitrifikation als nicht-linear angesehen werden muß, da beide unabhängig wirken. Bei zu geringer wie zu hoher Bodenfeuchte kommt es zu Einschränkungen. Die Konsequenz ist, daß für jeden Bodentyp je nach seiner normalen Wasserkapazität eigene charakteristische Optima auftreten. Danach dürfte die Nitrifikationsrate sehr feuchter und sehr trockener Böden wohl eher durch die Temperatur bestimmt werden. Auffallend hoch war sie in den Röhrichten (K I und L I), was jedoch durch MEYER (1957) und VAN SCHREVEN (1963) bestätigt wird. Wahrscheinlich wird dieses Phänomen durch den aerenchymatischen O_2 -Transport zu den Wurzeln und sogar bis ins Sediment ausgelöst.

6. Die N-Mobilisationsraten (das Verhältnis von N_{min} zu N_{ges}) der Salzmarschen sind außergewöhnlich hoch (2.6–8.7%), wenn man von normalen Raten zwischen 1–4% ausgeht (ALEXANDER 1977). Damit bewahrheitet sich die These BEEFTINKs, daß in Salzmarschen die Mineralisation gegenüber der Humifikation überwiegt.

7. Ein Vergleich mit den Ergebnissen von ZIMMEK (1975) und MÜLLER-SUUR (1972) zeigt durchweg ähnlich hohe Nitrifikations- bzw. Mineralisationsraten. MÜLLER-SUUR

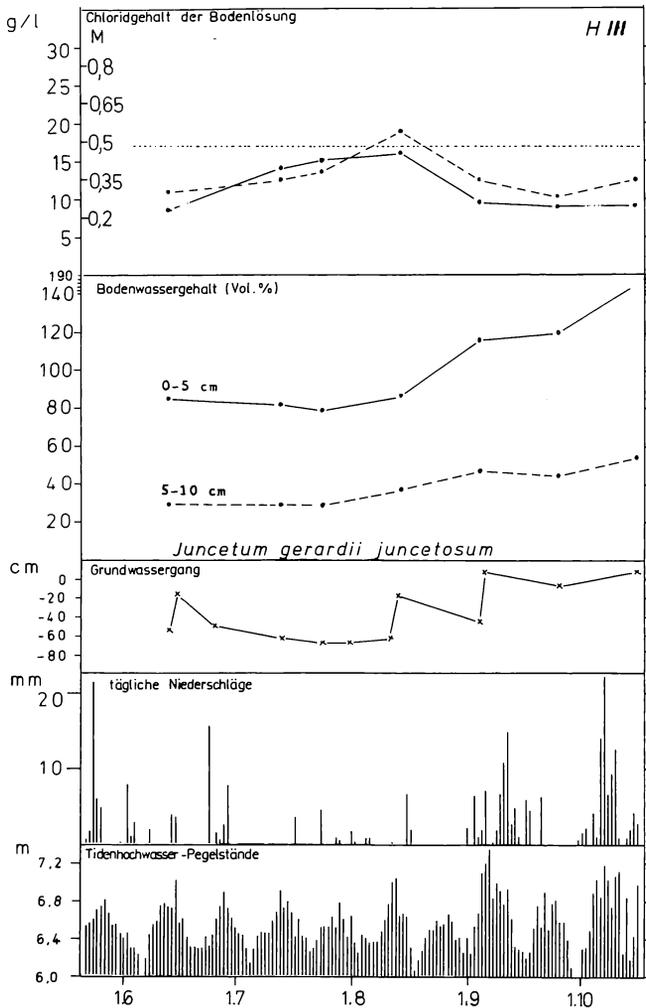
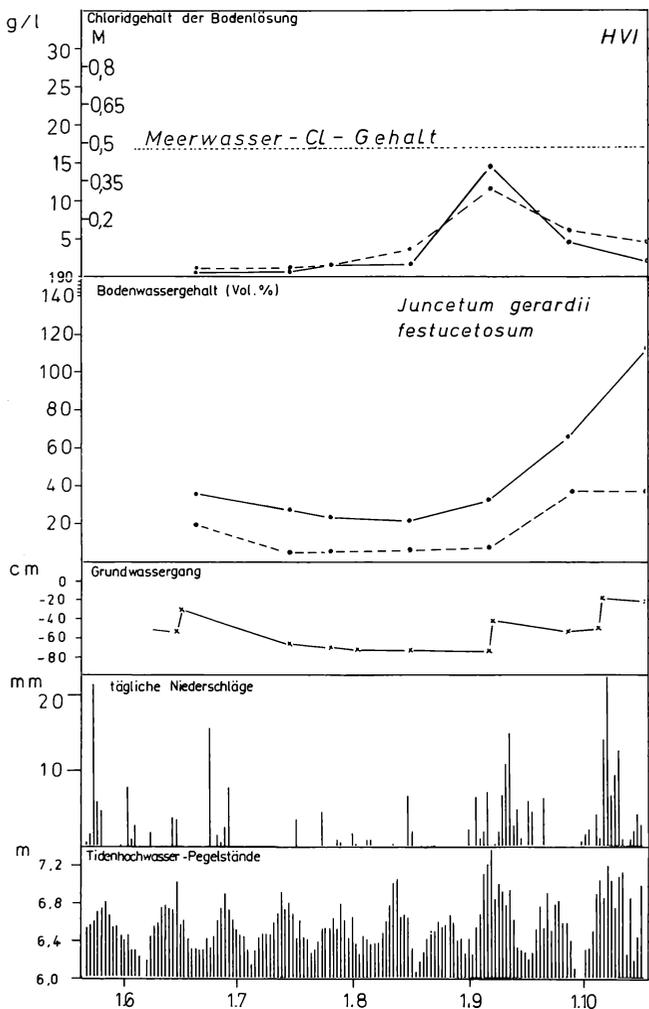


Abb. 9: Halb-Jahresgang des Bodenwassergehaltes und Chloridgehaltes der Bodenlösung im Oberboden (0–10 cm) sowie des Tiden-Höchststandes und der täglichen Niederschläge für ein *Juncetum gerardii juncetosum* (H II) und ein *J.g. festucetosum* (H VI).

geht aber eher von einer Korrelation zum Boden-Wassergehalt als zur Temperatur aus; höchste Mineralisationsraten traten im Rantum-Becken zudem erst im Herbst auf.

8. Durch eine Dünger-Zugabe konnte bewiesen werden, daß Stickstoff in Salzwiesen, wie z.B. auch in anderen Ökosystemen, der produktionslimitierende Faktor ist (VALIELA & TEAL 1974, JEFFRIES 1977; JEFFRIES & PERKINS 1977; PIGOTT 1969). Da diese Versuche auch auf die Frage, ob Stickstoff eher in der hohen als in der tiefen Salzmarsch produktionslimitierend ist, eine Vielzahl von Schlußfolgerungen zulassen, sollen sie hier nicht weiter diskutiert werden. Die vorliegenden Ergebnisse deuten auf einem Stickstoff-Mangel nur im *Salicornietum dolichostachyae* und im *Spartinetum anglicae* hin. Man vergegenwärtige sich aber die wahrscheinlich hohe Denitrifikationsrate, einen hohen Tiden-Input sowie die geringe Biomasse einer Queller-Flur.



Wasserregime

1. Gesamt-Porenvolumen

Mit den Daten der Lagerungsdichte, der Bodenart, des Humusgehaltes und des Skelettteiles kann man das Gesamt-Porenvolumen einzelner Profilschichten schätzen (ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG 1980). Auf diese Weise errechnet sich für die Tonhorizonte ein GPV von ca. 50–70%, für die Sande von ca. 30% (s. auch ADRIANI 1945; HIS-SINGK 1954; BOHLE 1974). In Tonhorizonten beträgt der Anteil dränfähiger Poren nach BOHLE jedoch nur 8–14%, so daß die Wassermobilität stark verringert ist.

2. Boden-Wassergehalte

Die Veränderungen der Boden-Wassergehalte während der Vegetationsperiode zeigen die Abb. 8 und 9. Da in den Sommermonaten des Jahres 1983 außergewöhnliche Klimabedingungen auftraten (Abb. 6) und auch Springtiden im Sommer im allgemeinen abgeschwächt sind, erreichte der Boden-Wassergehalt im Hochsommer sein Minimum. Der Vergleich der mittleren Boden-Wassergehalte des 0–5 cm Horizontes während der Sommermonate deutet an, daß die

Tab. 3: Mittlere Boden-Wassergehalte des Oberbodens (0-5 cm) während des Hochsommers

Pflanzengesellschaft	Boden-Wassergehalt (Vol. %)	
	Schlick	Sand
Salicornietum dolichostachyae	-	50
Spartinetum anglicae	-	45
Puccinellietum maritimae	70 - 80	35
Plantagini-Limonietum	85 - 105	-
Halimionetum portulacoides	60 - 80	-
Artemisietum maritimae	35 - 60	--
Juncetum gerardii festucetosum	30 - 35	15 - 20
Juncus maritimus - Gesellschaft	70	-
Juncetum gerardii juncetosum	100- 130	40
Bolboschoenetum maritimi	130	40
Phragmites austr. - Gesellschaft	110	30

Ausprägung unterschiedlicher Pflanzengesellschaften auch über den Boden-Wassergehalt erklärbar gemacht werden kann (Tab. 3).

Darüber hinaus können hohe Boden-Wassergehalte bedingt sein durch hohe Humusgehalte (L I, evtl. D I), eine geringe Abflußneigung (L I, K I, H I, H II, H III), eine geringe Evaporation (L I, K I), häufige Überflutungen (A I, A II, B I), geringe Boden-Wassergehalte durch eine hohe Abflußneigung (E I, E II, F I, F II), hohe Evaporation bzw. seltener eintretende Überflutungen (H IV, H V, H VI).

3. Grundwassergänge

Die Abb. 8 und 9 lassen erkennen, daß Springtiden einen starken Einfluß auf den Grundwassergang ausüben. Zur ökologischen Charakterisierung der verschiedenen Pflanzengesellschaften wurden die mittleren Grundwasserstände der Sommermonate erfaßt (Tab. 4). Es besteht verständlicherweise eine hohe Korrelation zur Mächtigkeit des Oxidationshorizontes. Da keine Messungen über die Höhe der Standorte bezüglich MThw vorgenommen wurden, kann leider nicht die Frage beantwortet werden, ob der Grundwasserspiegel generell der MThw-Linie entspricht.

Tab. 4: Mittlere Grundwasserstände während des Hochsommers und Mächtigkeit des Oxidationshorizontes

Pflanzengesellschaft	Oxidations- horizont (cm)	Grundwasserstand (cm)
Salicornietum dolichostachyae	4	-5 bis -15
Spartinetum anglicae	4	-5 bis -15
Puccinellietum maritimae	13 - 18	-20
Plantagini-Limonietum	22 - 25	-30 bis -60
Halimionetum portulacoides	23 - 28	-40 bis -50
Artemisietum maritimae	30	-60 bis -70
Juncetum gerardii festucetosum	30	-70 bis -80
Juncus maritimus - Gesellschaft	27	-70
Juncetum gerardii juncetosum	20 - 22	-60
Bolboschoenetum maritimi	20	-60
Phragmites austr. - Gesellschaft	20	-60

Chloridgehalte der Bodenlösung

Das Nordseewasser hat bei Spiekeroog einen Salzgehalt von 3.1%, also einen Chloridgehalt von ca. 1.7% (MEYER-DEEPEN & MEIJERING 1970). Folgende Umrechnungen sind möglich:

$$4\% \text{ Cl}^- = 7.28\% \text{ Salz} = 6.26\% \text{ NaCl} = 47.5 \text{ atm (WALTER \& KREEB 1970).}$$

Nach BAUMEISTER & ERNST (1978) entspricht 1% Salz 6.76 bar, daraus ergäbe sich dann ein osmotisches Potential von 49.2 bar.

Den Halbjahresgang des Chloridgehaltes der Bodenlösung zeigen die Abb. 8 und 9. An den eu- und mesohalinen Standorten sind die Gehalte im Hochsommer am höchsten (s.a. TYLER 1971a; SCHMEISKY 1974), eine Folge verminderter Niederschläge, höherer Einstrahlung und Evaporation, die zu einer aufwärts gerichteten Wasserbewegung, Wasserverlusten und somit zu einer Salzanreicherung in den obersten Bodenschichten führen. Eine Verdünnung durch die Niederschläge erfolgte im Sommer 1983 praktisch nicht.

Tab. 5 gibt eine Zusammenstellung der Salzgehaltsspannen in der Bodenlösung des 0–5 cm Horizontes der verschiedenen Salzmarsch-Pflanzengesellschaften (s. auch ADRIANI 1945; KÖNIG 1949; GILLHAM 1957, RANWELL et al. 1964). Man kann täglich zweimal überflutete Gesellschaften mit eu- bis polyhalinen Salzgehaltsspannen, nicht täglich überflutete Gesellschaften mit mesohalinen Salzspannen, unter Süßwassereinfluß stehende mesohaline Brackwasser-Gesellschaften sowie unter Süßwassereinfluß stehende oligohaline *Phragmites*-Röhrichte unterscheiden.

Eine Erhöhung des Salzgehaltes über die Meerwasserkonzentration hinaus ist im *Salicornietum dolichostachyae* und im *Spartinetum anglicae* schon nach wenigen Stunden des Trockenfallens bei hoher Evaporation und geringer Kapillarität der Sande möglich, denn die Probenahme erfolgte zumeist bei Ebbe (s. auch ARNOLD & BENEKE 1935; GILLNER 1960; GILLHAM 1957). Durch die periodischen Überflutungen werden die Salzgehalte wahrscheinlich immer wieder bis zur Meerwasser-Konzentration gesenkt. Dieses Phänomen, welches sich auch durch die Messungen täglich schwankender osmotischer Potentiale durch STEINER (1935) andeutet, sollte aber nochmals durch mehrmalige tägliche Messungen des Chloridgehaltes der Bodenlösung endgültig verifiziert werden.

Im tonreichen Oberboden des *Puccinellietum maritimae* und *Halimionetum portulacoides* kommt es zu noch stärkeren Salzanreicherungen, obwohl Tone die Wasserabgabe erschweren (s. auch CHAPMAN 1938). Diese Standorte werden aber nicht mehr täglich bzw. nur noch für kürzere Zeit überschwemmt, so daß eine längerfristige Salzgehaltsanreicherung stattfinden kann. Der Niederschlagsmangel im Hochsommer des Jahres 1983 verstärkte diese Tendenz. Auf diese Weise mußten selbst Brackwasser-Halophyten Meerwasser-Salzkonzentrationen ertragen.

Die starke Evaporation bewirkt, daß auch Arten des *Juncetum gerardii festucetosum* hohe Chloridkonzentrationen ertragen müssen (PIGOTT 1969); nach HANNON & BRADSHAW (1968) war *Festuca rubra litoralis* in höheren Salzwiesen sogar salzresistenter als in niedrigen. Vielleicht dürfen die 1983 gemessenen Chloridgehalte aber nicht verallgemeinert werden, da in niederschlagsreichen Sommern die Aussüßungseffekte im Bereich der hohen Salzmarsch wohl überwiegen. In der unteren Salzmarsch käme es dann zu einer schnellen Folge von Aussüßungen (Niederschläge bei Niedrigwasser) und Salzanreicherungen (Evaporation nach der Flut), so daß die hier wachsenden Arten einem Salzstreß durch die rasche Änderung der Salinität ausgesetzt sind. Dieser Salinitätswechsel dürfte besonders in der Zone zwischen MThw und MThws ausgeprägt sein, nach BEEFTINK (1977) im Bereich zwischen 25–35 cm MThw.

Weiterhin bleibt offen, ob die Salzgehalte der obersten 5 (10) cm überhaupt ökologisch relevant sind. Wenn man postuliert, daß die Halophyten den Ort der Wasseraufnahme frei wählen können, gewinnt die Wurzellänge an Bedeutung. So fand BEHR-NEGENDANK (1939) beim Vergleich des osmotischen Wertes im Oberboden mit dem von *Salicornia europaea*, daß diese Art kein hypersalines Wasser aus dem Oberboden aufgenommen haben konnte. Auch POMPE (1940) stellte fest, daß in einigen noch durchwurzelten Horizonten der Salzgehalt des Bodens höher war als im Halophyten selbst – in diesem Falle *Glaux maritima* –, daß also die Pflanze

Tab. 5: Salzgehaltsspannen der Bodenlösung des 0-5 cm Horizontes
 verschiedener Salzmarsch-Pflanzengesellschaften Spiekeroogs
 (die Umrechnung erfolgte nach WALTER und KREEB, 1970)

	% Cl ⁻	% NaCl	mM NaCl	osm.Pot.(bar)
<i>Salicornietum dolichostachyae</i>	1.5 - 2.5	2.34 - 3.9	400 - 679	16.8 - 28.1
<i>Spartinetum anglicae</i>	1.2 - 2.2	1.87 - 3.43	325 - 597	13.4 - 24.7
<i>Puccinellietum maritimae</i>	1.5 - 3.0	2.34 - 4.68	400 - 814	16.8 - 33.7
<i>Plantagini - Limonietum</i>	1.2 - 2.2	1.87 - 3.43	325 - 597	13.4 - 24.7
<i>Halimionetum portulacoides</i>	1.5 - 2.7	2.34 - 4.20	400 - 731	13.4 - 30.2
<i>Artemisietum maritimae</i>	1.0 - 4.0	1.56 - 6.24	271 - 1085	11.2 - 44.9
<i>Juncetum gerardii festucetosum</i>	0.1 - 2.0	0.16 - 3.12	27 - 543	1.1 - 22.5
<i>Juncetum gerardii juncetosum</i>	0.5 - 1.8	0.78 - 2.81	136 - 489	5.6 - 20.2
<i>Juncus maritimus - Gesellschaft</i>	0.5 - 1.8	0.78 - 2.81	136 - 489	5.6 - 20.2
<i>Bolboschoenetum maritimi</i>	0.3 - 1.5	0.47 - 2.34	82 - 407	3.4 - 16.8
<i>Phragmites austr. - Gesellschaft</i>	0.2 - 0.8	0.31 - 1.25	54 - 218	2.2 - 9.0

nur aus einem anderen Horizont Wasser aufgenommen haben konnte. Da die Maxima der Salzgehalte sich im Profil laufend ändern, postuliert er deshalb einen sog. „aktiven Wurzelhorizont“.

Sollte die Wasseraufnahme aber immer in 20–30 cm Tiefe stattfinden, ergäbe sich auch in niederschlagsarmen Sommern keine andere Salzbelastung als in niederschlagsreichen. So könnte auch die Tatsache erklärt werden, daß das osmotische Potential bei Arten der tiefen Salzmarsch niedriger ist als das derjenigen aus der hohen Salzmarsch (BAUMEISTER & ERNST 1978), und auch die, daß gerade Flachwurzler wie *Suaeda maritima*, *Salicornia europaea* und *Spergularia salina* die niedrigsten osmotischen Potentiale und die höchsten Salzresistenzen besitzen (REPP 1957; MÜLLER-SUUR 1972; SCHMEISKY 1974).

Ein Vergleich der Chloridgehalte in der Bodenlösung mit den osmotischen Potentialen der Nordsee-Halophyten (s. BAUMEISTER & ERNST 1978) ergibt ein Verhältnis von 1:2, welches nach TYLER (1971a) sogar maximal 1:3 groß sein kann. Auch die maximale Salztoleranz, die nach GILLHAM (1957) bei ca. 4% Cl, nach MÜLLER-SUUR (1972) bei ca. 5.5% Cl⁻ liegt, ist ca. doppelt so hoch wie die gemessenen Chlorid-Konzentrationen in der Bodenlösung.

Vergleich der Salzmarsch-Pflanzengesellschaften mit Hilfe eines Ökogramms

Nach dem gleichen Prinzip, wie ELLENBERG (1978) für submontane Wälder und mitteleuropäische Wiesen nach deren wichtigsten Einflußgrößen, dem Säure- und dem Feuchtegrad, Ökogramme erstellt hat, soll dieses auch für die Salzmarschen Spiekeroogs versucht werden. Dabei ergibt die Auftragung der Bodenfeuchte in Form des Boden-Wassergehaltes gegen den Chloridgehalt der Bodenlösung in den Spannen des Hochsommers das anschaulichste Bild (Abb. 10).

Ein Ökogramm, basierend auf der Überflutungshäufigkeit statt des Boden-Wassergehaltes, wäre vielleicht noch aussagekräftiger. Leider liegen solche Messungen für Spiekeroog nicht vor; zudem können die Angaben anderer Autoren (z. B. GROSS 1977) nicht ohne weiteres übernommen werden.

Bei allen dem bleibt zu berücksichtigen, daß die entscheidenden ökologischen Faktoren bezüglich der Zonierung der Salzmarschen (Überflutungshäufigkeit und Salzgehalt) vielfachen abiotischen und biotischen Modifikationen unterliegen (Sedimentation, Niederschläge, Evaporation, Spülsaumeinfluß, Beweidung, Geomorphologie), daß also oft ein sehr feines Zonierungs-Mosaik vorliegt, welches die hohe Dynamik des Ökosystems Salzmarsch widerspiegelt. Aus diesem Grunde kann das zumal nur zweidimensionale Ökogramm nur ein erster Schritt zum Verständnis der Zonierung sein. Aus Gründen der Vollständigkeit wurden dabei auch Gesellschaften, die nicht ökologisch untersucht wurden, in das Ökogramm aufgenommen (*Suaeda* * *flexilis*-Gesellschaft, *Agrostis stolonifera*-*Potentilla anserina*-Gesellschaft, *Ononido-Caricetum distantis*).

Der eu- bis polyhaline Bereich wird charakterisiert durch die *Suaeda* * *flexilis*-Gesellschaft, das *Salicornietum dolichstachyae*, *Spartinetum anglicae*, *Plantagini-Limonietum*, *Puccinellietum maritimae*, *Halimionetum portulacoides* sowie das *Artemisietum*, der mesohaline Bereich durch das *Juncetum gerardii* (incl. der *Carex extensa*-Bestände), die *Juncus maritimus*-Gesellschaft und vielleicht noch durch das *Sagino martinae*-*Cochlearietum danicae*, die oligohalinen Standorte durch das *Phragmites*-Röhricht sowie höchstwahrscheinlich die *Agrostis stolonifera* *Potentilla anserina*-Gesellschaft und das *Ononido-Caricetum distantis*. Das Meerbinsen-Röhricht (*Bolboschoenetum maritimi*) stockt sowohl auf meso- wie auch euhalinen Standorten.

Diese Ergebnisse decken sich in vielen Punkten mit den Angaben anderer Autoren. Auffallend ist jedoch, daß das *Plantagini-Limonietum* trotz geringerer Überflutungshäufigkeit wohl feuchtere Standorte als das *Puccinellietum maritimae* besiedelt. Hier spielen wahrscheinlich der höhere Humusgehalt und die geringere Abflußneigung eine wichtige Rolle. Außergewöhnlich ist weiterhin, daß im Oberboden des *Artemisietum maritimae* und z. T. des *Juncetum gerardii festucetosum* (bekanntermaßen Gesellschaften mesohaliner Standorte) Chloridgehalte auftrafen, die der des Meerwassers entsprechen. Dieses Phänomen ist aber eine Folge mangelnder

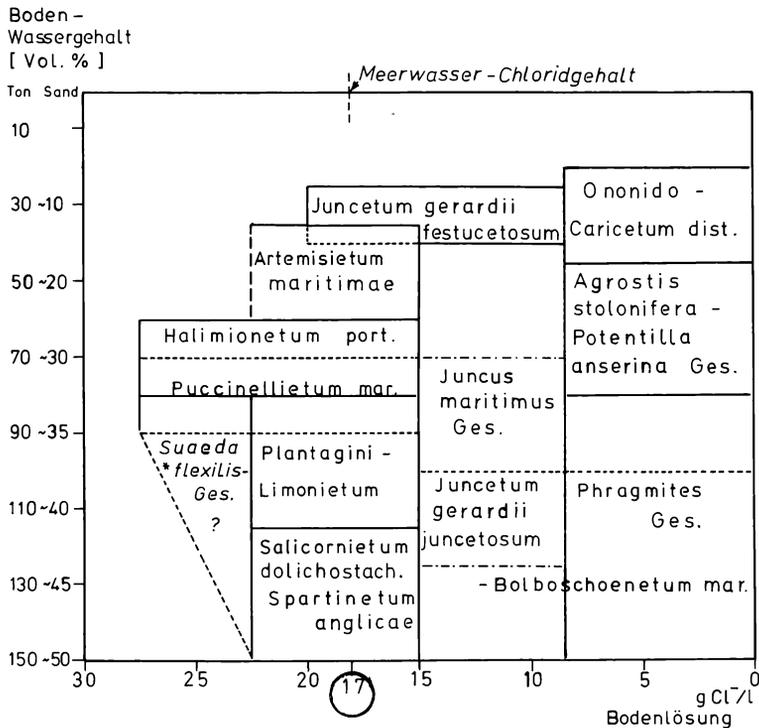


Abb. 10: Ökogramm der Salzmarsch-Pflanzengesellschaften Spiekeroogs (erstellt anhand der Spannen des Bodenwasser- und Chloridgehaltes im Oberboden (0–5 cm) während des Hochsommers).

sommerlicher Niederschläge und Überflutungen bei gleichzeitig hoher Evaporation und darf somit nicht verallgemeinert werden; es erklärt zudem die „Lücke“ im Ökogramm. Auch die hohen Cl⁻-Gehalte im Oberboden des *Puccinellietum maritimae* und *Halimionetum portulacoides* sind eine Folge der starken sommerlichen Evaporation. Wie bereits oben erläutert, dürften die hohen Salzgehalte im Oberboden nur von geringer ökologischer Aussagekraft sein, da die Wasseraufnahme der Pflanzen wahrscheinlich aus tieferen Bodenschichten erfolgt.

Weiterhin wird deutlich, daß in nicht beweideten Boddenbinsenrasen die Boddenbinse (*Juncus gerardii*) auf staunassen Standorten Konkurrenzvorteile gegenüber dem Salz-Schwinger (*Festuca rubra litoralis*) hat. Allerdings mag hier auch eine unterschiedliche Chlorid-Toleranz der beiden Arten eine gewisse Rolle spielen. Der hohe Wassergehalt des Oberbodens im *Juncetum gerardii juncetosum* und in der *Juncus maritimus*-Ges. resultiert zudem aus einem hohen Humusgehalt.

Die Gesellschaften des *Puccinellietum maritimae* und *Halimionetum portulacoides* können anhand des vorliegenden Ökogramms kaum unterschieden werden. In diesem Falle kommt den anderen Faktoren (Sedimentation incl. Spülsaumeinfluß und Stickstoff-Netto-Mineralisation sowie Beweidung) die entscheidende, differenzierende Bedeutung zu.

Brackwasser-Gesellschaften (*Bolboschoenetum maritimi*, *Phragmites australis*-Ges., *Juncetum gerardii juncetosum*, *Juncus maritimus*-Ges., *Agrostis stolonifera*-*Potentilla anserina*-Ges.) können sich in den Salzmarschen nur dort etablieren, wo ein Kontakt zum Süßwasser gegeben ist, d.h. auf den Inseln besonders an den Rändern der Dünen. Interessant ist dabei die Tatsache, daß *Juncus gerardii*-reiche Boddenbinsen-Gesellschaften sich auch in unbeweideten Salzmarschen entwickeln können, wenn durch den Austritt von Süßwasser Staunässebedingungen vor-

herrschen. Unter Beweidungseinfluß wandeln sich Brackwasser-Röhrichte bald in Flut- und Trittrasen um. Geprüft werden müßte hier jedoch noch, welches die entscheidenden Bedingungen für die Etablierung der *Juncus maritimus*-Gesellschaft sind.

Weiterhin ungeklärt ist die ökologische Unterscheidung des *Salicornietum dolichostachyae* vom *Spartinetum anglicae* anhand der untersuchten Parameter; hier könnte eine unterschiedliche Korngrößenzusammensetzung und damit auch der Redox-Zustand von entscheidender Bedeutung sein.

Danksagung

Herrn Prof. H. ELLENBERG möchte ich für die kritische Diskussion, der Hermann-Lietz Schule für die Bereitstellung des schuleigenen Labors bzw. die Unterbringung auf der Insel und der O. Vahlbruch-Stiftung für die finanzielle Unterstützung herzlichst danken.

Schriften

- ADRIANI, M.J. (1945): Sur la phytosociologie, la synécologie et le bilan d'eau de halophytes de la région néerlandaise méridionale, ainsi que de la Méditerranée française. — SIGMA Comm. 88: 1-217. Montpellier.
- ALEXANDER, M. (1977): Introduction to soil microbiology. — New York, 467 pp.
- ARBEITSKREIS STANDORTKARTIERUNG (1980): Forstliche Standortaufnahme. 4. Aufl. — Münster-Hiltrup.
- ARNOLD, A., BENEKE, W. (1935): Zur Biologie der Strand- und Dünenflora von Borkum, Juist und Memmert. — Planta 23: 662–691.
- BACKHAUS, H. (1943): Die ostfriesischen Inseln und ihre Entwicklung. — Wirtschaftswiss.Ges. zum Stud.Nieders. 12: 1–143.
- BÄTJE, M., MICHAELIS, H. (1976): Bodenchemische Untersuchungen in Verlandungsfeldern an der niedersächsischen Küste. — Jahresber. Forschungsstelle Norderney 27: 135–165.
- BAUMEISTER, W., ERNST, W. (1978): Mineralstoffe und Pflanzenwachstum. — Stuttgart. 416 pp.
- BECK, T. (1968): Mikrobiologie des Bodens. — München. 452 pp.
- BEEFTINK, W.G. (1966): Vegetation and habitat of salt marshes and beach plains in S-W-Netherlands. — Wentia 15: 83–108.
- , DAANE, M.C., VAN LIERE, J.M., NIEUWENHUIZE, J. (1977): Analysis of estuarine soil gradients in salt-marshes of the S-W-Netherlands with special reference to the Scheldt estuary. — Hydrobiologia 52: 93–106.
- BEHR-NEGENDANK, C. (1939): Saugkraftmessungen an Halophytenstandorten der Nordsee-Küste. — Biol.Zentralblatt 59: 235–273.
- BELSER, L.W. (1979): Population ecology of nitrifying bacteria. — Ann.Rev.Microbiol. 33: 309–333.
- BOHLE, H. (1974): Sediment, Fauna und Flora im Butjadinger Watt. — Diss. Univ. Kiel.
- BRÜMMER, G. (1968): Untersuchungen zur Genese der Marschen. — Diss. Univ. Kiel.
- CHAPMAN, V.J. (1938): Studies in saltmarsh ecology I, II, III. — J. Ecol. 26: 144–179.
- CHEN, P.S., TORIBARA, T.Y., WARNER, H. (1951): Microdetermination of phosphorus. — Anal. Chem. 28: 1756–1758.
- DIERSCHKE, H. (1974): Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortgefälle an Waldrändern. — Sipta Geobot. 6: 1–246.
- ECKEL, H. (1977): Studien zur morphologischen Entwicklung der Ostplate Spiekeroogs. — Diss. Univ. Münster.
- ELLENBERG, H. (1977): Stickstoff als Standortsfaktor. — Oecol.Plant. 12: 1-22.
- (1978): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. — Stuttgart, 982 pp.
- FOCHT, D.D., VERSTRAETE, W. (1977): Biochemical ecology of nitrification and denitrification. — Adv. Microb.Ecol. 1: 135–214.
- FREVERT, T. (1980): Dissolved oxygen dependent phosphorus release from profundal sediments of Lake Constance (Obersee). — Hydrobiologia 74: 17–28.
- GARCIA-NOVO, F., CRAWFORT, R.M.M. (1973): Soil aeration, NO₃-reduction and flooding tolerance in higher plants. — New Phytol. 72: 1031–1039.
- GERLACH, A. (1973): Methodische Untersuchungen zur Stickstoff-Netto-Mineralisation. — Scripta Geobot. 5: 1–115.

- (1978): Zur Bestimmung der Stickstoff-Netto-Mineralisation in mehr oder minder nassen Böden. – *Oecol. Plant.* 13: 163–174.
- GIAMI, L. (1983): Pedogenese und Klassifizierung von Marschböden. – Diss. Univ. Oldenburg.
- GILLHAM, M.E. (1957): Coastal vegetation of Mull and Iona in relation to salinity and soil reaction. – *J. Ecol.* 45: 757–778.
- GILLNER, V. (1960): Vegetations- und Standortsuntersuchungen in den Salzwiesen der schwedischen Westküste. – *Acta Phytogeogr. Suecica* 43: 1–198.
- GLOPPER, R.J. de (1967): Over de bodemgesteldheid van het waddengebied. – *Van Zee tot Land* 43: 1–67.
- GRAY, A.J., BUNCE, R.G.H. (1972): The ecology of Morecambe Bay. VI. Soils and vegetation of the salt marshes: a multivariable approach. – *J. Appl. Ecol.* 9: 221–234.
- GRAY, T.R.G. (1962): Effect of salinity upon growth of salt marsh bacteria. – *Nature* 194: 560.
- GROSS, G. (1977): Die Pflanzengesellschaften der Leybucht als vegetationskundlicher Beitrag zur Landschaftsdynamik des ostfriesischen Küstenraumes. – Unveröff. Gutachten im Auftrage des nds. Landesverwaltungsamtes – Naturschutz, Landschaftspflege, Vogelschutz. 93 pp.
- HANNON, N., BRADSHAW, A.D. (1968): Evolution of salt tolerance in 2 coexisting species of grass. – *Nature* 220: 1342–1343.
- HEYDEMANN, B. (1981): Ökologie und Schutz des Wattenmeeres. – *Schrift. Bundesmin. Ernähr. Landw. und Forsten* 255: 232 pp. Münster-Hiltrup.
- HISSINGK, D.J. (1954): De humus-en stikstofgehalten van de ingepolderde gronden in de voormalige Zuiderzee. – *Van Zee tot Land* 10: 1–30.
- HOMEIER, H. (1969): Der Gestaltwandel der ostfriesischen Küste im Laufe der Jahrhunderte. – In: OH-LING, J.: Ostfriesland im Schutze des Deiches, Bd. II: 3–75.
- JEFFRIES, R. L. (1977): Growth response of coastal halophytes to inorganic nitrogen. – *J. Ecol.* 65: 847–865.
- , PERKINS, H. (1977): The effect on the vegetation of the addition of inorganic nutrients (NaNO_3 + NaNH_4) to saltmarsh soils in Norfolk. – *J. Ecol.* 65: 867–882.
- JOENJE, W., WOLFF, W.J. (1979): Functional aspects of salt marshes in the wadden sea. – In: WOLFF, W.J.: Flora and vegetation of the wadden sea. Bd. 3: 161–171. Rotterdam.
- KÖNIG, D. (1949): Standortuntersuchungen auf einem Vorlandrasen an der Schl.-Holst. Westküste bei Husum. – *Biol. Zentralbl.* 68: 452–471.
- KUSHNER, D.J. (1978): Microbial life in extreme environments. New York.
- LÜNEBURG, H. (1955): Vergleichende Wattuntersuchungen im Bereich der Wesermündung. – *Inst. f. Meeresforschung Bremerhaven*.
- (1958): Die Oberflächenbeschaffenheit bestimmter Watttypen der Wesermündung. – *Inst. f. Meeresforschung Bremerhaven*.
- MANSHARD, E. (1952): Bodenuntersuchungen auf der Nordseeinsel Spiekeroog. – *Zeitschr. Pfl. ernähr., Bodenk. und Düngung* 58: 1–38.
- MEYER, F.H. (1957): Über Wasser- und Stickstoffhaushalt der Röhrichte und Wiesen im Elballuvium bei Hamburg. – *Mitt. Staatsinst. Allg. Bot.* 11: 137–203.
- MEYER-DEEPEN, J., MEIJERING, M.P.D. (1979): Spiekeroog-Naturkunde einer ostfriesischen Insel. – Spiekeroog. 223 pp.
- MÜLLER, W., BENZLER, J.H., VOIGT, H., TÜXEN, J. (1977): Bodentypen der Marsch – Genese, Eigenschaften, Nutzung, Melioration. – *Ber. Bod. Ges.* 24: 15–100.
- MÜLLER-SUUR, A. (1972): Vegetations- und Standortsuntersuchungen im Rantum-Becken auf Sylt. – Diss. Univ. Göttingen. 95 pp.
- NIEMEIER, G. (1972): Ostfriesische Inseln. – Sammlung geogr. Führer, Berlin.
- PATRICK, W.H., KHALID, R.A. (1974): Phosphate release and sorption by soils and sediments. – *Science* 186: 53–55.
- PIGOTT, C. D. (1969): Influence of mineral nutrition on the zonation of flowering plants in coastal salt-marshes. – In: RORISON, J.H.: Ecological aspects of mineral nutrition: 25–35.
- POLDERMANN, P.J.G. (1979): The saltmarsh algae of the wadden-sea. – In: WOLFF, W.J.: Flora and vegetation of the wadden sea, Bd. 3: 124–160.
- POMPE, E. (1940): Beiträge zur Ökologie der Hiddenseer Halophyten. – *Beih. Bot. Cbl.* 60 A (1/2): 223–327.
- POSTMA, H. (1978): The nutrient contents of North Sea water: changes in recent years, particularly in the southern Bight. – *Rapp. P.-V. Reun. Cons. int. Explor. Mer.* 172: 350–357.

- RAABE, E.W. (1981): Über das Vorland der östlichen Nordsee-Küste. – Mitt. AG Flor. Geobot. Schl.-Holst. und Hb. 31: 118 pp.
- RAGUTZKY, G. (1980): Verteilung der Oberflächensedimente auf den niedersächsischen Watten. – Ber. Forschungsst. Norderney 32: 55–67.
- RANWELL, D.S. (1964): *Spartina* saltmarshes in Southern-England. II. Rate and seasonal pattern of sediment accretion. – J. Ecol. 52: 79–95.
- , BIRD, E.C.F., HUBBARD, J.C.E., STEBBINS, R.E. (1964): *Spartina* saltmarshes in Southern-England. V. Tidal submergence and chlorinity in Poole Harbour. – J. Ecol. 52: 627–641.
- REPP, G. (1957): Salzhaushalt und Toleranz von Marschpflanzen der Nordseeküste Dänemarks. – Österr. Bot. Z. 104: 454–490.
- RHEINHEIMER, G. (1975): Mikrobiologie der Gewässer. – Stuttgart. 204 pp.
- ROZEMA, J. (1977): On the ecology of some halophytes from the beach plain in the Netherlands. – Thesis Univ. Amsterdam. 191 pp.
- RUNGE, M. (1974): Die Stickstoff-Mineralisation im Boden eines Sauerhumus-Buchenwaldes. – Oecol. Plant. 9: 201–218.
- SCHEFFER, H., SCHACHTSCHABEL, P. (1976): Lehrbuch der Bodenkunde. 9. Aufl. – Stuttgart. 394 pp.
- SCHERFOSE, V. (1984): Lebensbedingungen, insbesondere Stickstoffversorgung der Salzmarsch-Pflanzengesellschaften auf der Insel Spiekeroog. Dipl.-Arbeit Univ. Göttingen. 163 pp.
- (1986): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Spiekeroog. I. Die Pflanzengesellschaften. – Tuexenia 6: 219–248.
- SCHLICHTING, E., BLUME, H.P. (1966): Bodenkundliches Praktikum. – Hamburg.
- SCHMEISKY, H. (1974): Vegetationskundliche und ökologische Untersuchungen im Strandrasen des Graswardes vor Heiligenhafen, Ostsee. – Diss. Univ. Göttingen. 103 pp.
- SCHMIDT, W. (1970): Untersuchungen über die Phosphor-Versorgung niedersächsischer Buchenwaldgesellschaften. – Scripta Geobot. 1: 120 pp.
- SCHREVEN, D.A. van (1963): Nitrogen transformations in the former subaqueous soils of polders recently reclaimed from Lake IJssel. – Plant and Soil 18: 143–162.
- SCHRÖDTER, H., TIETJEN, C. (1972): Statistische Betrachtungen zur Frage der Mineralisierung in Abhängigkeit von Bodentemperatur und Bodenfeuchtigkeit. – Agric. Meteorol. 9: 77–91.
- SCHWABE, A., KRATOCHWIL, A. (1984): Vegetationskundliche und blütenökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Borkum. – Tuexenia 4: 125–152.
- SHILO, M. (1979): Strategies of life in extreme environments. – Weinheim.
- SINDOWSKY, K.H. (1970): Geologische Karte Spiekeroog (incl. Beiheft).
- (1973): Das ostfriesische Küstengebiet – Inseln, Watten und Marschen. – Sammlung Geol. Führer. Berlin.
- STEINER, M. (1935): Beobachtungen über Schädigungen der Vegetationsorgane nordamerikanischer Strandpflanzen durch unmittelbare Salzwassereinwirkung. – Biologica Generalis 11: 284–303.
- STEUBING, L. (1965): Pflanzenökologisches Praktikum. – Hamburg. 262 pp.
- TYLER, G. (1967): On the effects of phosphorus and nitrogen, supplied to baltic shore-meadow vegetation. – Bot. Notiser 120: 433–447.
- (1971a): Studies in the ecology of baltic sea-shore meadows. III. Hydrology and salinity of baltic sea-shore meadows. – Oikos 22: 1–20.
- (1971b): Studies in the ecology of baltic sea-shore meadows. IV. Distribution and turnover of organic matter and materials in a shore meadow ecosystem. – Oikos 22: 265–291.
- VALIELA, J., TEAL, J.M. (1974): Nutrient limitation in salt marsh vegetation. – In: REIMOLD, R.J., QUEEN, W.H.: Ecology of halophytes: 547–565.
- VERHOEVEN, B. (1963): On the CaCO_3 -content of young marine sediments. – Int. Inst. Land Reclam. Improv. Bull. 4: 1–27.
- WASEL, Y. (1972): Biology of halophytes. – New York. 395 pp.
- WALTER, H., KREB, K.H. (1970): Hydratation und Hydratur des Protoplasmas der Pflanzen und ihre ökophysiologische Bedeutung. Protoplasmatologia II C/6. 306 pp.
- WELP, G., HERMS, K., BRÜMMER, G. (1981): Der Einfluß von Bodenreaktion, Redoxbedingungen, organischer Substanz auf die Phosphatgehalte der Bodenlösung. – Ber. dt. Bod. Ges. 32.
- WIEMANN, P., DOMKE, W. (1967): Pflanzengesellschaften der ostfriesischen Insel Spiekeroog. – Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg 12: 191–353.

- WILLIAMS, J.T. (1968): The nitrogen relations and other ecological investigations on wet fertilized meadows. — Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel Zürich 41: 69–193.
- ZIMMEK, G.E. (1975): Die Mineralstickstoff-Versorgung einiger Salzrasen-Gesellschaften des Graswälders vor Heiligenhafen. — Diss. Univ. Göttingen. 65 pp.
- ZÖTTL, H. (1960): Dynamik der Stickstoffmineralisation im organischen Waldbodenmaterial. I-III. — Plant and Soil 13: 166–223.

Anschrift des Verfassers:
Dipl.-Biol. Volker Scherfose
Institut für Landschaftspflege und Naturschutz
Herrenhäuser Str. 2
D-3000 Hannover 21