

Vergleichende Untersuchungen zu den Standortverhältnissen der Außengrodenvegetation auf Langeoog

– Martina Schnaidt, Karl Heinz Kreeb –

Zusammenfassung

Im Herbst 1988 wurden Vegetations- und Standortuntersuchungen auf dem begrüpten Außengroden der Insel Langeoog durchgeführt. Die 6 stetig vertretenen Pflanzengesellschaften werden beschrieben und nach ihren Standorten verglichen. Es sind die Vorlandgesellschaften *Salicornietum strictae*, *Spartinetum anglicae*, *Salicornietum brachystachyae* und die Salzwiesengesellschaften *Puccinellietum maritimae*, *Halimionetum portulacoidis*, *Artemisietum maritimae*.

Erfasst wurde für jede Gesellschaft die Höhenlage, die Überflutungshäufigkeit, der Boden-pH, der Boden-Kalkgehalt, die elektrische Leitfähigkeit in der Bodenlösung und der Bodenwassergehalt. Über Mittelwertvergleiche erhaltene, signifikante Standortunterschiede werden dargestellt.

Der Überflutungsfaktor, der direkt von der Höhe (m NN) abhängt, beeinflusst die Zonierung der Pflanzengesellschaften im Untersuchungsgebiet am nachhaltigsten. Zwischen benachbarten Gesellschaften mit signifikant unterschiedlicher Höhenlage verlaufen die Wasserstandslinien „Mittleres Nipphochwasser“ (MNpHW), „Mittleres Tidehochwasser“ (MThw) und „Mittleres Springhochwasser“ (MSpHw). Auch dem Bodensalzgehalt kommt eine große differenzierende Bedeutung zu. Mit der Entfernung vom Meer nehmen die Salzgehalte nicht kontinuierlich ab; hohe, die Leitfähigkeit des Meerwassers sogar übersteigende Werte wurden im *Spartinetum anglicae* und im *Puccinellietum maritimae* ermittelt. Zwischen dem Salz- und Kalkgehalt des Bodens besteht eine positive Korrelation. Ein deutlicher Niveauunterschied ist im unteren Teil der Salzmarsch mit einem nur geringen Unterschied der Überschwemmungshäufigkeit verbunden. Das hier siedelnde *Salicornietum strictae* weist eine große Vertikalamplitude auf. Dagegen bewirken in der Nähe von MThw schon kleinste Höhendifferenzen eine große Veränderung der Überflutungsrhythmik. Die Standorte der in diesem Bereich stockenden Gesellschaften haben eine geringe vertikale Streuung.

Abstract

The ecology of a lower salt marsh on the East Frisian Island Langeoog was studied in autumn 1988. The predominant plant communities were characterized and compared relative to their dependence on soil factors such as pH, moisture content, content of CaCO₃ and electrical conductivity. Measurements of the exact height in relation to the mean high tide were necessary in order to compute the annual inundation frequency.

Among the parameters analysed, inundation proved to be the master factor which determines the distribution of plant associations in the area examined. Typical tidal marks are located between communities growing at significantly different height above sea level. Some communities can be distinguished as well by soil salinity and soil moisture. The highest values of electrical conductivity were found within the communities of *Spartinetum anglicae* and *Puccinellietum maritimae*. Conductivity and carbonate content data are strongly positively correlated.

Einleitung

Die Flora der Ostfriesischen Inseln ist seit über 100 Jahren immer wieder untersucht worden, vor allem in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts. So erfolgte durch FOCKE (1873), NÖLDEKE (1873), BIELEFELD (1900) und insbesondere durch BUCHENAU (1874, 1880, 1889, 1897 und 1901) eine intensive Bearbeitung der Gefäßflora dieses Naturraumes, während sich EIBEN (1873) der Moosflora und SANDSTEDT (1892, 1900) den Flechten widmeten. Des weiteren erschienen von MEYER & VAN DIEKEN (1947) und von VAN DIEKEN (1970) zwei Floren, welche die Ostfriesischen Inseln besonders berücksichtigen. Über die Moosflora der Insel Langeoog berichtete KOPPE (1971).

In HEYKENAs (1965) Beschreibung der Vegetationstypen der Küstendünen an der östlichen und südlichen Nordsee flossen zu einem geringen Teil auch Langeooger Untersuchungen ein. Weiterhin dokumentieren die in den vergangenen 20 Jahren von RUNGE (1972, 1984, 1987) publizierten Dauerquadrat-Beobachtungen Sukzessionsstadien unter anderem der Langeooger Vegetation. Darüber hinaus liegen, abgesehen von einem Bericht über die Silbermöwenkolonie (RUNGE 1977), keine Veröffentlichungen vegetationskundlicher Art über Langeoog vor.

In der Literatur findet sich eine Fülle von Informationen über die Salzmarschen der Nordseeküste. Zahlreiche Studien greifen entweder vegetationskundliche (z.B. BEEFTINK 1977, DIJKEMA & WOLFF 1983, SCHWABE & KRATOCHWIL 1984, VON GLAHN et al. 1989), ökophysiologische (ROZEMA et al. 1985), autökologische (z.B. ARNOLD & BENECKE 1935, SCHRATZ 1934, 1936, KÖNIG 1960, EBER 1987), bodenkundliche (MANS-HARD 1952) oder geomorphologische Aspekte (z.B. SINDOWSKI 1973, STREIF 1990) auf; kombinierte Standorts- und Vegetationsuntersuchungen auf soziologischer Basis liegen allerdings regional nur in geringer Zahl vor. Zu erwähnen sind hierzu ADRIANI (1945, südwestliche Niederlande), WESTHOFF (1947, Terschelling, Vlieland und Texel), SCHERFOSE (1986, 1987, Spiekeroog) und HOBOHM (1991, Norderney).

Unsere Untersuchungen wurden 1988 im Rahmen einer Diplomarbeit (SCHNAIDT 1990) im Fachbereich 2 an der Universität Bremen zu Fragen der Interaktion zwischen Vegetation und Standort in Salzwiesen- und Dünenbereichen Langeoogs durchgeführt. Hier soll zunächst lediglich auf die Salzwiesen eingegangen werden. Die vorliegende Arbeit beschreibt die Abfolge der charakteristischen Pflanzengesellschaften des Langeooger Hellers und verfolgt die Frage, inwieweit sich die Diversität der Vegetation auf unterschiedliche Standortverhältnisse zurückführen läßt.

Das Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet (USG) befindet sich auf dem dem „Seedeich“ (Winterdeich) südöstlich vorgelagerten Heller (s. Abb. 1). Es umfaßt ca. 25 ha.

Die Anlandungsflächen werden von etwa 1 m breiten Grüppelgräben durchzogen, die südlich des Siels vom Deichfuß aus ostwärts verlaufen und nördlich des Siels südwärts ausgerichtet sind. Ca. alle drei Jahre werden die Gräben maschinell gefräst, wobei sich der Auswurf in der Mitte der ungefähr 9,50 m breiten Beete ansammelt. Der letzte Aushub vor der Untersuchung erfolgte nach Auskunft des Bauamtes für Küstenschutz Norden 1985. Die Gruppenbeete weisen eine Länge von maximal 200 m auf. Sie sind in regelmäßigen Abständen durch Lahnungen gesichert. Das USG wird weder beweidet noch gemäht. Es befindet sich in der Zwischenzone des „Nationalparks Niedersächsisches Wattenmeer“ und unterliegt somit bestimmten Betretungsregelungen (s. Informationsblätter der Nationalparkverwaltung, Wilhelmshaven).

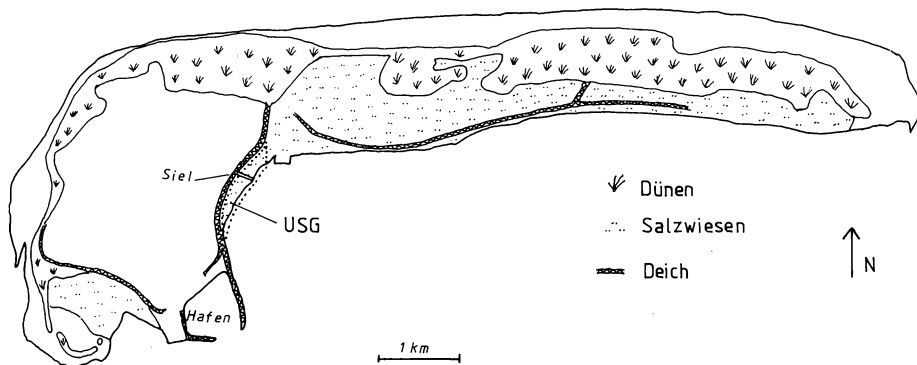


Abb. 1: Lage des Untersuchungsgebietes auf der Insel Langeoog

Der besseren Erreichbarkeit halber wurde die Pioniervegetation im Süden des USG untersucht, ältere Sukzessionsstadien hingegen nördlich des Siels.

Methoden

1. Vegetationsuntersuchungen

Die Schätzung der Abundanz und Dominanz erfolgte nach der Skala von BARKMAN et al. (1964). Dominanzangaben beziehen sich dabei auf die „inwendige“ Bedeckung. Die Angaben zur Vegetationshöhe weisen auf die vorherrschende(n) Wuchshöhe(n) und auf Extremwerte hin.

Die Nomenklatur der Phanerogamen folgt GARVE & LETSCHERT (1991), die der Gesellschaften VON GLAHN et al. (1989). Alle gefundenen Pflanzengesellschaften ließen sich bereits beschriebenen Assoziationen – vorwiegend aufgrund dominierender Charakterarten – zuordnen.

2. Untersuchungen zu den Standortverhältnissen

2.1. Bodenanalysen

Die Bodenproben wurden während einer nahezu niederschlagsfreien Periode Ende Oktober 1988 mit Hilfe eines Bodenbohrers entnommen. Pro Aufnahme­fläche dienten dazu 3 Einstiche. Das gewonnene Material wurde jeweils zu einer Mischprobe aus 0–5 cm bzw. 5–10 cm Bodentiefe vereinigt. Allen Bodenanalysen liegen Doppelansätze zugrunde.

2.1.1. Gravimetrische Bestimmung des Wassergehaltes

Aus technischen Gründen wurden die Proben vor Ort zunächst vorgetrocknet. Der Wassergehalt wird in Gewichtsprozent des im Trockenschrank mindestens 15 Stunden bei 105°C nachgetrockneten Bodens angegeben. Für das Gewicht des luftgetrockneten Bodens gilt die gleiche Bezugsgröße (s. HARTGE 1971).

2.1.2. Elektrometrische Bestimmung des pH-Wertes

Bestimmt wurden pH(CaCl₂)-Werte, weil sie nur in geringem Maße von jahreszeitlichen Schwankungen abhängig sind (s. KRETZSCHMAR 1983, SCHEFFER & SCHACHT-SCHABEL 1984). Im Gegensatz zur pH(H₂O)-Methode werden in salziger Suspension nicht nur dissoziierte, sondern auch leicht desorbierbare H⁺-Ionen erfaßt. Die Meßwerte liegen deshalb um etwa 0,6 Einheiten tiefer als bei der pH(H₂O)-Methode (SCHEFFER & SCHACHT-SCHABEL 1984).

Zur Messung verwendeten wir 10 g luftgetrockneten Feinbodens, der mit 25 ml 0,01m CaCl₂·H₂O aufgeschlämmt wurde.

2.1.3. Volumetrische Bestimmung des CaCO₃-Gehaltes

Die Bestimmung erfolgte nach SCHEIBLER (s. STEUBING 1965). Die Ergebniswerte sind in Gew.% des bei 105°C getrockneten Bodens angegeben.

Zu beachten ist, daß das gemessene CO₃[–] außer aus CaCO₃ auch aus MgCO₃ oder FeCO₃ stammen kann. Da manche Bodenproben sich im Kalkgehalt sehr unterscheiden, insbesondere durch feine Muschelstückchen, wurde bei Abweichungen von über 20% zwischen Vergleichsproben ein dritter Ansatz geprüft.

2.1.4. Bestimmung der elektrischen Leitfähigkeit der Bodenlösung

Für den 1:5-Extrakt wurden 10 g luftgetrockneten Feinbodens mit 50 ml doppelt destilliertem Wasser versetzt, mit einem Glasstab umgerührt, innerhalb von 2 Stunden einige Male kräftig umgeschwenkt und dann die Lösung abfiltriert (vgl. KRETZSCHMAR 1983).

Sättigungsextrakte konnten wegen der großen erforderlichen Probenvolumina nur stichprobenartig angefertigt werden. Dafür wurde eine Probe des präparierten Bodens (ca. 200 g) in ein weites Gefäß gegeben und unter ständigem Rühren mit doppelt destilliertem Wasser versehen, bis keine Flüssigkeit mehr aufgenommen wurde. Kennzeichen hierfür ist eine glattgestrichen glänzende Oberfläche. Der so mit Wasser gesättigte Boden wurde abgedeckt (Verdunstungsschutz), über Nacht stehengelassen und dann am nächsten Tag auf Wassersättigung geprüft (vgl. U.S. SALINITY LABORATORY STAFF 1954).

Zur Ermittlung der Leitfähigkeit diente ein Leitfähigkeitsmeßgerät (WTW LF 42 mit WTW-Elektrode Type LDM) für geringe Probenmengen.

2.2. Höhe über NN

Die Höhenlage der Aufnahmeflächen wurde mit einem Nivelliergerät per Peilung bestimmt. Als Bezugspunkt galt der geeichte Höhenmeßpunkt Hp 47. Unter Zuhilfenahme von Wasserstandslisten (Angaben bezogen auf Pegel Hafen Langeoog) des Wasser- und Schifffahrtsamtes Emden konnte die Überflutungshäufigkeit der Standorte berechnet werden.

3. Statistische Methoden

Die Parameter-Mittel der einzelnen Pflanzengesellschaften wurden auf signifikante Unterschiede geprüft. Dafür konnte von einer Normalverteilung der Werte ausgegangen werden (vgl. KREEB 1977). Da der jeweilige Stichprobenumfang jedoch kleiner als 10 war, wurde das hierfür angemessene t-Test-Verfahren gewählt. Die Berechnungen erfolgten mit dem Programm SPSS-PC.

Ergebnisse und Auswertung

1. Die Pflanzengesellschaften (Tabelle 1)

Salicornietum strictae (S. dolichostachyae) Christiansen 1955 ex Tx. 1974 Schlickwatt-Queller-Flur

Das *Salicornietum strictae* besiedelt die unter der Mittleren Nippwasser-Linie (MNpHw) liegenden Bereiche des Eulitorals. Im gesamten USG ist es großflächig verteilt und hat dabei seinen Verbreitungsschwerpunkt außerhalb der durch Lahnungen gesicherten Gruppenbeete. Hier sind die einst gezogenen Gruppen nicht mehr als solche erkennbar; sie schlängeln sich als nur wenige Zentimeter tiefe, prielähnliche Rinnen durch das Watt. Auf den dazwischen gelegenen Erhebungen siedelt die zumeist nur aus der einjährigen Kennart *Salicornia dolichostachya* bestehende Gesellschaft.

In der Initialphase stehen die Individuen weit voneinander entfernt und decken mit nur etwa 4 %. Der Boden ist vielfach von Fadenalgen überzogen. Je weiter man die Gesellschaft landeinwärts verfolgt, desto dichter werden die Bestände, und desto kräftiger ist *Salicornia dolichostachya* entwickelt. In höheren Lagen (Aufn. 4 und 5) steigt die Phanerogamen-Deckung auf 15 %. Zum Queller, der hier eine Höhe von 20 cm erreicht, gesellen sich vereinzelt sterile Halme von *Spartina anglica*.

Der in der Literatur häufig geschilderte, ab 15 cm unter MThw im *Salicornietum strictae* auftretende, „rasenartige Zusammenschluß“ von Quellerexemplaren mit Deckungsgraden über 50 % (vgl. z.B. TÜXEN 1974, VON GLAHN et al. 1989) wurde im USG allerdings nicht vorgefunden. Auf dem Langeooger Heller wird diese Höhenzone (vgl. Kapitel Standortskennwerte) vom *Spartinetum anglicae* eingenommen.

Spartinetum anglicae Corillion 1953 Schlickgras-Wiese

Im Übergang zum *Salicornietum strictae* findet man Einsprengsel von Schlickgras-Horsten. Diese formieren sich in Bereichen stärkerer Bodenaufhöhung zu relativ geschlossenen, bis zu 80 cm hohen Beständen. Das Kennaxon *Spartina anglica* dominiert in der Assoziation; da-

Tabelle 1: Vegetation des Vorlandes und der unteren Salzwiesen des Langeooger Hellers

Ausbildung	1	2	3	4	5	6
Lfd. Nr.	1 2 3 4 5	6 7 8 9 10	11 12 13 14	15 16 17 18 19 20	21 22 23	24 25 26 27 28 29
Fläche (m ²)	82 88,5 94,5 99 95,5	114,5 116,5 116,5 129,5 127,5	138 140 141,5 138	139,5 146,5 142 146,5 142 151,5	146 143 147	156 157,5 162 156,5 161,5 166,5
Höhe über NN (cm)	1,7 4 6 9 15	48 48 38 45 38	38 32 35 40 35 30 40 50 45 29	35 30 40 50 45 29	66 70 80	30 47 40 65 50 35
Deckung (%) Gefäßpflanzen	0,3 - 2 5 1	- - - - -	5 10 5 5	- - - - -	5 -	- - - - -
Algen	2 4 7 13 15	48 48 38 45 38	40 40 39 45 38	35 30 40 50 45 35	70 80 30 47 40 65 50 70	- - - - -
Vegetationshöhe (cm)	15 17 17 20 20	80 80 80 75 75	30 25 30 40	20;60;20;50 25;55;45 50 50	30 40 40 25 45 50 45	45 50 45 30 45
maximal	17	25 50			50	45
Artenzahl (Gefäßpflanzen)	1 1 1 2 2	2 3 3 4 4	4 4 4 6 5 5	5 7 7 4 6 6	8 4 4 4	6 7 5 6 4 6
<u>Spartinetea / -etalia / Spartinion</u>						
<u>Spartinetum anglicae</u> AC	1p	3b 3b 3b 3b 3b		+p +p r +r +p	+p	
<u>Thero - Solicornetea / -etalia</u>						
<u>Solicornion</u>						
<u>Salicornietum strictae</u> AC	1a 1b 2a 2b	+p 1b 1b +o 1b	3b 3a 2b 2b	2a 2a 1b 1b 1b 1b	1a	
<u>Salicornietum brachystachyae</u> AC		+r +r +r	+o 2a 2a 2b	2a 2a 2b 3a 2a 1b	1b 4a 2b	+o +r +p r +p +p
<u>Suaeda maritima</u>						
<u>Asteretea tripolii / Glaucoc - Puccinellietalia</u>						
<u>KC/OC Aster tripolium</u>		r +r +r +r	+o +o 1b 1b	2a 2a 2b 3a 2a 1b	2a	+b r +r r
<u>KC/OC Triglochin maritimum</u>			r	r r r	2a 2a	1p +p +p
<u>KC/OC Spergularia maritima ssp. maritima</u>			+p +p	+p	r	
<u>KC/OC Plantago maritima</u>						
<u>Puccinellion maritimae</u>						
<u>Puccinellietum maritima</u>			1p 1p +p 1p	2a 2m 2m 2m 2m	2b 2m 2m	+p +p 1p r +p
<u>Halmionetum portulacoidis</u> AC				+r	3b 3a 4b	1b 2b 1b 1b r +p
<u>Armerion maritimae</u> VC						
<u>Festuca rubra ssp. littoralis</u>						
<u>Artemisietum maritimae</u> AC						3a 3b 3b 4a 4a 3a
<u>Begleiter</u>						
<u>Atriplex prostrata</u>						r
<u>Limonium vulgare</u>						
<u>Algen</u>	0,3 2 5	0,5 0,5	5 10 5 5	10 5	5	50
<u>Enteromorpha spec. / %</u>						
<u>Fucus spec. / %</u>						
<u>Ulva lactuca / %</u>		r 0,5				

Gesellschaft 1 : *Salicornietum strictae*
 2 : *Spartinetum anglicae*
 3 : *Salicornietum brachystachyae*
 4 : *Puccinellietum maritimae*, *Aster tripolium* - reiche Ausbildung
 5 : *Halmionetum portulacoidis*
 6 : *Artemisietum maritimae*

neben treten im Unterwuchs *Salicornia ramosissima*, *Salicornia dolichostachya* und zerstreut auch *Suaeda maritima* und *Aster tripolium* mit reduzierter Vitalität auf.

Auffällig ist, daß die Gesellschaft in ihrer optimalen Ausprägung an Gruppenrändern vorkommt, wo der Boden zwar regelmäßig durchfeuchtet wird, bei Niedrigwasser aber stärker trockenfällt als in den umliegenden Bereichen und somit auch besser durchlüftet werden kann. Im gesamten USG säumt das *Spartinetum anglicae* zwischen MNpHw und MThw die Gruppenbeete als ca. 1,50 m breiter Streifen.

Salicornietum brachystachyae (S. ramosissima) Christiansen 1955

= Puccinellio maritimae-Salicornietum ramosissimae Tx. 1974 – Vor- und Binnenland-Quellerflur

Auf Gruppenbeetrücken, flankiert vom *Spartinetum anglicae*, schließt sich räumlich an das *Salicornietum strictae* eine Gesellschaft an, die von den beiden Assoziationskennarten *Salicornia ramosissima* und *Suaeda maritima* dominiert wird. Sie weist als offene Formation mit rund 40 % Deckung eine Höhe von etwa 30 cm auf. Neben *Aster tripolium* setzen geringmächtig *Puccinellia maritima* und *Spergularia maritima* ssp. *maritima* ein.

Die Assoziation ist stets kleinflächig auf den jüngsten unter Lahnungsschutz gestellten Gruppenbeeten vertreten. Sie ist somit Wasserturbulenzen nicht in dem Maße ausgesetzt wie das *Salicornietum strictae*.

Puccinellietum maritimae Christiansen 1927

Andel-Rasen

Das *Salicornietum brachystachyae* geht in ein *Puccinellietum maritimae* über, das hier in einer *Aster tripolium*-reichen Ausbildung vorkommt, wie sie auch VON GLAHN et al. (1989) von den Außengroden der niedersächsischen Küste erwähnen. Die namengebende Assoziationscharakterart *Puccinellia maritima* ist höchst vertreten, erreicht jedoch nur selten eine Deckung von über 5 %. Es dominieren die höherwüchsigen Arten *Aster tripolium* und *Suaeda maritima*. Sie bilden eine Schicht, die nur hin und wieder von den Blütenständen des Schlickgrases überragt wird. Stets findet sich *Salicornia ramosissima* mit nennenswerter Deckung. An etwas höheren Stellen trifft man auf eingestreute Bulte von *Triglochin maritima*.

Aster tripolium und *Suaeda maritima* erscheinen im *Puccinellietum* wesentlich vitaler als im *Salicornietum brachystachyae*. Im Herbst herrscht *Aster tripolium* rein optisch durch ihre Blütenfülle und ihre auffälligen Fruchtstände vor. Nebeneinander wachsen zwei Formen: Die Hauptform mit lila Scheibenblüten und eine ausschließlich Röhrenblüten tragende Form, die BUCHENAU (1901) als „var. *discoideus* Meyer“ bezeichnet (vgl. auch CHAPMAN 1974).

Die *Aster tripolium*-reiche Ausbildung des *Puccinellietum maritimae* ist die dominante Pflanzengesellschaft des südlichsten Langeooger Hellerareals. Sie erstreckt sich vom *Salicornietum brachystachyae* – mit Ausnahme der von *Spartina* bzw. im höheren Bereich von *Suaeda* gesäumten Gruppenränder – bis zum Deichfuß. Im mittleren und nördlichen Bereich des USG geht sie in ein *Halimionetum portulacoidis* über. Aufgrund der großflächigen Verbreitung scheint es sich bei der *Aster tripolium*-reichen Ausbildung um eine lokale Dauer-Initialgesellschaft des *Puccinellietum maritimae* zu handeln.

Der Langeooger Heller bietet ein anschauliches Beispiel dafür, daß ein *Puccinellietum maritimae* nicht an Beweidung gebunden ist, sondern auf unbewirtschafteten Flächen als *Aster tripolium*-reiche Ausbildung aus einem *Salicornietum brachystachyae* hervorgehen kann (vgl. dazu DIERSEN 1988 und VON GLAHN et al. 1989). Daß sich Beweidung günstig auf die Durchsetzungskraft der Art *Puccinellia maritima* auswirkt, zeigt sich an der Grenze des USG am Deichfuß, außerhalb des eingezäunten Bereichs. Auf den von „Pensionsvieh“ erreichbaren Flächen setzt abrupt ein anderer Vegetationstyp ein, der im wesentlichen von *Puccinellia maritima*, ferner von *Salicornia ramosissima* geprägt ist.

Halimionetum portulacoidis Kuhn.-Lord. 1927 Keilmelden-Gesellschaft

Die Assoziationscharakterart *Atriplex portulacoides* bildet auffällig grau-grüne Teppiche, die bis zu 70% der Aufnahmeflächen decken. In diesem dichten Gestrüpp kann sich lediglich *Suaeda maritima* behaupten. Vielerorts bilden beide Arten mosaikartig Dominanzbestände. An etwas lichtereren Stellen wachsen außerdem *Puccinellia maritima* und sporadisch *Aster tripolium*. Zuweilen finden sich eingestreut ringförmige Bulte von *Triglochin maritima*, die in ihrem absterbenden Zentrum von *Atriplex portulacoides* überwuchert werden.

Aufnahme 21 ist als Initialphase des *Halimionetum portulacoidis* zu bewerten. Sie trägt Züge der *Aster tripolium*-reichen Ausbildung des *Puccinellietum maritimae*.

Die Keilmelden-Gesellschaft setzt im südlichen Hellerbereich in der durch Grüppenauswurf erhöhten Mitte der Beete als schmaler Streifen im *Puccinellietum* ein. Im mittleren Hellerteil ist das *Halimionetum* großflächig die vorherrschende Gesellschaft. Im nördlichen Bereich des USG tritt es vielfach kleinräumig verzahnt mit dem *Puccinellietum* auf. In höheren Lagen, die vom *Artemisietum maritimae* eingenommen werden, besiedelt es vornehmlich die Grüppenränder.

Artemisietum maritimae Br.-Bl. & De Leeuw 1936 Strandbeifuß-Gesellschaft

Das *Artemisietum maritimae* wächst auf Grüppenbeetrücken im höchsten Bereich des nördlichen Hellers. Durch die Dominanz der silbergrauen Assoziationskennart *Artemisia maritima* setzt es sich scharf gegen das *Halimionetum portulacoidis* ab. Die lückigen Bestände sind regelmäßig von *Atriplex portulacoides* und *Suaeda maritima* durchsetzt. Geringmächtig treten als weitere Arten der *Asteretea tripolii* auf: *Puccinellia maritima*, *Triglochin maritima*, *Aster tripolium* und – auf höher gelegenen Flächen – die *Armerion*-Art *Festuca rubra* ssp. *litoralis*.

Das *Artemisietum maritimae* ist auf den nördlichen Teil des USG beschränkt; seine Flächenausdehnung beträgt nur etwa 10 % der des angrenzenden *Halimionetum portulacoidis*. Es reicht bis an die Grenzen des USG und wäre sicher weiträumiger anzutreffen, wenn die außerhalb liegenden Areale nicht beweidet würden.

2. Standortsverhältnisse

Die vorgefundenen Pflanzengesellschaften sind hinsichtlich der untersuchten Parameter durch die Tabellen 2 und 3 charakterisiert. Sie enthalten gemittelte Werte sowie deren Variationsbreite.

3. Statistisch nachgewiesene Standortsunterschiede zwischen den untersuchten Pflanzengesellschaften

Abb. 2 läßt erkennen, welche Gesellschaften sich hinsichtlich welcher Parameter signifikant voneinander unterscheiden. Der Darstellung liegen die Ergebnisse des t-Tests auf signifikante Mittelwertunterschiede zugrunde (s. SCHNAIDT 1990).

Tabelle 2: Standortskennwerte der Vorlandgesellschaften

	Bodentiefe	Wertespanne	\bar{x}	s
<i>Salicornietum strictae</i>				
pH (CaCl ₂)	0– 5 cm	7.5–7.9	7.76	0.17
	5–10 cm	7.0–7.9	7.56	0.35
CaCO ₃ (%)	0– 5 cm	1.6–2.7	2.28	0.45
	5–10 cm	1.2–1.9	1.55	0.28
Leitfähigkeit (mS/cm) im 1:5-Extrakt	0– 5 cm	3.20–4.15	3.50	0.40
	5–10 cm	2.23–3.23	2.70	0.37
Gewicht des luftge - trockneten Bodens (%)	0– 5 cm	100.60–101.10	100.80	0.20
	5–10 cm	100.34–100.53	100.45	0.10
Wassergehalt (%)	0– 5 cm	27.9–49.3	34.42	8.77
	5–10 cm	24.7–30.1	26.74	2.32
Höhe bzgl. MThw (cm)		–54 – –37	– 44.1	6.7
Anzahl der Überflutungen (1988)		628–663	647.6	13.46
<i>Spartinetum anglicae</i>				
pH (CaCl ₂)	0– 5 cm	7.4–7.6	7.54	0.09
	5–10 cm	7.4–7.5	7.46	0.05
CaCO ₃ (%)	0– 5 cm	5.4–8.5	7.00	1.13
	5–10 cm	1.9–4.1	2.85	1.02
Leitfähigkeit (mS/cm) im 1:5-Extrakt	0– 5 cm	13.10–18.60	15.26	2.29
	5–10 cm	10.37–17.38	12.78	2.81
Gewicht des luftge - trockneten Bodens (%)	0– 5 cm	103.93–108.08	105.68	2.12
	5–10 cm	103.36–106.32	104.85	1.09
Wassergehalt (%)	0– 5 cm	132.4–194.1	157.50	24.73
	5–10 cm	116.0–192.9	143.02	30.07
Höhe bzgl. MThw (cm)		21.5 – – 6.5	– 15.1	7.0
Anzahl der Überflutungen (1988)		428–551	498.4	58.03
<i>Salicornietum brachystachyae</i>				
pH (CaCl ₂)	0– 5 cm	7.6–7.6	7.60	0.00
	5–10 cm	7.6–7.7	7.63	0.05
CaCO ₃ (%)	0– 5 cm	4.6–6.2	5.38	0.64
	5–10 cm	4.2–5.8	4.84	0.78
Leitfähigkeit (mS/cm) im 1:5-Extrakt	0– 5 cm	8.84–12.01	10.47	1.36
	5–10 cm	7.41–10.67	9.35	1.41
Gewicht des luftge - trockneten Bodens (%)	0– 5 cm	105.09–109.44	106.40	2.04
	5–10 cm	105.52–111.11	107.64	2.63
Wassergehalt (%)	0– 5 cm	97.2–121.2	112.98	11.32
	5–10 cm	93.9–112.8	100.40	8.45
Höhe bzgl. MThw (cm)		+ 2 – +5.5	+ 3.4	1.7
Anzahl der Überflutungen (1988)		322–354	339.8	16.70

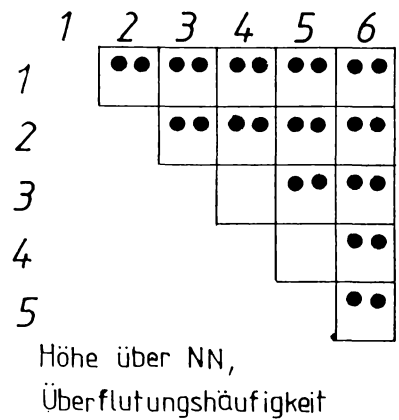
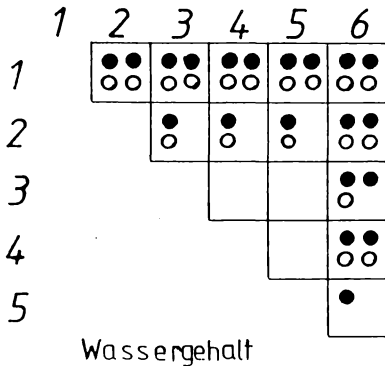
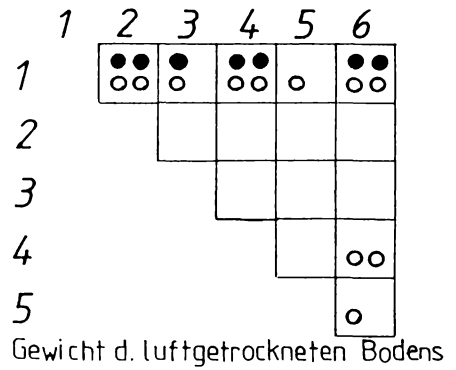
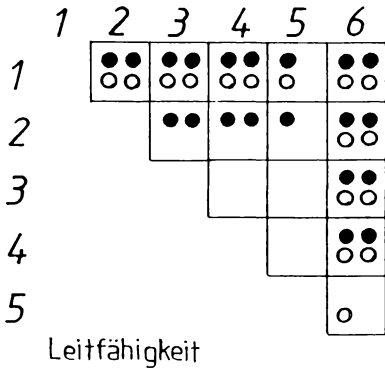
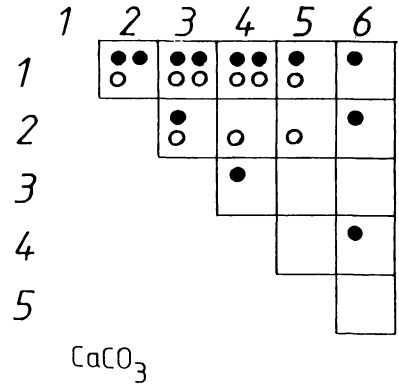
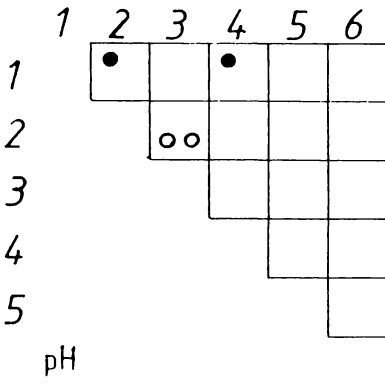
Tabelle 3: Standortskennwerte der Salzwiesengesellschaften

	Bodentiefe	Wertespanne	\bar{x}	s
<i>Puccinellietum maritimae</i>				
pH (CaCl ₂)	0– 5 cm	7.4–7.7	7.35	0.14
	5–10 cm	7.3–7.8	7.53	0.18
CaCO ₃ (%)	0– 5 cm	6.0–9.7	7.62	1.51
	5–10 cm	3.3–7.6	5.67	1.72
Leitfähigkeit (mS/cm)	0– 5 cm	9.51–14.33	11.23	1.87
im 1:5-Extrakt	5–10 cm	6.83–12.50	9.70	1.89
Gewicht des luftgetrockneten Bodens (%)	0– 5 cm	104.56–105.58	105.11	0.35
	5–10 cm	104.97–107.42	105.79	0.94
Wassergehalt (%)	0– 5 cm	97.4–143.9	122.50	16.85
	5–10 cm	83.3–133.3	108.73	16.72
Höhe bzgl. MThw (cm)		+ 3.5 – +15.5	+ 8.7	4.3
Anzahl der Überflutungen (1988)		218–344	286.3	45.03
<i>Halimionetum portulacoidis</i>				
pH (CaCl ₂)	0– 5 cm	7.4–7.7	7.60	0.17
	5–10 cm	7.4–7.7	7.57	0.15
CaCO ₃ (%)	0– 5 cm	5.6–8.3	6.67	1.42
	5–10 cm	4.6–7.1	5.82	1.28
Leitfähigkeit (mS/cm)	0– 5 cm	8.13–12.53	9.69	2.46
im 1:5-Extrakt	5–10 cm	7.20–10.79	8.87	1.81
Gewicht des luftgetrockneten Bodens (%)	0– 5 cm	103.63–108.20	105.50	2.40
	5–10 cm	104.87–107.41	106.44	1.37
Wassergehalt (%)	0– 5 cm	101.7–128.5	113.53	13.67
	5–10 cm	88.3–110.5	100.97	11.43
Höhe bzgl. MThw (cm)		+ 7 – +11	+ 9.3	2.1
Anzahl der Überflutungen (1988)		252–266	271.7	23.03
<i>Artemisietum maritimae</i>				
pH (CaCl ₂)	0– 5 cm	7.0–8.1	7.58	0.39
	5–10 cm	7.1–7.7	7.43	0.27
CaCO ₃ (%)	0– 5 cm	2.5–6.6	4.48	1.98
	5–10 cm	1.3–7.6	3.34	2.72
Leitfähigkeit (mS/cm)	0– 5 cm	5.55–8.42	7.40	0.98
im 1:5-Extrakt	5–10 cm	3.38–6.89	5.46	1.33
Gewicht des luftgetrockneten Bodens (%)	0– 5 cm	103.96–106.50	105.15	0.88
	5–10 cm	102.03–104.98	103.88	1.10
Wassergehalt (%)	0– 5 cm	78.7–100.1	91.07	7.89
	5–10 cm	46.0–98.0	74.28	17.43
Höhe bzgl. MThw (cm)		+ 20– +30.5	+ 24.0	4.1
Anzahl der Überflutungen (1988)		133–189	168.3	22.53

Für das Jahr 1988 wurden nach Auskunft des Wasser- und Schiffsamtes Emden auf Langeoog (Pegel Hafen) folgende mittlere Wasserstände ermittelt (Pegelnull = 5m unter NN):

Mittleres Tidehochwasser	(MThw):	636 cm
Mittleres Springhochwasser	(MSpHw):	653 cm
Mittleres Nipphochwasser	(MNpHw):	612 cm

Der mittlere Tidenhub betrug 268 cm.



- 1 = *Salicornietum strictae*
 2 = *Spartinetum anglicae*
 3 = *Salicornietum brachystachyae*

- 4 = *Puccinellietum maritimae*
 5 = *Halimionetum portulacoidis*
 6 = *Artemisietum maritimae*

Signifikanzniveaus:

- 1 Punkt: 5% $\geq \alpha > 1\%$
 2 Punkte: 1% $\geq \alpha$

Bodentiefe:

- 0-5 cm: Ausgefüllter Punkt
 5-10 cm: Leerer Punkt

Abb. 2: Signifikante Standortsunterschiede zwischen den Pflanzengesellschaften.

4. Vergleichende Studie über die untersuchten Standortsfaktoren der Hellergesellschaften

4.1. Vergleichbarkeit der Böden auf Trockengewichtsbasis

Da für die Bodenanalysen Gewichtseinheiten als Bezugsgrößen gewählt wurden, mußte zunächst geklärt werden, inwieweit die Böden hinsichtlich ihres Gewichts vergleichbar sind. Dies erfolgte indirekt durch Ermittlung des Lufttrockengewichtes in % der bei 105°C getrockneten Böden, wodurch Rückschlüsse auf Korngrößenunterschiede der einzelnen Böden ermöglicht wurden.

Das Gewicht des luftgetrockneten *Salicornietum strictae*-Bodens hebt sich signifikant vom Gewicht der anderen Untersuchungsböden ab (Abb. 2, s. auch Abb. 3). Es beträgt im Oberboden Ø 100,80 % und in 5–10 cm Tiefe Ø 100,45 % des bei 105°C getrockneten Bodens. Daraus geht hervor, daß der Boden ein sehr geringes Wasserhaltevermögen besitzt und folglich aus Sand mit nur geringem Schlickanteil bestehen muß. Die Böden der anderen Pflanzengesellschaften unterscheiden sich in ihrem durchweg höheren Wasserhaltevermögen untereinander unerheblich. Lediglich das Substrat des *Artemisietum* aus 5–10 cm Tiefe weicht im Mittel signifikant von dem des *Puccinellietum* und des *Halimionetum* ab. Es läßt einen etwas höheren Sandanteil erwarten, was möglicherweise auf die mit der Reifung der Salzmarschen einhergehende, intensivere Tätigkeit von Bodenwühlern (vgl. SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 1984) zurückzuführen ist.

Da weder Korngrößenanalysen durchgeführt noch Profile gegraben wurden, können keine Aussagen über die Boden-Zusammensetzung bezüglich der einzelnen Fraktionen (Sand, Schluff, Ton) gemacht werden. Die Mittelwertvergleiche und das Blockdiagramm bestätigen jedoch recht gut den bei der Probennahme gewonnenen Eindruck, daß die Gesellschaften 2–6 auf wesentlich feinerem Substrat (hier als Schlick bezeichnet) stocken als das *Salicornietum strictae*. Somit ist das *Salicornietum strictae* hinsichtlich bestimmter Parameter (Wassergehalt, Leitfähigkeit, CaCO₃) nur bedingt mit anderen Hellergesellschaften vergleichbar.

4.2 pH-Wert

Abb. 2 veranschaulicht, daß von allen untersuchten Parametern der pH-Wert-Vergleich die wenigsten signifikanten Unterschiede liefert. Auch aus Abbildung 3 geht hervor, daß sich die Hellergesellschaften in ihrem Boden-pH nicht wesentlich unterscheiden. Die gemessenen Wasserstoffionenkonzentrationen durchlaufen im Oberboden (0–5 cm) eine Spanne von 7,0 bis 8,1 mit einer Häufung bei 7,6. Im allgemeinen liegen die Werte aus 5–10 cm Tiefe knapp darunter. Es handelt sich durchgehend um schwach alkalische Böden.

Die relative Monotonie der Bodenreaktion im untersuchten Hellerbereich, der tatsächlich unterschiedliche Inputs von pH-erhöhendem Material (zerriebene Kalkschalen) bzw. pH-senkendem Material (z.B. Huminstoffe) besitzt, ist sicher auf die hohe Pufferkapazität des an Austauschern reichen Schlickbodens zurückzuführen.

Im Oberboden weist lediglich das *Salicornietum strictae* signifikant alkalischere Böden als das *Spartinetum anglicae* und das *Halimionetum portulacoidis* auf.

In 5–10 cm Tiefe läßt sich allerdings eine hochsignifikante pH-Erniedrigung im *Spartinetum anglicae* gegenüber dem *Salicornietum brachystachyae* nachweisen. Da sich die untersuchten *Spartinetum*-Bestände stets an Gruppenträndern befinden, ist anzunehmen, daß hier infolge unmittelbarer Entwässerung kurzfristig zwischen den Hochfluten eine Durchlüftung des Bodens stattfindet, begünstigt durch die Sauerstoffzufuhr über das Aerenchym des ausgedehnten Schlickgras-Wurzelgeflechts. Der Oxidationshorizont ist hier mächtiger als im angrenzenden *Salicornietum brachystachyae*. Somit ist durch Oxidation der im Schlick akkumulierten Eisensulfide entstehende Schwefelsäure stets präsent.

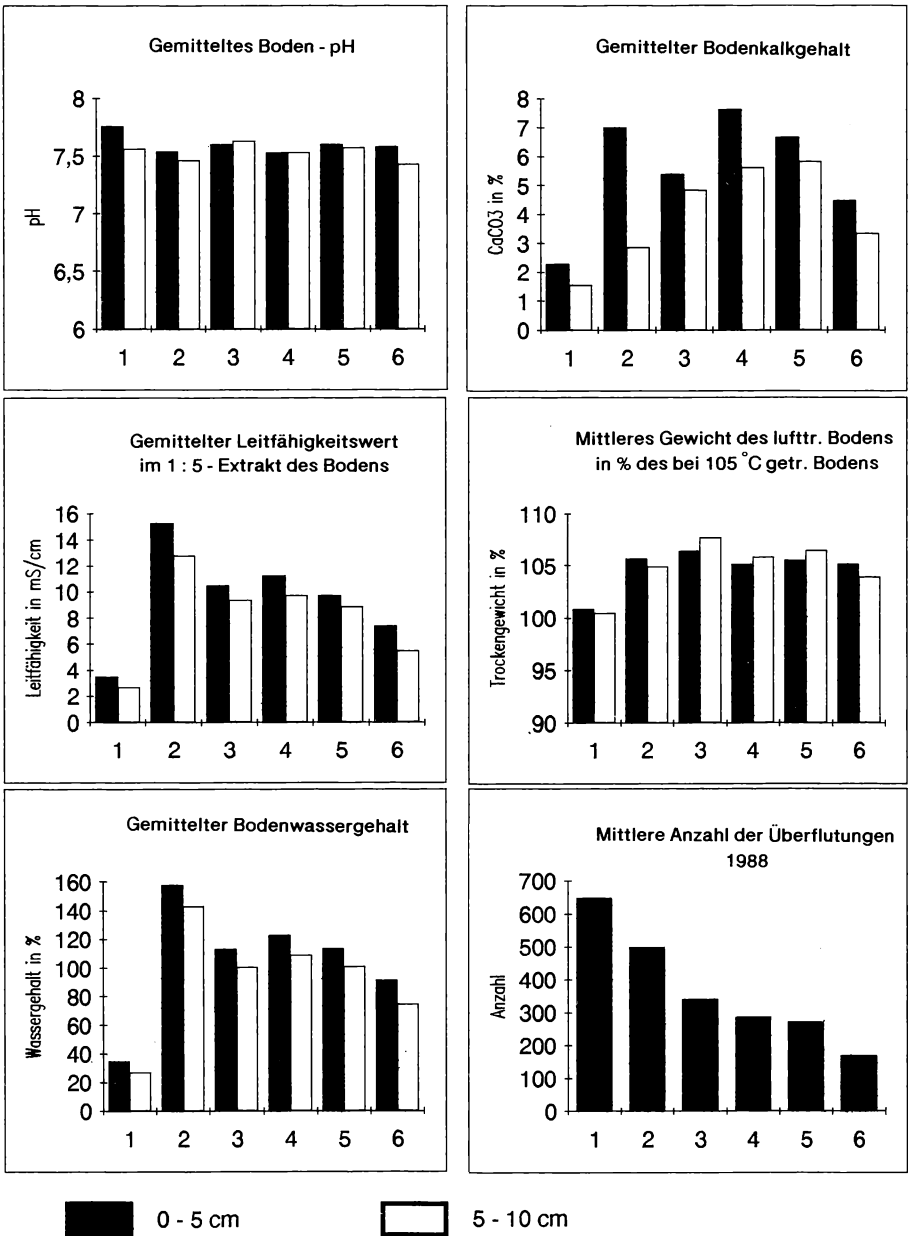


Abb. 3: Die Standortsfaktoren der Langeooger Hellergesellschaften im Vergleich
 1: *Salicornietum strictae*, 2: *Spartinetum anglicae*, 3: *Salicornietum brachystachyae*, 4: *Puccinellietum maritima*, 5: *Halimionetum portulacoidis*, 6: *Artemisietum maritima*

4.3 CaCO₃-Gehalt

Alle untersuchten Hellerböden sind karbonathaltig; die Werte liegen im Mittel zwischen 1,6 und 7,6 %. Da das gesamte USG regelmäßig überflutet wird, mit Ausnahme des *Artemisietum* (nur bei hohen Springtiden und Sturmfluten unter Wasser), findet in den oberen Bodenschichten eine kontinuierliche Nachlieferung von CaCO₃ durch das Meerwasser selbst und durch die von ihm mitgeführten Kalkschalen statt. Die oberste Bodenschicht enthält auffällig mehr Kalk als die darunterliegende (Abb. 3), was als Hinweis auf eine bei der Reifung der Wattsedimente stattgefundene Einsättigung der Karbonatlösung durch Mineralisierung bzw. Sulfidoxidation gedeutet werden kann. Im *Spartinetum anglicae* beträgt der CaCO₃-Gehalt aus 5–10 cm Tiefe durchgehend nur etwa die Hälfte des Gehalts im Oberboden.

Die Bodenkalkgehalte der untersuchten Haloserie verlaufen nicht analog den ermittelten pH-Werten, sondern zeigen eine deutlichere Differenzierung von Gesellschaft zu Gesellschaft. Beim Standortvergleich wird das *Salicornietum strictae* aus in Kapitel 4.1. genannten Gründen nicht berücksichtigt. Tendenziell läßt sich landeinwärts eine Zunahme des Kalkgehaltes bis zum *Puccinellietum* verfolgen, und eine Abnahme bei den nachfolgenden Gesellschaften erkennen.

Die CaCO₃-Gehalte des Oberbodens sind im *Puccinellietum* und im *Spartinetum* signifikant höher als im *Salicornietum brachystachyae* und im *Artemisietum*. Eine mögliche Erklärung ist die Tatsache, daß das *Puccinellietum* von höheren Normalfluten erreicht wird, und daß hier zwischen den 14-tägigen Springtiden die Flutmarken lokalisiert sind (vgl. SCHNAIDT 1990). In 5–10 cm Tiefe sind die Werte bereits signifikant erniedrigt gegenüber dem *Salicornietum brachystachyae*, dem *Puccinellietum* und dem *Halimionetum* (vgl. hierzu den Abschnitt „pH-Wert“).

Insgesamt unterliegen die CaCO₃-Gehalte innerhalb einer Vegetationseinheit relativ großen Schwankungen (s. Standardabweichungen in Tabellen 2 und 3). Kalkanreicherungen durch Muschel- und Schnecken-schalen, Krebspanzer und Eischalen von Seevögeln verursachen häufig ein kleinräumiges Verteilungs-mosaik.

4.4 Elektrische Leitfähigkeit in der Bodenlösung und Bodenwassergehalt

Die Versorgung des Inselbodens mit Salzen erfolgt durch direkten Kontakt mit Meerwasser und/oder über Aerosole. Das Nordseewasser hat nach Auskunft des Wasser- und Schiffs-fahrtsamtes Emden bei Langeoog einen Salzgehalt von ca. 3,2 % mit leichten Abweichungen. Das entspricht nach eigenen Messungen einer elektrischen Leitfähigkeit von 44,5 mS/cm. Unter den im Meerwasser gelösten Salzen spielt Kochsalz die maßgebliche Rolle. Eine Aufstellung der Mengenanteile der im Seewasser gelösten Stoffe gibt TAIT (1981). Da Na⁺ und Cl⁻ in Sand- und Schlickböden kaum sorbiert werden, erfolgt bei Niederschlag eine abwärtsgerichtete, bei Evaporation eine aufwärtsgerichtete Ionenverlagerung (vgl. POMPE 1940).

Die im 1:5-Extrakt der Salzmarschböden gemessenen Leitfähigkeitswerte variieren stark. Die höchsten Werte wurden im *Spartinetum anglicae* ermittelt mit 15,26 mS/cm in 0–5 cm Tiefe, die niedrigsten im nur von hohen Spring- und Sturmfluten erreichbaren *Artemisietum maritima* mit 7,40 mS/cm in 0–5 cm Tiefe. Beide Gesellschaften unterscheiden sich in ihrem Salzgehalt signifikant von allen übrigen. Eine annähernde Übereinstimmung der Verteilung der signifikanten Unterschiede zeigt sich beim Bodenwassergehalt.

Landeinwärts nimmt die Leitfähigkeit in der Bodenlösung nicht kontinuierlich ab. Aus dem Blockdiagramm (Abb. 3) ist ersichtlich, daß es im *Puccinellietum maritima* zu einem Anstieg der Werte kommt. Auch SCHERFOSE (1987) weist auf eine Salzanreicherung im *Puccinellietum* auf Spiekeroog hin. ADRIANI (1945) fand bei der Analyse atlantischer Halophyten-gesellschaften (Holland) erhöhte Cl-Konzentrationen im Boden des *Puccinellietum maritima*.

An nicht mehr täglich überfluteten Standorten wurde von diversen Autoren (u.a. STOKKER 1928, GILLNER 1960, RANWELL 1972) eine Salzzakkumulation festgestellt und als Folge der Evaporation gedeutet. Diese Verhältnisse werden allerdings als charakteristisch für

das Sommerhalbjahr betrachtet. Im Winter können höhere Fluten die Salzanreicherung nivellieren. Außerdem ist dann eine höhere Luftfeuchtigkeit vorherrschend, die der Verdunstung entgegenwirkt.

Einerseits sind im USG die Leitfähigkeitswerte im Oberboden durchgehend erhöht, was für eine Verdunstung spricht, andererseits existieren im Oberboden auch die höchsten Wassergehalte, was nicht durch ein unterschiedliches Wasserhaltevermögen der Bodenschichten erklärbar ist. Die Leitfähigkeitswerte korrelieren stark positiv mit dem Bodenwassergehalt (0–5 cm: $r = +0,97^{**}$; 5–10 cm: $r = +0,97^{**}$). Die Blockdiagramme veranschaulichen die Beziehungen. Da die Probenahme in der verdunstungsarmen Jahreszeit erfolgte und während der Dekade vor der Entnahme so gut wie kein Niederschlag gefallen war, ist es nicht auszuschließen, daß die Leitfähigkeit wie auch der Wassergehalt hier vorwiegend durch den Gehalt an Meerwasser im Boden bestimmt werden. Letzterer hängt ab von der Höhenlage des Vorkommens bzgl. MThw, von der Bodenbeschaffenheit und der Durchwurzelungsintensität. Die beiden salzreichsten Gesellschaften z.B. besitzen durch die Dominanz von *Spartina anglica* bzw. *Aster tripolium* ein sehr ausgedehntes Wurzelgeflecht, was wohl ein höheres Humus/Schlick-Verhältnis im Oberboden im Vergleich zu anderen Assoziationen bedingt. Möglicherweise werden die aktuellen Leitfähigkeitswerte auch aus tiefer gelegenen Bodenschichten, in denen im Sommer eine durch Verdunstung verursachte Salzakkumulation stattgefunden hat, beeinflusst.

Der 1:5-Extrakt repräsentiert im Watten- und Salzwiesen-Bereich eine Verdünnung der realen Bodenlösung und wird deshalb nur zu Vergleichen zwischen den einzelnen Assoziationen herangezogen. Über hier nur stichprobenartig angefertigte Sättigungsextrakte ergibt sich ein Vergleich mit den natürlichen Konzentrationen.

Tabelle 4 zeigt, daß im *Salicornietum strictae*-Boden die Leitfähigkeit bei voller Wassersättigung 31,1 mS/cm beträgt, also im Vergleich zum 1:5-Extrakt etwa um das 10fache größer ist. Im *Spartinetum* und im *Artemisietum* beträgt der Korrekturfaktor dagegen nur 4. Die extrem niedrigen *Salicornietum*-Werte werden somit durch die Ergebnisse beim Sättigungsextrakt relativiert. Die Zusammenhänge erlauben den Rückschluß, daß die reale Leitfähigkeit im Oberboden des *Spartinetum* und des *Puccinellietum* diejenige des Meerwassers zum Untersuchungszeitpunkt übersteigt, im *Artemisietum* dagegen unterschreitet.

Tabelle 4: Leitfähigkeitswerte in verschiedenen Bodenextrakten aus 0–5 cm Tiefe. Die vorletzte Spalte gibt das Verhältnis Boden/Wasser im Sättigungsextrakt wieder, die letzte das reale Boden/Wasser – Verhältnis zum Untersuchungszeitpunkt.

Gesellschaft	Leitfähigkeit in mS/cm				Verhältnis Boden/Wasser	
	1:5-Extr.	1:2-Extr.	1:1-Extr.	Sättig.-Extr.	Sättig.-Extr.	real
1	3,26	7,32	14,48	31,10	1 : 0,40	1 : 0,29
2	13,17		56,10	50,61	1 : 0,96	1 : 1,38
6	7,81	16,77		30,49	1 : 0,90	1 : 0,91

4.5 Standortshöhe und Überflutungshäufigkeit

Erwartungsgemäß zeigt die Vegetation des Hellers eine ausgesprochene Höhenzonierung (Abb. 4). Lediglich das *Puccinellietum maritimae* weist in seiner vertikalen Ausrichtung Verzahnungen mit dem seawärts vorgelagerten *Salicornietum brachystachyae* und dem sich deichwärts anschließenden *Halimionetum portulacoidis* auf. Während die Aufnahmeflächen des *Salicornietum brachystachyae* in ihrer Höhe kaum variieren, besitzen die anderen Gesellschaften eine größere Vertikalamplitude.

Die Höhenangaben zum *Halimionetum* basieren nur auf drei Messungen, eine Differenzierung der Höhenverteilung ist also nicht möglich. Im nicht untersuchten, mittleren Hellerteil ist das *Halimionetum* die vorherrschende Pflanzengesellschaft, die sich als außerordentlich breites, graugrünes Band das Deichvorland entlangzieht. Seine Vertikalamplitude wird auf mindestens 10 cm geschätzt.

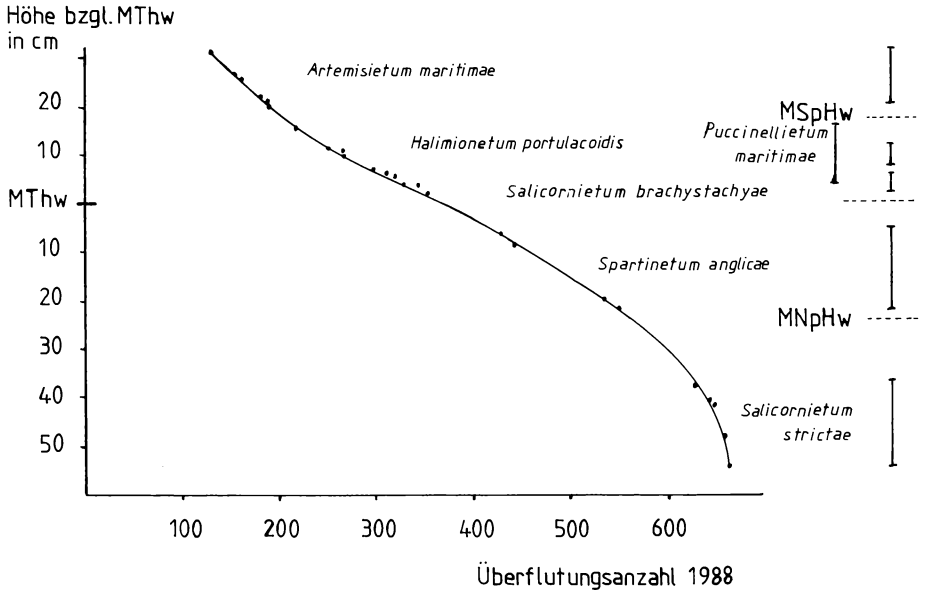


Abb. 4: Standorthöhe der Helligesellschaften in Relation zur Überflutungshäufigkeit

Da die jährliche Überflutungshäufigkeit im USG direkt von der Standorthöhe abhängt, ergibt sich für beide Parameter das gleiche Verteilungsmuster signifikanter Unterschiede.

Zwischen Assoziationen mit signifikant unterschiedlicher Höhenlage verlaufen bestimmte Wasserstandsmarken (Abb. 4). MNpHw liegt zwischen *Salicornietum strictae* und *Spartinetum anglicae*, MThw zwischen *Spartinetum anglicae* und *Salicornietum brachystachyae* und MSpHw zwischen *Halimionetum portulacoidis* und *Artemisietum maritimae*. Demzufolge wird das *Salicornietum strictae* zweimal täglich überflutet, das *Spartinetum* zweimal täglich außer bei Nipptiden, das *Salicornietum brachystachyae*, das *Puccinellietum* und das *Halimionetum* bei hohen Normalfluten und bei Spring- und Sturmfluten, das *Artemisietum* nur bei hohen Spring- und Sturmfluten.

Trägt man die Anzahl der 1988 stattgefundenen Überflutungen gegen die Standorthöhe auf, so ergibt sich eine S-förmige Kurve ($r = 0,98^{**}$) (Abb. 4). Dies bedeutet, daß im unteren Hellerbereich (im *Salicornietum strictae*) ein deutlicher Niveauunterschied mit einem nur geringen Unterschied der Überschwemmungshäufigkeit verbunden ist. Dagegen bewirken in der Nähe von MThw schon kleine Höhenunterschiede eine große Veränderung der Überflutungsrhythmik. Auffällig ist, daß die im Bereich der MThw-Linie siedelnden Pflanzengesellschaften auch nur eine geringe gemessene Vertikalamplitude besitzen.

5. Die ökologische Differenzierung der Hellergesellschaften im Überblick

Da bei Standortvergleichen die Frage nach den unterschiedlichen Verhältnissen bei Kontaktgesellschaften zu stellen ist, werden die hierfür nachweisbaren Abweichungen zusammenfassend in Tabelle 5 wiedergegeben.

Für das *Puccinellietum* und *Halimionetum* bestehen bei den analysierten Parametern keine signifikanten Unterschiede. Ein möglicher Grund hierfür ist der geringe Stichprobenumfang im *Halimionetum*. Auch könnten hier vielleicht andere Faktoren differenzierend wirken, bzw. die ökologische Variabilität nur multifaktoriell erfassbar sein.

Da Überflutungshäufigkeit und elektrische Leitfähigkeit die meisten signifikanten Unterschiede aufweisen, erscheint es sinnvoll, diese beiden Parameter in einem Ökogramm zueinander in Beziehung zu bringen (Abb. 5). Die Gesellschaften zeigen eine deutliche ökologische Trennung. Lediglich das *Salicornietum brachystachyae* und das *Puccinellietum maritimae* überlappen sich; sie können durch den Kalkgehalt unterschieden werden. Die isolierte Stellung des *Salicornietum strictae* erklärt sich durch die nicht vergleichbare Bodenbeschaffenheit.

Tabelle 5: Signifikante Standortunterschiede zwischen Kontaktgesellschaften

	Bodentiefe/cm	Gesellschaften				
		1-2	2-3	3-4	4-5	5-6
pH-Wert	0-5	>
	5-10	.	<	.	.	.
CaCO ₃ -Gehalt	0-5	-	>	<	.	.
	5-10	-	<	.	.	.
Leitfähigkeit	0-5	-	>	.	.	.
	5-10	-	.	.	.	-
Wassergehalt	0-5	-	>	.	.	>
	5-10	-	>	.	.	.
Trockengewicht	0-5	<
	5-10	<	.	.	.	>
Überflutungshäufigkeit		>	>	.	.	>

Gesellschaften
 1 = *Salicornietum strictae*
 2 = *Spartinetum anglicae*
 3 = *Salicornietum brachystachyae*
 4 = *Puccinellietum maritimae*
 5 = *Halimionetum portulacoidis*
 6 = *Artemisietum maritimae*

> = Mittelwert der linken Gesellschaft ist signifikant höher als Mittelwert der rechten Gesellschaft
 < = Mittelwert der linken Gesellschaft ist signifikant niedriger als Mittelwert der rechten Gesellschaft
 - = Werte aufgrund unterschiedlicher Bodenstruktur nicht vergleichbar

Diskussion

Das Vorkommen von Pflanzengesellschaften hängt vom Wirkungsgefüge eines Faktorenkomplexes unter Einschluß der herrschenden Konkurrenzverhältnisse ab. Die vorliegenden Ergebnisse weisen zusätzlich auf eine Dominanz der Überflutung hin. Ihr ist eine wesentliche, differenzierende Bedeutung zuzuschreiben. Fast alle analysierten Assoziationen unterscheiden sich statistisch gesichert in ihrer Überflutungshäufigkeit, welche hier direkt von der Höhenlage abhängt. Zwischen Kontaktgesellschaften signifikant unterschiedlicher Höhe bzgl. NN verlaufen die Wasserstandslinien MN_pHw, MThw und MS_pHw.

Die Überflutung wirkt sich gravierend auf eine ganze Reihe edaphischer Faktoren aus, insbesondere aber auf den Salz- und Wassergehalt des Bodens. Die Salzmarschgesellschaften unterscheiden sich in diesen beiden Parametern deutlich, im Gegensatz zum Boden-Kalkgehalt oder gar zum pH-Wert. Die Meßwerte für Leitfähigkeit und Wassergehalt sind sehr eng positiv korreliert, in schwächerem Maße korrelieren Leitfähigkeit und CaCO₃-Werte aus 0-5 cm Tiefe ($r = +0,76^{**}$).

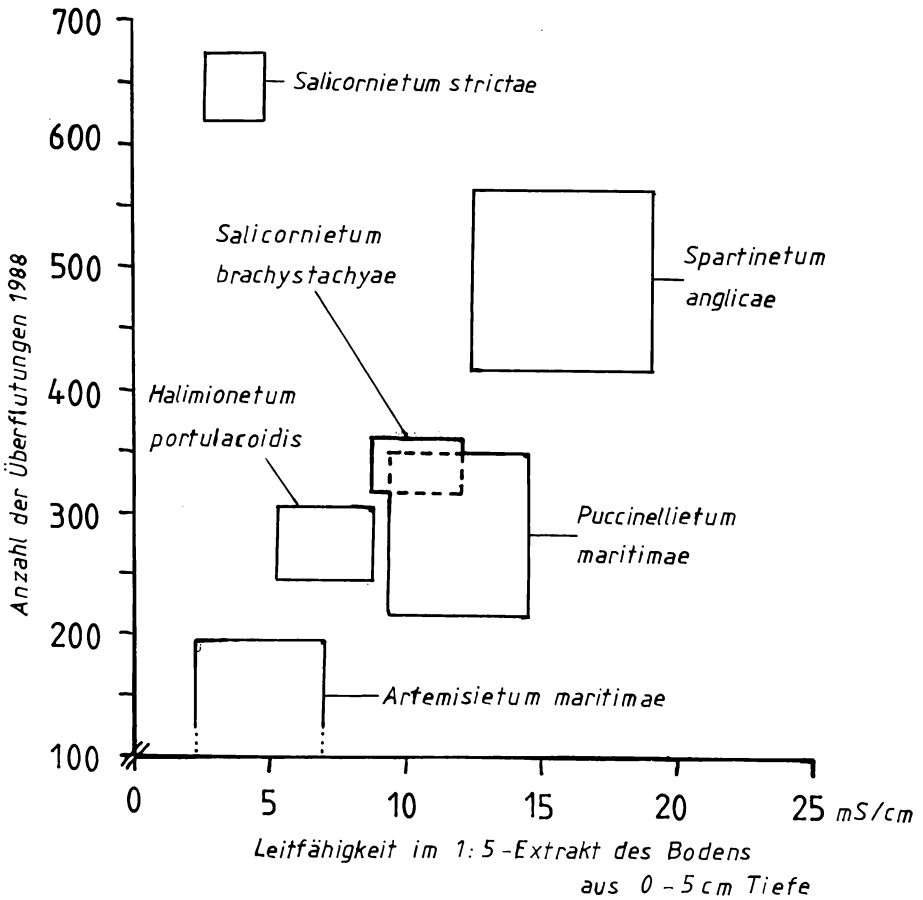


Abb. 5: Ökogramm der Pflanzengesellschaften des Langeooger Hellers

Die Leitfähigkeit in der Bodenlösung nimmt mit der Entfernung zur Strandlinie nicht kontinuierlich ab. Erhöhte Werte treten im *Spartinetum anglicae* und im *Puccinellietum maritimae* auf. Die Sättigungsextrakte belegen, daß in beiden Assoziationen die Leitfähigkeit des Meerwassers sogar überschritten wird. Denkbar wäre, daß in den Böden dieser Gesellschaften eine durch Evaporation bedingte Erhöhung der Salzkonzentration stattfindet (vgl. RANWELL 1972), und zwar im Falle des *Spartinetum* aufgrund der exponierten Lage an Gruppenrändern, im Falle des *Puccinellietum* dagegen durch Salzzufuhr bei hohen Normalfluten und Springtiden und anschließender Akkumulation durch Verdunstung. Eine langfristige Verdünnung mit Seewasser bleibt vermutlich infolge der nur gelegentlichen Überflutung aus. Da bei dieser Untersuchung hohe Leitfähigkeitswerte stets in Verbindung mit hohen Wassergehaltswerten auftreten, ist davon auszugehen, daß hier der Salzgehalt in erster Linie vom aktuellen Gehalt an Meerwasser im Boden bestimmt wird, zusätzlich jedoch auch durch früher stattgefundene Salzanreicherungen.

Da sowohl ADRIANI (1945) als auch SCHERFOSE (1987) ebenfalls eine Salzanreicherung und hohe Kalkgehalte im *Puccinellietum* beobachteten, handelt es sich hierbei wohl um ein häufiger auftretendes, grundsätzliches Phänomen. Im Falle des *Spartinetum* konnten keine bestätigenden Angaben gefunden werden, mit Ausnahme einer Bemerkung SCHERFOSES (1987, S. 191): „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 ...“. Das Langeooger *Spartinetum* stockt allerdings auf schlickigem Sand.

Für die ermittelten Leitfähigkeitswerte findet sich – zumindest in der regionalen Literatur – leider keine Vergleichsmöglichkeit. Eine Umrechnung in % Gesamtsalz ist nur näherungsweise zulässig (s. KRETZSCHMAR 1983). Größenordnungsmäßig besteht eine gute Übereinstimmung mit den von SCHERFOSE (1987) für die Spiekerooger Salzwiesen ermittelten und umgerechneten Werten.

Die Bodenreaktion deckt sich gut mit den von STEUBING & WESTHOFF (1966, Terschelling) bzw. HOBHOHM (1991, Norderney) genannten Zahlen für verschiedene Salzmarschgesellschaften. Der Boden des Langeooger Hellers ist im allgemeinen etwas calciumcarbonat-reicher, als von SCHERFOSE (1987) für die Spiekerooger Assoziationen angegeben wird. Die von ADRIANI (1945) an der südwestlichen niederländischen Küste festgestellten Kalkanreicherungen übertreffen andererseits die Langeooger Werte um das 2–3fache, so z.B. im *Artemisietum* (14,4 % Niederlande, 4,5 % Langeoog) bzw. im *Puccinellietum* (14,9 % Niederlande, 7,6 % Langeoog). Die Unterschiede erklären sich durch die Abnahme des Kalkgehaltes mariner Sedimente von Belgien nach Schleswig-Holstein infolge zunehmend sandigerer Fraktionen (s. VERHOEVEN 1963).

Zur Standorthöhe und Überflutungshäufigkeit ist folgendes herauszustellen:

Die von uns ermittelten Werte des *Salicornietum strictae* und des *Spartinetum anglicae* liegen in der Spannweite der von SCHERFOSE (1989) zusammengestellten Daten aus der Leybucht.

Das auf Langeoog knapp über der Mittleren Hochwasserlinie anzutreffende *Salicornietum brachystachyae* stockt dagegen dort in der Zone von 15 bis 0 cm bzgl. MThw und wird folglich dort häufiger überflutet (340–375 mal im Jahr). Auch die vertikale Besiedelungsamplitude des *Puccinellietum maritimae* ist auf dem Langeooger Heller weiter nach oben verlagert (+3,5 bis 15,5 cm bzgl. MThw) als in der Leybucht (-15 bis +10 cm bzgl. MThw), wobei berücksichtigt werden muß, daß die Gesellschaften nicht gleich ausgebildet sind.

Bei der Bewertung der Bodenuntersuchungen muß bedacht werden, daß sie jeweils nur eine Momentaufnahme liefern. Den besonders saison- und witterungsabhängigen Wassergehalts- und Leitfähigkeitswerten kommt lediglich vergleichende Bedeutung unter den analysierten Gesellschaften zu. Inwieweit die Werte repräsentativ für herbstliche Verhältnisse sind, ist nur durch weitere Analysen zu klären. Auch erscheint es ungewiß, ob die untersuchten Parameter in den verschiedenen Assoziationen im Jahresverlauf gleichgerichtet schwanken.

Danksagung

Unser ganz besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. Hermann Cordes, Leiter der Abteilung „Vegetationskunde und Geobotanik“, Universität Bremen, für die kritische Durchsicht des Manuskripts und seine wertvollen fachlichen Hinweise.

Literatur

- ADRIANI, M.J. (1945): Sur la phytosociologie, la synecologie et le bilan d'eau des halophytes. – Groningen 1945. Reprint Amsterdam 1974: 217 S.
- ARNOLD, A., BENECKE, W. (1935): Zur Biologie der Strand- und Dünenflora auf Borkum, Juist und dem Memmert. – *Planta* 23: 662–691.
- BARKMAN, J.J., DOING, H., SEGAL, S. (1964): Kritische Bemerkungen zur quantitativen Vegetationsanalyse. – *Acta Botanica Neerlandica* 13: 394–419.
- BEEFTINK, W.G. (1977): The coastal salt marshes of northern Europe: An ecological and physiological approach. – In: CHAPMAN, V.J. (ed.): *Wet coastal ecosystems*, Amsterdam: 109–155.
- (1987): Vegetation responses to changes in tidal inundation of salt marshes. – In: ANDEL, J. VAN, SNAYDON, R.W. (eds.): *Disturbance in grass lands*. Dordrecht: 97–117.
- BIELEFELD, R. (1900): Flora der ostfriesischen Halbinsel und ihrer Gestadehalbinsel. – Norden: 343 S.
- BUCHENAU, F. (1874): Weitere Beiträge zur Flora der ostfriesischen Inseln. – *Abh. Naturw. Verein Bremen* 4: 217–277.

- (1880): Fernere Beiträge zur Flora der ostfriesischen Inseln. – Abh. Naturw. Verein Bremen 7: 73–82.
- (1889): Die Pflanzenwelt der ostfriesischen Inseln. – Abh. Naturw. Verein Bremen 11: 245–264.
- (1897): Kritische Studien zur Flora von Ostfriesland. – Abh. Naturw. Verein Bremen 15: 81–112.
- (1901): Flora der ostfriesischen Inseln. – Leipzig. Reprint Leer 1974: 213 S.
- CHAPMAN, V.J. (1974): Salt marshes and salt deserts of the world. 2nd supplemented reprint edition. – Lehre: 392 pp.
- DIEKEN, J. VAN (1970): Beiträge zur Flora Nordwestdeutschlands unter besonderer Berücksichtigung Ostfrieslands. – Jever: 284 S.
- DIERSSEN, K. (1988): Rote Liste der Pflanzengesellschaften Schleswig-Holsteins. 2. Aufl. – Schriftenreihe des Landesamtes für Naturschutz und Landschaftspflege Schleswig-Holstein. 6: 152 S., Kiel.
- DIJKEMA, K.S., WOLFF, W.J. (eds.) (1983): Flora and vegetation of the Wadden Sea Islands and coastal areas. – Report 9 of the Wadden Sea Working Group. Rotterdam: 419 pp.
- EBER, W. (1987): The growth form of *Limonium vulgare*: Structural demography and ecological significance. – IVX Int. Bot. Congr. Abstr., Berlin.
- EIBEN, C.E. (1873): Beitrag zur Laubmoosflora der ostfriesischen Inseln. – Abh. Naturw. Verein Bremen 3: 212–216.
- FOCKE, W.O. (1873): Beiträge zur Kenntnis der ostfriesischen Inseln. – Abh. Naturw. Verein Bremen 3: 305–323.
- GARVE, E., LETSCHERT, D. (1991): Liste der wildwachsenden Farn- und Blütenpflanzen Niedersachsens. – Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen. 24: 152 S., Hannover.
- GILLNER, V. (1960): Vegetations- und Standortsuntersuchungen in den Strandwiesen der schwedischen Westküste. – Göteborg: 198 S.
- GLAHN, H. VON, DAHMEN, R., LEMM, R. VON, WOLFF, D. (1989): Vegetationssystematische Untersuchungen und großmaßstäbliche Vegetationskartierungen in den Aussengroden der niedersächsischen Nordseeküste. – *Drosera* 89(1/2): 145–168.
- HARTGE, K.H. (1971): Die physikalische Untersuchung von Böden. – Stuttgart.
- HEYKENA, A. (1965): Vegetationstypen der Küstendünen an der östlichen und südlichen Nordsee. – Mitt. Arb. Gem. Floristik in Schleswig-Holstein und Hamburg 13: 135 S.
- HOBOHM, K. (1991): Die Vegetation von Norderney. – Diss. Univ. Hannover: 150 S.
- KÖNIG, D. (1960): Beiträge zur Kenntnis der deutschen Salicornien. – Mitt. Flor.-Soz. Arbeitsgem. N.F. 8: 5–58. Göttingen.
- KOPPE, F. (1971): Bryofloristische Beobachtungen auf der Insel Langeoog. – Natur und Heimat 31(4): 113–134. Münster.
- KREB, K.H. (1977): Methoden der Pflanzenökologie. – Jena, Stuttgart, New York: 327 S.
- KRETZSCHMAR, R. (1983): Kulturtechnisch-bodenkundliches Praktikum. Ausgewählte Laboratoriumsmethoden. 3. Aufl. – Christian-Albrechts-Universität Kiel: 466 S.
- MANSHARD, E. (1952): Bodenuntersuchungen auf der Nordseeinsel Spiekeroog. – Zeitschr. f. Pflanzenernährung, Düngung und Bodenkunde 58(1): 1–38.
- MEYER, W., VAN DIEKEN, J. (1947): Pflanzenbestimmungsbuch für die Landschaften Osnabrück, Oldenburg-Ostfriesland und ihre Inseln. – Bremen.
- NÖLDEKE, C. (1873): Flora der ostfriesischen Inseln mit Einschluß von Wangeroog. – Abh. Naturw. Verein Bremen 3: 93–198.
- POMPE, E. (1940): Beiträge zur Ökologie der Hiddenseer Halophyten. – Beiheft zum Bot. Centralblatt 60A: 223–327.
- RANWELL, D.S. (1972): Ecology of salt marshes and sand dunes. – London: 258 S.
- RHOADES, J.D. (1982): Soluble Salts. – In: PAGE, A.L. (ed.): Methods of Soil Analysis. Part 2. 2nd edition 1984. – Madison, Wisconsin: 167–178.
- ROZEMA, J., BIJWAARD, P., PRAST, G., BROEKMAN, R. (1985): Ecophysiological adaptations of coastal halophytes from foredunes and salt marshes. – *Vegetatio* 62: 499–521.
- RUNGE, F. (1972): Dauerquadrat-Beobachtungen bei Salzwiesen-Assoziationen. – In: TÜXEN, R. (Hrsg.): Ber. Int. Symp. IVV (Rinteln 1970). Den Haag: 419–434.
- (1977): Die Vegetation der Langeooger und Baltrumer Silbermöwenkolonien. – In: TÜXEN, R. (Hrsg.): Vegetation und Fauna. Ber. Int. Symp. IVV (Rinteln 1976). Vaduz: 295–307.
- (1984): Dauerquadrat-Untersuchungen an Küsten-Gesellschaften. – *Tuexenia* 4: 153–161. Göttingen.
- (1987): Dauerquadrat-Beobachtungen an Küsten-Assoziationen. – *Tuexenia* 7: 165–171. Göttingen.
- (1988): Kleiner Langeoog-Führer. 4. Aufl. – Rhein: 48 S.

- SANDSTEDTE, H. (1892): Die Lichenen der ostfriesischen Inseln. – Abh. Naturw. Verein Bremen 12: 173–204.
- (1900): Die Lichenen der ostfriesischen Inseln (Nachtrag). – Abh. Naturw. Verein Bremen 16: 472–492.
- SCHEFFER, F., SCHACHTSCHABEL, P. (1984): Lehrbuch der Bodenkunde. 11. Aufl. – Stuttgart: 442 S.
- SCHERFOSE, V. (1986): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Spiekeroog. I Die Pflanzengesellschaften. – Tuexenia 6: 219–248. Göttingen.
- (1987): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Spiekeroog. II Bodenchemische Untersuchungen, Stickstoff-Netto-Mineralisation und Salzbelastung. – Tuexenia 7: 173–198. Göttingen
- (1989): Salzmarsch-Pflanzengesellschaften der Leybucht – Einflüsse der Rinderbeweidung und Überflutungshäufigkeit. Drosera '89(1/2): 105–112. Oldenburg
- (1990): Salz-Zeigerwerte von Gefäßpflanzen der Salzmarschen, Tiederöhrichte und Salzwassertümpel an der deutschen Nord- und Ostseeküste. – Jber. Forschungsstelle Küste 1987, 39: 31–82. Norderney.
- SCHNAIDT, M. (1990): Vergleichende Standortuntersuchungen ausgewählter Pflanzengesellschaften auf Langeoog. – Diplomarbeit Univ. Bremen, unveröff.: 98 S.
- SCHRATZ, E. (1934): Beiträge zur Biologie der Halophyten. II Untersuchungen über den Wasserhaushalt. – Jb. wiss. Bot. 81: 59–93.
- (1936): Beiträge zur Biologie der Halophyten. III Über Verteilung, Ausbildung und NaCl-Gehalt der Strandpflanzen in ihrer Abhängigkeit vom Salzgehalt des Standortes. – Jb. wiss. Bot. 83: 133–189.
- SCHWABE, A., KRATOWICZ, A. (1984): Vegetationskundliche und blütenökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Borkum. – Tuexenia 4: 125–152. Göttingen.
- SINDOWSKI, K.-H. (1973): Das ostfriesische Küstengebiet. – Inseln, Watten und Marschen. – Samml. geol. Führer 57. Berlin, Stuttgart: 162 S.
- STEBING, L. (1965): Pflanzenökologisches Praktikum. – Hamburg: 262 S.
- , WESTHOFF, V. (1966): Kationenaustauschkapazität der Wurzeln und Nährstoffpotential des Bodens in psammophilen und halophilen Pflanzengesellschaften der niederländischen Meeresküste. – Vegetatio 13: 293–301.
- STOCKER, O. (1928): Das Halophytenproblem. – Ergebn. d. Biol. 3: 265–353.
- STREIF, H. (1990): Das ostfriesische Küstengebiet. 2. Neuaufl. – Samml. geol. Führer 57. Berlin, Stuttgart: 376 S.
- TAIT, R.V. (1981): Meeresökologie. 2. Aufl. – Stuttgart, New York: 305 S.
- TÜXEN, R. (1974): Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. 2. Aufl. – Lehre: 207 S.
- U.S. SALINITY LABORATORY STAFF (1954): Diagnosis and improvement of saline and alkali soils. – U.S. Dept. Agric. Handbook No. 60.
- VERHOEVEN, B. (1963): On the CaCO₃-content of young marine sediments. – Intern. Inst. Land Reclamation Improv. Bull. 4: 1–27.
- WESTHOFF, V. (1947): The vegetation of dunes and salt marshes on the Dutch Islands of Terschelling, Vlieland and Texel. – S-Gravenhage: 131 S.

Dipl. Biologin Martina Schnaidt
Langenberger Str. 37
28779 Bremen

Prof. Dr. Karl Heinz Kreeb
Universität Bremen, Fachbereich 2
Pflanzenökologie
Postfach 330440
28334 Bremen