

## Kulturverfahren zur Bestimmung der Salz- und Überflutungsverträglichkeit von *Puccinellia* spp. (Gramineae)

K. VON WEIHE und G. DREYLING

Staatsinstitut für Angewandte Botanik der Universität Hamburg;  
Hamburg, Deutschland (BRD)

**ABSTRACT:** Culture techniques for determining the salt and flooding tolerance of *Puccinellia* spp. (Gramineae). In the ecology of *Puccinellia* species (*P. maritima*, *P. distans*, *P. retroflexa* and *P. limosa* of the German flora described to date) two environmental factors seem to be very important: the salinity of the soil or of the tidal sea water and, especially in regard to *P. maritima*, the periodical inundation during the tidal cycle. The latter species forms an important community (Puccinellietum maritimae) a few decimetres above the middle tide level. The other species seem to be specialized to localities of higher levels. Some 450 natural localities covered with *P. maritima* on the western coasts of Schleswig-Holstein (W. Germany) have been analysed with respect to the type of plant community, dominance of *P. maritima*, frequency of inundations, level above or below middle tide level, and soil factors (for instance: Cl-ion content, electrical conductivity, pH, clay content, etc.). Physiological experiments have been carried out in greenhouses, experimental grounds, and culture-rooms to test the effects on *P. maritima* (number 57 from the optimal level within the Puccinellietum maritimae of the banks of the River Eider) of soil composition, light intensity and daylength, temperature, inundation, etc. *P. maritima* grows with long creeping stolons at daylengths of 16 hrs and more; it forms a caespitose tufted plant at daylengths of 12 hrs and less (light intensity: 10,000 lux and more). Optimal growth occurs between 17° and 23° C and under conditions of artificial flooding up to soil surface twice a day (for about 10 minutes) by artificial sea water of 25 ‰ S. Two culture techniques have been developed for testing growth and survival after 8 weeks under greenhouse conditions (20° C or more; 10,000 lux or more; 15 hrs daylength or more, after comparable pre-cultivation over 8 weeks under 12 hrs day and artificial light conditions; sand + 3 ‰ peat). The first technique has been used for testing salt tolerances between 0 and 60 ‰ S (artificial sea water), the second for testing inundation tolerances (0–2.5 hrs inundation twice a day; artificial sea water of 25 ‰ S). Considering different proveniences of *Puccinellia* species on German coasts, it became clear that *Puccinellia* exhibits broader ecological and morphological than taxonomical variabilities. Within *P. maritima*, for example, several ecological types can be separated. This finding indicates the possibility of isolating different ecological types for specific localities in land reclamation areas.

### EINLEITUNG

Die Gattung *Puccinellia* umfaßt – nach den bisherigen Kenntnissen – in der deutschen Flora vier Arten [*P. maritima* (HUDS.) PARL., *P. retroflexa* (CURT.) HOLMB., *P. distans* (L.) PARL., *P. limosa* (SCHUR) HOLMB.], die als fakultative Halophyten

salzreiche Standorte der Meeresküsten und des Binnenlandes besiedeln und an solchen Standorten z. T. mit großer Abundanz und aspektbildend eigene Pflanzengesellschaften charakterisieren (vgl. BEEFTINK 1968, WENDELBERGER 1950, dort weitere pflanzensoziologische Literatur). Das ökologische Verhalten der einzelnen Arten, die zytologische Mannigfaltigkeit (z. B. LÖVE & LÖVE 1961, TISCHLER 1950, WULFF 1937) sowie die Tatsache, daß in den benachbarten Floren (JANSEN 1951, HUBBARD 1968, SÖRENSEN 1953) auf Grund eingehenderer Bearbeitung z. T. eine größere Zahl von Arten und diverse Bastarde beschrieben worden sind, läßt vermuten, daß auch im Gebiet der deutschen Flora eine größere spezifische oder infraspezifische Mannigfaltigkeit vorliegt.

Von den genannten Arten besitzt *P. maritima* (HUDS.) PARL. als Kennart des *Puccinellietum maritimae* (WARMING) CHRISTIANSEN und als sedimentationsfördernde und bodenbindende Komponente bei der Landgewinnung und im Küstenschutz eine große praktische Bedeutung. Sie besiedelt großflächig vornehmlich die tonsedimentreichen Abschnitte der Küsten, Inseln und Flußmündungen und weist als Art eine breite ökologische Amplitude bezüglich der Salz- und Überflutungsverträglichkeit auf, die eine Reihe von Ökotypen vermuten läßt. Eine eingehende Kenntnis solcher Ökotypen, ihre Isolierung und weitere Vermehrung wäre von großer praktischer Bedeutung und ist u. a. die Voraussetzung für den planmäßigen Einsatz solcher Formenkreise an Extremstandorten im Rahmen des Küstenschutzes und der Landgewinnung.

Da die bisher für die spezifische und infraspezifische Gliederung herangezogenen morphologischen und anatomischen Merkmale zur Charakterisierung von Ökotypen infolge z. T. ausgeprägter standortabhängiger Variabilität einer weiteren eingehenden Überprüfung bedürfen (DREYLING 1967, NEUGEBOHRN 1968), wurde hier ein Kulturverfahren ausgearbeitet, das eine Bestimmung der Salz- und Überflutungsverträglichkeit der einzelnen Formenkreise unter weitgehend reproduzierbaren Bedingungen erlaubt. Erst eine Kenntnis der Ökologie, des Verhaltens in Kultur unter gleichen Bedingungen, eine Kenntnis der Morphologie, Anatomie und Zytologie zusammen liefern die Voraussetzungen zur Überprüfung der Taxonomie dieser Formenkreise.

## ERGEBNISSE

### Ökologische Voraussetzungen

Zur Erfassung der Ökologie von *P. maritima* wurden vor Beginn der hier beschriebenen Kulturversuche etwa 450 Vegetationsaufnahmen an Standorten von *P. maritima* im Bereich der Westküste Schleswig-Holsteins (insbesondere Insel Nordstrand, Eidermündung und Meldorfer Bucht) mit Bodenproben- und Pflanzenentnahmen sowie Nivellement durchgeführt (vgl. DREYLING 1967, NEUGEBOHRN 1968).

Die Optimalphase des beweideten *Puccinellietum maritimae* der Eidermündung liegt zwischen 650 und 670 cm über PN (= Pegelnull des Pegels Tönning), somit praktisch an der MThw-Linie (bezogen auf das mittlere Hochwasser des Pegels Tönning; Abb. 1). Das Gesamtvorkommen von *P. maritima* liegt nach den eigenen Vegetationsaufnahmen beweideter und unbeweideter Standorte etwa zwischen 604 cm und

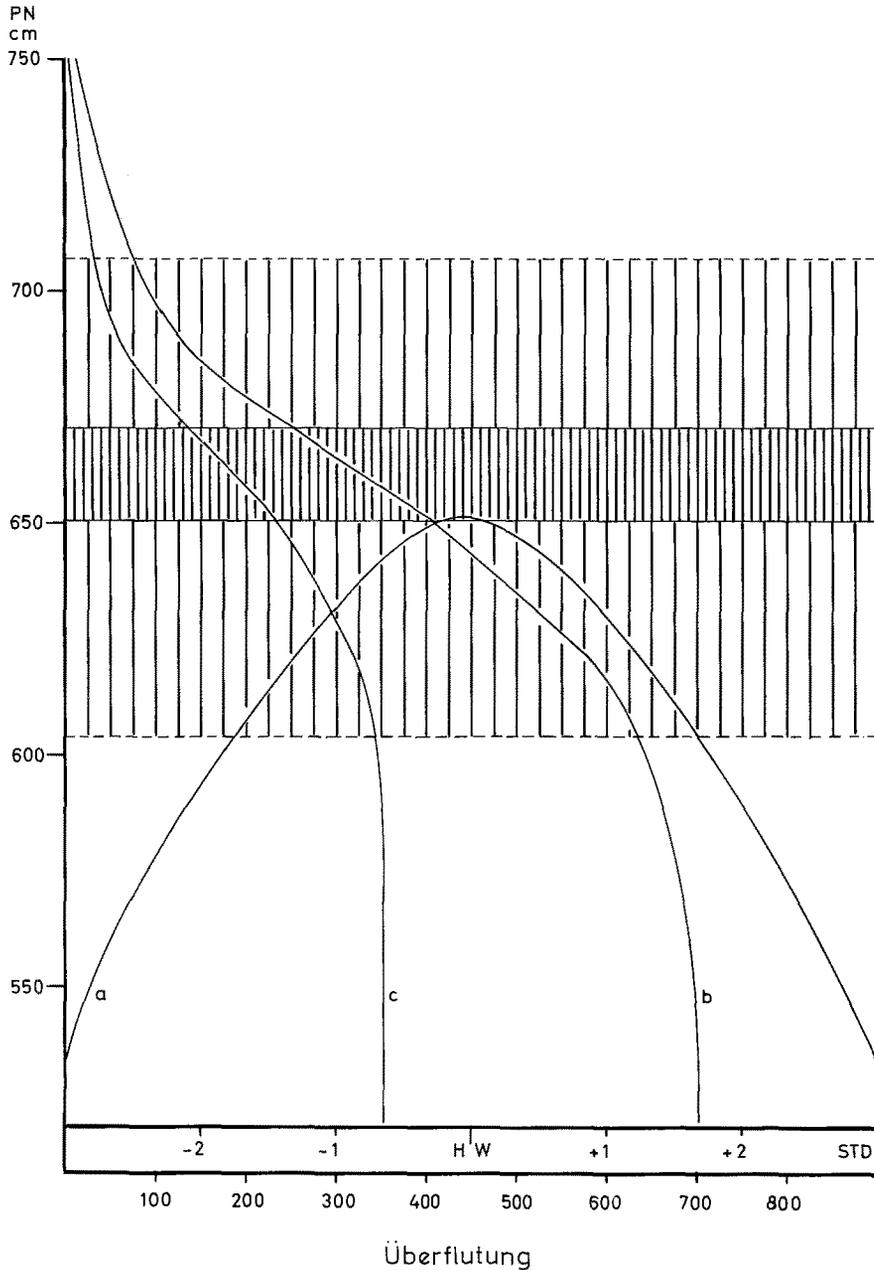


Abb. 1: Ökologische Amplitude von *Puccinellia maritima* in der Eidermündung (nach 225 Vegetationsaufnahmen) im Vergleich zur Dauer und Häufigkeit der Überflutungen. Schraffiert: ökologische Amplitude von *P. maritima*; eng schraffiert: Optimalphase des beweideten *Puccinellietum maritimae*; *a* mittlere Tidekurve des Pegels Tönning (1961–1965), *b* Anzahl der Überflutungen/Jahr (1966), *c* Anzahl der Überflutungen/Monate V–X (1966). (Hydrographische Daten nach Unterlagen des Deutschen Hydrographischen Instituts, Hamburg)

725 cm über PN. Die aktuelle Überflutungssituation weist aus, daß die Standorte von *P. maritima* in der Eidermündung 72- bis 639mal (bezogen auf das Jahr 1966) überflutet werden (Tab. 1, Abb. 1) und daß das Massenaufreten von *P. maritima* im Bereich des Wendepunktes der Überflutungshäufigkeitskurve liegt. Die Salzkonzentration des Überflutungswassers ist abhängig von der Windrichtung und der Oberwassermenge der Eider, sie kann bei Westwinden im Bereich der „Grünen Insel“ mit 25 ‰ (WOHLENBERG 1931) angenommen werden bzw. im Bereich der deutschen Küste bis etwa 34 ‰ ansteigen. Der Boden besteht aus reinen oder schwach sandigen Tonsedimenten, die in charakteristischer Weise ein schwach gebändertes Profil mit einer dünnen oxidierten Oberflächenschicht zeigen. Bei gestörter Entwässerung zum Zeitpunkt des Niedrigwassers können durch Verdunstung „Salzpfannen“ entstehen, in denen in Trockenperioden die Salzkonzentrationen über denen des Meerwassers liegen. Somit ist es möglich, daß höher gelegene Teile der Salzwiesen wenigstens vorübergehend eine höhere Bodensalzkonzentration aufweisen als die tiefer gelegenen Teile (vgl. v. WEIHE 1963a). Die relativ scharfe vertikale Zonierung der Salzwiese mit den 3 Entwicklungsphasen des *Puccinellietum maritimae* (Initial-, Optimal- und Degenerationsphase) ist demnach in erster Linie auf die Überflutung bei gegebener Salztoleranz von *P. maritima* zurückzuführen (v. WEIHE 1969).

Die in Tabelle 1 dargestellte ökologische Amplitude von *P. maritima* bzw. der Überflutungszahlen und der Salzkonzentrationen im Boden ist als Beispiel zu werten. Die obere Verbreitungsgrenze ist durch die Konkurrenz anderer fakultativer Halophyten geringerer Überflutungsverträglichkeit oder durch Glykophyten bedingt. Die untere Verbreitungsgrenze bei hoher Überflutungshäufigkeit liegt im Bereich allgemein herabgesetzter Raumkonkurrenz höherer Pflanzen und dürfte sich weitgehend mit der

Tabelle 1

Beispiel der ökologischen Amplitude von *Puccinellia maritima* im Bereich der Westküste Schleswig-Holsteins (Insel Nordstrand, Eidermündung, Meldorfer Bucht) bezüglich Überflutung und Bodensalzgehalt; Extremwerte von 429 Vegetationskartierungen, Bodenproben, Nivellement etc.

Hydrographische Faktoren	Minima	Maxima
über PN (cm)	604,0	725,5
über/unter MThw (cm) (bezogen auf MThw Tönning 1961–1965)	– 47,0	+ 74,5
Anzahl Überflutungen/Jahr (1966 bzw. 1967)	72	639
Anzahl Überflutungen/Monate V–X (1966 bzw. 1967)	15	346
Dauer der Überflutung/Tide (Std.) (bezogen auf mittlere Tidekurve von Tönning 1961–1965 und Bodenoberfläche)	0	3,53
Bodenfaktoren	Minima	Maxima
Cl <sup>-</sup> (g ‰) (bezogen auf lufttrockenen Boden)	0,150	2,005
Elektrolytgehalt (‰) (berechnet als Wasservolumen)	4,7	41,0

physiologischen Grenze der Überflutungsverträglichkeit von *P. maritima* decken. Die untere Grenze des Massenauftretens von *P. maritima* in der Optimalphase des *Puccinellietum maritimae* ist z. T. – wie bekannt (KÖNIG 1948, TAYLOR & BURROWS 1968) – durch die Invasion von *Spartina townsendii* beeinflusst.

Insgesamt ergibt sich somit also, daß in dem praktisch für die Landgewinnung und den Küstenschutz besonders wichtigen unteren Siedlungsbiotop von *P. maritima* physiologische Grenzen der Überflutungs- und Salzverträglichkeit von entscheidender Bedeutung sind. Da *P. maritima* nur ein fakultativer Halophyt ist (v. WEIHE 1969), ist somit für die ökologische Charakterisierung der *Puccinellia*-Ökotypen neben einer Bestimmung der physiologischen Grenzen der Meersalzverträglichkeit besonders eine Ermittlung der Überflutungsverträglichkeit erforderlich.

## Kulturverfahren

### Vorversuche

Als erstes Testmaterial wurde *P. maritima* Sort. Nr. 57 (Eidermündung, nordöstlich vom Schülper Siel) verwendet, für das bereits verschiedene Kulturerfahrungen vorlagen (v. WEIHE 1969). Dieses Material entstammt der Optimalphase des *Puccinellietum maritimae* und wird seit 1964 unter glykischen Bedingungen weiterkultiviert. Aus diesem Material wurden später verschiedene Klone isoliert.

### Kultursubstrate

Zur Standardisierung der Kultursubstrate wurden Vorversuche mit Seeschlick (Olversumer Watt, Eidermündung) und Hirschauer Quarzkies (Körnung 1–2 mm) + 3 % Flora-Torf in einer Überflutungsanlage mit 25 ‰ Meerwasser durchgeführt (Tab. 2).

Seeschlick ergibt nach Tabelle 2 eine deutliche Verminderung des mittleren Zuwachses. Dieser Unterschied erstreckt sich – abgesehen von der Anzahl der Triebe – dagegen nicht auf die Morphologie und die Anatomie der ausgewachsenen Triebe und Blätter.

Tabelle 2

Abhängigkeit des Frisch- und Trockengewichtszuwachses oberirdischer Pflanzenteile bei *Puccinellia maritima* vom Kultursubstrat in einer Überflutungsanlage nach 96 Tagen Kulturzeit (= 192 Überflutungen) in 25 ‰ künstlichen Meerwasser. Tägliche Hochwasserzeiten (Hochwasser: 1 cm über der Bodenoberfläche): 12.00 h und 24.00 h MEZ

Kultursubstrat	Mittelwerte/Kulturgefaß		Anzahl der Triebe
	Frischgewicht (g)	Trockengewicht (g)	
Seeschlick	25,6	6,96	90
Hirschauer Quarzsand (1–2 mm) + 3 % Flora-Torf	36,0	8,51	106

Alle nachfolgenden Versuche wurden auf Grund dieser Ergebnisse in Anbetracht der besseren Standardisierbarkeit mit Hirschauer Quarzkies + 3 % Flora-Torf durchgeführt, der bei jedem Versuchsansatz erneuert wurde.

### Nährlösungen und künstliches Meerwasser

Als Basis der Versorgung der Pflanzen mit Nährstoffen wurde ebenso wie in früheren Untersuchungen (v. WEIHE 1963b, v. WEIHE & REESE 1968) eine Grundnährlösung mit einer Gesamtkonzentration von 1,1 ‰ verwendet, deren  $\text{KNO}_3$ -Konzentration auf Grund der Ergebnisse von Vorversuchen verdoppelt wurde (Tab. 3).

Tabelle 3

#### Zusammensetzung der Grundnährlösung

Salze	g/1000ml
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$	0,55
$\text{KNO}_3$	0,21
$\text{MgSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$	0,19
$\text{KH}_2\text{PO}_4$	0,145
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	0,005
$\Sigma$	1,100

Hierzu 1 ml Fe-Komplex-Lösung nach JACOBSON (1951) und 1 ml A-Z-Lösung Typ „a“ nach HOAGLAND auf 1000 ml. Alle Ansätze wurden mit vollentsalztem Wasser vorgenommen.

Dieser Grundnährlösung wurde in stufenweise steigender Konzentration von 0 ‰ (Kontrolle, nur Grundnährlösung) bis 60 ‰ künstliches Meerwasser (= KM) nach LEVRING (1946) zugefügt. Somit beträgt die Gesamtkonzentration der einzelnen Stufen jeweils ‰ KM + 1,1 ‰ Grundnährlösung. Da ein Übergang der Pflanzen von der glykophytischen Kultur (1,1 ‰ Grundnährlösung) in höhere Salzkonzentrationen zu irreversiblen Schädigungen führen kann, wurden die Konzentrationen der einzelnen Stufen beim Versuchsansatz täglich um 5 bzw. 10 ‰ bis zur gewünschten Endkonzentration erhöht.

### Tageslänge und Lichtintensität

*P. maritima* zeigt besonders bei Lichtintensitäten über  $10^4$  Lux einen ausgeprägten Dimorphismus in Abhängigkeit von der Tageslänge (v. WEIHE 1969). Tageslängen von 12 Std. und weniger führen nach den bisherigen Untersuchungen zu horstförmigem, Tageslängen von 16 Std. und länger zu einem ausläuferförmigen Wachstum. Da alle Kulturen zur Ermittlung der Salz- und Überflutungsverträglichkeit bei Tageslängen über 12 Std. durchgeführt werden, wurde eine einheitliche Vorkultur von 8 Wochen im 12-Std.-Tag in Dunkelräumen oder im Gewächshaus unter Leuchtstofflampen (Osram-Fluora oder Sylvania Standard-Gro-Lux) bei einem Abstand von

19 cm und einer Lichtintensität von durchschnittlich 3500 Lux durchgeführt. Somit liegt für alle Versuche  $\pm$  horstförmig wachsendes, einheitlich vorkultiviertes Pflanzenmaterial vor. Die Hauptversuche werden bei einer Lichtintensität von mindestens  $10^4$  Lux durchgeführt.

### Temperatur

Vorversuche in einer Klimakammer ergaben, daß das Temperaturoptimum des Frischgewichtszuwachses der oberirdischen Pflanzensubstanz bei *P. maritima* von der Salzkonzentration der Nährlösung beeinflusst wird (Tab. 4).

Tabelle 4

Abhängigkeit des Frischgewichtszuwachses der oberirdischen Pflanzenteile von *Puccinellia maritima* von Temperatur und Salzkonzentration nach 8wöchiger Kulturzeit in einer Klimakammer (5600 Lux, 70 % relative Luftfeuchte, Tageslänge 16 Std.)

Lufttemperatur (° C)	Mittleres Frischgewicht/Kulturgefäß (g)	
	Grundnährlösung	20 ‰ Künstliches Meerwasser
13	7,1	3,8
17	9,8	<b>4,8</b>
20	10,3	4,4
23	<b>11,9</b>	3,5
27	9,7	1,6

Demnach wird bei 20 ‰ KM der größte Zuwachs bei 17° C im Gegensatz zur Grundnährlösung (Optimum bei 23° C) beobachtet. Als Temperatur für die Hauptversuche wurde – soweit die Kulturräume im Gewächshaus eine Steuerung dieses Faktors zuließen – die Mitteltemperatur von 20° C gewählt.

### Überflutungshäufigkeit und -dauer

Nach den hier dargelegten Ergebnissen der Vegetationsaufnahmen liegt das ökologische Optimum von *P. maritima* im Bereich der Eidermündung in Höhe und

Tabelle 5

Beispiel eines Vorversuches zur Ermittlung des Produktionsoptimum von *Puccinellia maritima* in Abhängigkeit von der Überflutungsdauer je Tide nach 96 Tagen Kulturzeit (= 192 Überflutungen) bei 25 ‰ KM

Hochwasserstände über bzw. unter Bodenoberfläche (in cm)	Flutdauer (min)	Mittelgewichte/Kulturgefäß		Anzahl der Triebe/Kultur- gefäß
		Frischgewicht (g)	Trockengewicht (g)	
+ 18	238	17,2	3,1	57
+ 9	216	25,9	4,7	85
+ 1	178	<b>36,0</b>	<b>8,5</b>	<b>106</b>
– 3	143	21,3	5,6	85
– 7	97	4,7	1,4	32

wenige Dezimeter oberhalb der MThw-Linie. Bei längerer und kürzerer (unregelmäßig auftretender) Überflutung nimmt die Deckung und Substanzproduktion von *P. maritima* ab. Die untere Verbreitungsgrenze, die sich sehr wahrscheinlich mit der physiologischen Grenze der Überflutungsverträglichkeit deckt, ist dort bei einer mittleren Überflutungsdauer von etwa 3,5 Std./Tide gegeben.

Auf Grund von Vorversuchen (Tab. 5), die in einer künstlichen Flutanlage im Gewächshaus durchgeführt wurden, ergibt sich, daß der größte Zuwachs von *P. maritima* dann vorliegt, wenn das Hochwasser zweimal täglich  $\sim 1$  cm die Bodenoberfläche bedeckt; das heißt, daß unter den gewählten Versuchsbedingungen das physiologische Optimum von *P. maritima* der unteren Grenze des ökologischen Optimum entspricht.

#### Pflanzenmaterial

Eine Durchführung der Versuche mit Hilfe von Saatgut verschiedener Herkünfte war in Anbetracht des z. T. schlechten Fruchtansatzes oder auf Grund der Beschaffungsschwierigkeiten beim Vergleich einer großen Anzahl von Provenienzen und Ökotypen nicht möglich. Aus diesem Grunde wird in allen Fällen von vegetativ vermehrtem Pflanzenmaterial ausgegangen, das in der oben geschilderten Weise 8 Wochen im 12-Std.-Tag bei 2mal täglichem Fluten mit einer Grundnährlösung bei 22° C vorkultiiviert wird. Diese Flutanlage für die Vorkultur nimmt 528 Pflanzen in 6-cm- $\emptyset$ -Tontöpfen auf.

Das vorkultiivierte Pflanzenmaterial wird als 5- bis 7triebige Pflanzen in die Kulturgefäße der Testanlagen umgepflanzt und nach Einstellen der Salzkonzentration auf 2,5 bis 3,0 cm Höhe zurückgeschnitten.

#### Hauptversuche

Das in den Hauptversuchen zur Untersuchung gelangende Pflanzenmaterial (bisher etwa 350 verschiedene Herkünfte) stammt von diversen Stand- und Fundorten der deutschen Küsten, Inseln und Flußmündungen und umfaßt verschiedene Arten und Ökotypen der Gattung *Puccinellia*. Für jede entnommene Pflanzenprobe wird eine Standortanalyse durch Vegetationsaufnahme bzw. -kartierung, Bodenanalyse, Nivellement etc. durchgeführt. Dieses Pflanzenmaterial wird durch Teilung vermehrt, in der oben geschilderten Weise im Kurztag vorkultiiviert und zur Ermittlung der ökologischen Typen unter gleichen Kulturbedingungen in einem Gewächshaus in zwei Testanlagen auf Salz- und Überflutungsverträglichkeit untersucht.

#### Testanlagen zur Bestimmung der Salzverträglichkeit

Auf Grund der Ergebnisse der Vorversuche wurde die in Abbildung 2 schematisch dargestellte Testanlage zur Bestimmung der Salzverträglichkeit zusammengestellt. Diese Anlage umfaßt 8 Konzentrationsstufen von 0 ‰–60 ‰ künstlichen Meerwassers, jede Konzentrationsstufe 48 Kulturgefäße, in denen die Provenienzen mit jeweils einer Parallelen, somit gleichzeitig 24 Standorte in einem Versuch von

8 Wochen Dauer getestet werden können. Die Einstellung der jeweils angestrebten Meerwasserkonzentration erfolgt durch tägliche Erhöhung der Salzkonzentration um 10 ‰ bzw. 5 ‰ vor Versuchsbeginn.

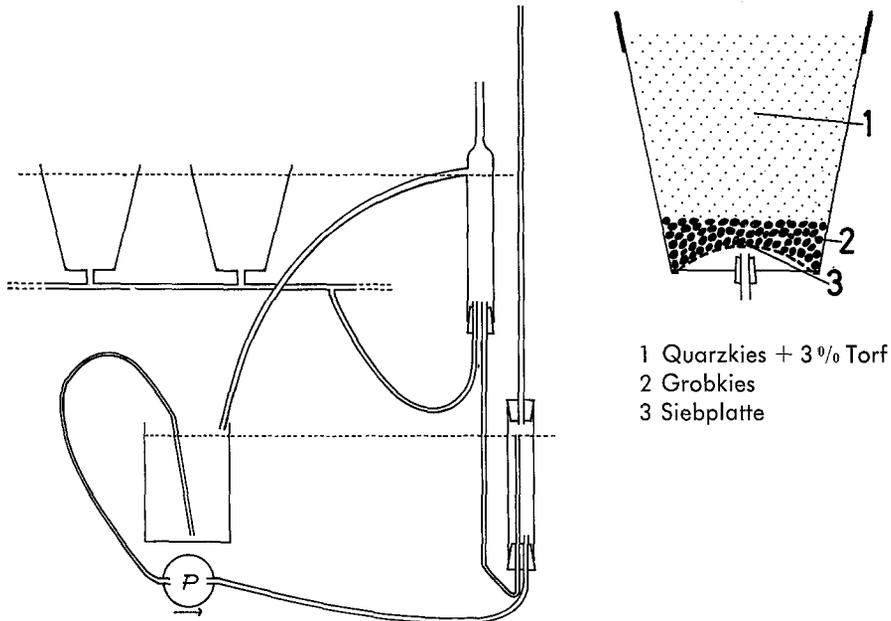


Abb. 2: Schema einer Testanlage und der Kulturgefäße zur Bestimmung der Salzverträglichkeit. (P = Pumpe; Einzelheiten siehe Text)

Als Kulturgefäße wurden 13-cm- $\varnothing$ -Tontöpfe mit paraffinierten Wänden gewählt. Der Topfboden ist mit einer PVC-Siebplatte und einer etwa 1 cm hohen Grobkieschicht unter dem Kultursubstrat bedeckt; die Testlösung wird mit einer Aquarienpumpe (EHEIM Nr. 381), die sich unterhalb des 20 Liter fassenden, verdunkelten Vorratsgefäßes befindet, über Plastikschläuche vom Topfboden her eingestaut (Stauhöhenregulierung mittels Überlauf). Die Anstauzeit beträgt insgesamt 40 min, die Ablaufzeit etwa 30 min, so daß sich eine Gesamtflutzeit von etwa 1 Std. und 10 min bei einer Stauhöhe bis zur Bodenoberfläche ergibt. Das Fluten wird für alle Konzentrationen parallel über eine Schaltuhr um 12.00 h und 24.00 h MEZ gesteuert. Nach Abschalten der Pumpen laufen die Lösungen über die Pumpe wieder in das Vorratsgefäß zurück. Die durch Transpiration und Evaporation verdunstete Wassermenge wird 2mal täglich durch vollentsalztes Wasser im Vorratsgefäß ergänzt und die Gesamtlösung alle 2–4 Wochen gewechselt. Nach dem gleichen Prinzip werden für die Gesamtdauer der Vegetationsperiode (März–Oktober) Einzelherkünfte (derzeit Sort. Nr. 57) von *P. maritima* in entsprechend für das Einstauverfahren abgedichteten Mitscherlich-Gefäßen untersucht.

Als Beispiel für den 8wöchigen Zuwachs sind in Tabelle 6 die Versuchsergebnisse von 3 verschiedenen Herkünften von *P. maritima* einander gegenübergestellt.

Demnach umfaßt dieses untersuchte Pflanzenmaterial von *P. maritima*, bezogen

auf die Salzverträglichkeit bei den gewählten Kulturbedingungen, mindestens 2 ökologische Typen. Die Herkünfte Nr. 57 und 47 (Eider- bzw. Elbmündung) weisen unter den Flutbedingungen der Optimalphase des *Puccinellietum maritimae* eine geringere Salzverträglichkeit (bis 50 ‰) und eine geringere relative Zuwachsleistung als die Herkunft Nr. 66 (Insel Nordstrand, bis 60 ‰) auf.

Tabelle 6

Beispiele der Frischgewichte dreier Herkünfte von *Puccinellia maritima* nach 8wöchiger Kultur in Abhängigkeit von der Meersalzkonzentration des Flutwassers (Herkünfte Nr. 47: Marienthal, Elbmündung; Nr. 57: Schülper Siel, Eidermündung; Nr. 66: Insel Nordstrand, Damm)

Salinität des künstlichen Meer- wassers (‰)								
	0	10	30	40	45	50	55	60
Nr.								
57 g	18,90	14,86	2,33	0,60	0,33	0,13	0	0
rel.	(100)	(78)	(12,3)	(3,1)	(1,7)	(0,7)	(0)	(0)
47 g	19,33	18,93	3,03	0,73	0,30	0,10	0	0
rel.	(100)	(98)	(15,6)	(3,8)	(1,5)	(0,5)	(0)	(0)
66 g	18,96	23,53	4,76	0,96	1,36	0,90	0,43	0,40
rel.	(100)	(124)	(25,1)	(5,0)	(7,1)	(4,7)	(2,2)	(2,1)

Dieses Ergebnis läßt vermuten, daß die natürlichen Standorte, die an den Flußmündungen eine größere Schwankung der Salzkonzentration des Flutwassers aufweisen als im Bereich der Insel Nordstrand, diese Ökotypen ausgelesen haben.

#### Testanlagen zur Bestimmung der Überflutungsverträglichkeit

Entsprechend der Darstellung in Abbildung 3 werden in einer Überflutungsanlage jeweils 6 Provenienzen (mit einer Parallelen) in paraffingedichteten 10-cm- $\phi$ -Ton-töpfen (mit eingelegter Siebplatte) in 5 Stufen nach der oben angegebenen Vorkultur 8 Wochen in 25‰igem künstlichen Meerwasser kultiviert. Eine Flutanlage-Einheit nimmt somit 60 Pflanzen auf. Bei zweimal täglicher Überflutung mittels Kreiselpumpen aus Meerwasservorratsbecken, die sich unterhalb der Kulturbecken befinden (Hochwasserzeiten: 1. Flutanlage:  $\sim$  12.00 h und  $\sim$  24.00 h, 2. Flutanlage:  $\sim$  13.30 h und 1.30 h MEZ), werden die ersten 4 Flutbecken bis zur Bodenoberfläche oder höher, das 5. Flutbecken nur bis etwa 5,5–6,0 cm unter den Topfrand eingestaut. Durch Verwendung eines Überlaufes zwischen Becken 1 und 2 stehen die Pflanzen des Beckens 1 jeweils 2½ Std. unter Wasser, und in abnehmender Überflutungsdauer durch eine kommunizierende Verbindung der Becken 2–5, die in verschiedenen Höhen stehen, wird die Bodenoberfläche der Töpfe des Beckens Nr. 4 nur etwa 7 bis 10 Minuten von jeder Flut erreicht (Abb. 4). Die Flutzeiten werden durch eine Schaltuhr, die Fluthöhe durch Elektroden im 4. Flutbecken, die die Umschaltung der auf- und abpumpenden Kreiselpumpen auslösen, geregelt.

Verwendet wird ein Fühler mit Elektroden aus V 2 A-Stahl, der bei der Berüh-

nung von Salzwasser eine Spannung von  $\sim 5 V_{\text{eff}}$  50 Hz an den Eingang eines Transistor-Verstärkers legt, der seinerseits über eine Kippstufe und 2 Relaisstufen einen Schütz mit Haltekontakt zum Umschalten der Pumpen steuert. Diese Anordnung erlaubt das kaskadenförmige Hintereinanderschalten mehrerer Flutanlagen, bei denen jeweils die Fluthöhe mit einem entsprechenden Steuergerät reguliert wird. Zählrichtungen zur Ermittlung der Überflutungsdauer werden von den Steuergeräten getrennt mit Minutenimpulsen von ca. 0,5 sec Dauer und ca.  $5 V_{\text{eff}} \sim 4 \text{ kHz}$  betrieben.

Durch die gewählte Anordnung werden etwa die Überflutungsbedingungen der

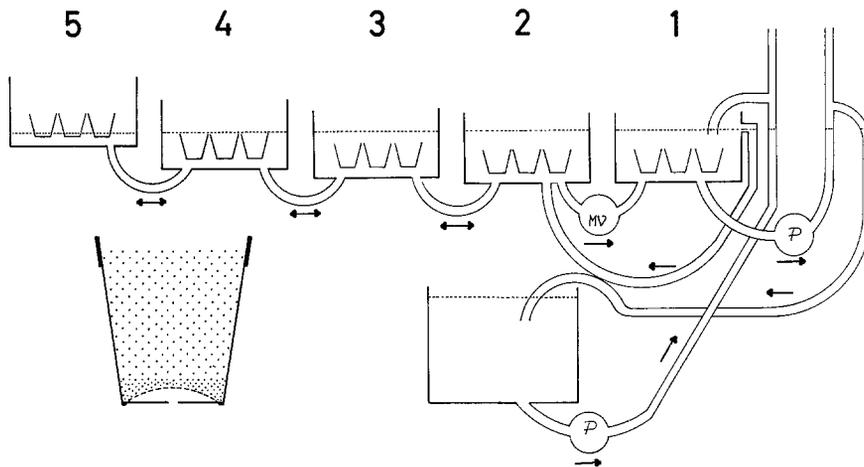


Abb. 3: Schema einer Testanlage und der Kulturgefäße zur Bestimmung der Überflutungsverträglichkeit. (P = Pumpe, MV = Magnetventil; weitere Einzelheiten siehe Text)

natürlichen Überflutungsamplitude von *P. maritima* einschließlich der Initial-, Optimal- und Degenerationsphasen des *Puccinellietum maritimae* erfasst. Die Kulturgefäße des 5. Flutbeckens unterliegen zunehmender evaporationsbedingter Versalzung, wie sie an Extremstandorten, z. B. am Rande von Salzpflanzen, auftritt. Die Flutbecken werden in den Monaten September bis April einzeln mit HQL-Lampen ( $\sim 10\,000 \text{ Lux}$ ) als Zusatzlicht und zur Tagverlängerung 15 Stunden belichtet.

Als Beispiel für den 8wöchigen Zuwachs sind in Tabelle 7 die Versuchsergebnisse der 3 gleichen Herkünfte von *P. maritima* wie in Tabelle 6 einander gegenübergestellt.

Demnach ergibt sich nicht bei allen Herkünften eine einheitliche Zuwachsreihe in Abhängigkeit von der Dauer der Überflutung. Nach diesen Beispielen scheinen drei ökologische Typen der Überflutungsverträglichkeit vorzuliegen, wobei die Herkunft Nr. 57 die größte Überflutungsverträglichkeit aufweist und die Herkunft Nr. 66 besonders auf die Optimalphase des *Puccinellietum maritimae* spezialisiert zu sein scheint und an höheren, nicht überfluteten Standorten, an denen eine evaporationsbedingte Versalzung auftritt, nur noch einen geringen Zuwachs erbringt. Das bedeutet aber, daß die Herkunft Nr. 66, die ja die größte Salzverträglichkeit bei einer periodischen Überflutung bis zur Höhe der Bodenoberfläche zeigt (vgl. Tab. 6), im Gegensatz zu den anderen Herkünften diese Eigenschaft nur in Verbindung mit der Höhe der Überflutung in Stufe 4 aufweist.

Vermutlich liegt also auch bezüglich der Überflutungsverträglichkeit eine Auslese an den natürlichen Standorten vor, da die Herkunft Nr. 66 etwa aus der Initialphase bzw. der unteren Optimalphase, die Nr. 57 der Optimal- und die Nr. 47 der Degenerationsphase des *Puccinellietum maritimae* entstammen.

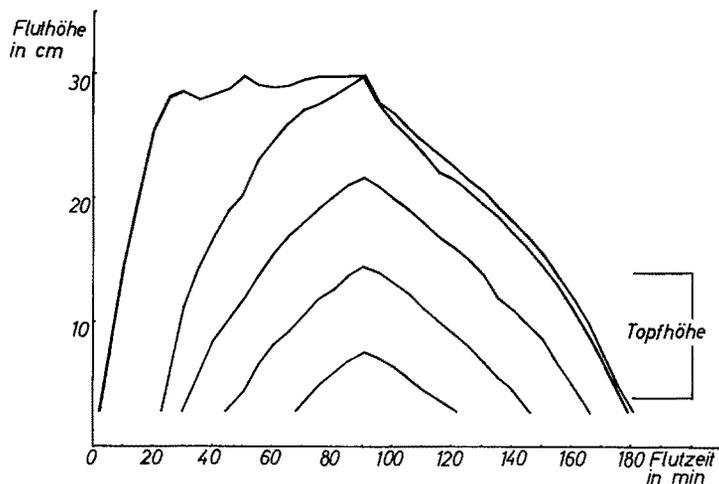


Abb. 4: Überflutungsdauer und -höhen in der Testanlage der Abbildung 3. (Überflutungsstufen 1-5: Kurven von links nach rechts)

Es ergibt sich also insgesamt, daß die ökologische Mannigfaltigkeit von *P. maritima* offenbar größer ist, als die bisher bekannte taxonomische Mannigfaltigkeit vermuten läßt.

Tabelle 7

Beispiele der Frischgewichte dreier Herkünfte von *Puccinellia maritima* nach 8wöchiger Kultur in Abhängigkeit von der Überflutungsdauer mit Meerwasser von 25‰ S (Herkünfte vgl. Tab. 5; Überflutungsstufen: 1-3 entsprechend Initialphase, 4 Optimalphase, 5 Degenerationsphase des *Puccinellietum maritimae*; sonst vgl. Abb. 4)

Überflutungsstufe (= Becken-Nr.)	1	2	3	4	5
Nr.					
57 g	2,50	2,06	2,65	2,25	1,54
rel.	(111)	(91)	(118)	(100)	(68)
47 g	1,96	2,29	1,55	3,80	1,47
rel.	(51)	(60)	(41)	(100)	(39)
66 g	3,03	2,25	1,15	6,05	0,49
rel.	(50)	(37)	(19)	(100)	(8)

## DISKUSSION DER KULTURMETHODE

Die unter weitgehend reproduzierbaren Bedingungen durchgeführten Kulturen zur Untersuchung der Salz- und Überflutungsverträglichkeit von *Puccinellia* spp. sind

nur zum Teil auf die Wachstumsbedingungen des natürlichen Standortes übertragbar. Der Ausschluß der Fremdkonkurrenz, der gewählte Boden sowie die absolute Höhe und der tägliche Gang von Temperatur und Luftfeuchte bei den Versuchskulturen beschränken die Vergleichbarkeit auf einen Teil der tatsächlichen ökologischen Amplitude.

Unter diesen Einschränkungen liegt bei den hier durchgeführten Untersuchungen zur Überflutungsverträglichkeit weitgehend die Ermittlung einer physiologischen Amplitude im Sinne ELLENBERGS (1952) vor, deren Übertragbarkeit auf die natürlichen Standortverhältnisse vornehmlich im Bereich der längsten Überflutungszeiten für einen Standort herabgesetzter Fremd- und Eigenkonkurrenz gegeben sein dürfte. *P. maritima* unterliegt aus morphologisch-entwicklungsphysiologischen Gründen im jährlichen Wechsel von Kurz- und Langtag ohne Aufhöhung des Bodens einer ausgeprägten Eigenkonkurrenz (v. WEIHE 1969). Diese Eigenkonkurrenz ist durch die Versuchsbedingungen (Kulturdauer und Kulturgefäße) praktisch ausgeschaltet.

Die Überflutungskulturen werden stufenweise mit abnehmender Überflutungszeit durch abnehmende Einstauhöhe durchgeführt. Das heißt, daß die Pflanzen zusätzlich durch unterschiedlichen hydrostatischen Druck belastet werden. Dieser hydrostatische Druck ist in den Versuchen wesentlich geringer als an den natürlichen Standorten (vgl. Abb. 1 und 4). Eine Wirkung des hydrostatischen Druckes auf die Entwicklung und Morphologie der Versuchspflanzen, wie sie z. B. von GESSNER (1952) im limnischen Bereich belegt ist, bleibt zwangsläufig bei den eigenen Versuchen unberücksichtigt bzw. geht als Fehler in alle Ergebnisse mit ein. An die Stelle eines sediment- und mikrobiellbedingten Gaswechsels im Überflutungswasser tritt bei den hier durchgeführten Versuchen nur ein Gasaustausch durch eine sich ausbildende planktische und benthale Algenvegetation auf. Ferner entfällt – abgesehen von dem Fortfall der mechanischen Wirkung eines Wellenschlages – die durch die Wasserbewegung bedingte Gasanreicherung des Flutwassers mit Ausnahme der Wasserbewegung bei den Pump- und Einstauvorgängen weitgehend.

Die Flutstufe Nr. 5 (Abb. 3 und 4), die die Faktoren in der Degenerationsphase des natürlichen *Puccinellietum maritimae* nachahmen soll, kombiniert mit der Frage nach der Überflutungsverträglichkeit die Fragen nach einer Salzverträglichkeit und einer Trockenheitsresistenz, da hier durch Evaporation die Salzkonzentration im Boden erhöht und der Bodenwassergehalt vermindert wird.

Trotz dieser mannigfaltigen Einschränkungen ergab sich aber, daß das Optimum der Entwicklung in den langfristigeren Versuchen bezüglich der Überflutungsdauer mit dem Optimum der *P. maritima*-Entwicklung am natürlichen Standort praktisch übereinstimmt, so daß eine relativ weitgehende Übertragbarkeit der Versuchsergebnisse von dieser „Optimalphase“ auf die natürlichen Standorte gegeben zu sein scheint. Die höhere Stufe ist am natürlichen Standort durch die Fremdkonkurrenz beeinflusst, die tiefer liegenden Stufen werden durch die hydrostatischen Druckverhältnisse und durch die derzeit noch schwer überschaubaren Vorgänge des Gasaustausches nur bedingt vergleichbar sein.

Eine Meersalzverträglichkeit ist u. a. bedingt durch die Hydratur, die in der Pflanze vorliegt. Eine Änderung der Hydratur des Standortes kann eine Änderung der Hydratur der Pflanze nach sich ziehen. So wird von *P. maritima* z. B. eine

momentane Überführung der Pflanzen von 1,1 ‰ in 35,1 ‰ KM ertragen, ohne daß Depressionen in der Zuwachsleistung zu erkennen sind. Das heißt also, daß *P. maritima* poikilohydre Eigenschaften besitzt, oligo- bis polyhaline Standorte zu besiedeln vermag und im Sinne IVERSENS (1936) und z. T. auch CHAPMANS (1960) ein Euryhalophyt ist. Da diese Beobachtung nicht zwangsläufig für alle Herkünfte und *Puccinellia*-Arten zutreffen muß, wurde vor Versuchsbeginn eine stufenweise, tägliche Erhöhung der Salzkonzentration um nur 10 ‰ bis zur Versuchskonzentration vorgenommen. Somit gehen alle Schädigungen, die eventuell durch die Erhöhung von 10 ‰/d auftreten, wie z. B. bei den Konzentrationserhöhungen von 50–60 ‰, als Versuchsfehler in die Ergebnisse der Salzverträglichkeitsuntersuchungen ein.

Insgesamt ergibt sich, daß eine Übertragbarkeit der Versuche auf die natürlichen Standortverhältnisse nur bedingt möglich ist, daß aber auf Grund der gewählten Methode und somit der gleichen Versuchsbedingungen eine Trennung von ökologischen Typen möglich ist. Die endgültige Übertragbarkeit dieser Ergebnisse auf die natürlichen Standorte soll nach einer Untersuchung möglichst vieler Herkünfte durch Vergleichsuntersuchungen mit ausgelesenen Extremtypen später am natürlichen Standort erfolgen.

#### ZUSAMMENFASSUNG

1. Kulturverfahren zur Ermittlung der Salz- und Überflutungsverträglichkeit von *Puccinellia*-Arten wurden auf Grund von etwa 450 Standortanalysen an Standorten von *P. maritima* und eingehenden Vorversuchen ausgearbeitet. Hiernach ergeben sich für *P. maritima* (Sort. Nr. 57) folgende Optimalbedingungen: (a) Temperatur: 17–23° C; (b) Lichtintensität: 10 000 Lux und mehr; (c) Tageslänge: Langtag von 16 Std. und mehr (Ausläuferentwicklung); (d) Überflutung: 2mal täglich (alle 12 Std.) bis 1 cm über Bodenoberfläche; (e) Boden: Hirschauer-Quarzsand + 3 ‰ Flora-Torf; (f) Nährlösung: 1,1 ‰ Grundnährlösung bis 5 ‰ künstliches Meerwasser.
2. Die Kulturverfahren basieren auf einer stufenweisen Kultur mit künstlichem Meerwasser von 0–60 ‰ bzw. auf einer stufenweisen Überflutungszeit von 0 bis 2,5 Std. im Abstand von 12 Std. und werden in einem Gewächshaus durchgeführt.
3. Die Methoden (bzw. Fehlerquellen und Übertragbarkeit auf die natürlichen Standortverhältnisse) werden diskutiert.

*Danksagungen.* Die beschriebenen Kulturverfahren und ihre Voraussetzungen wurden nur durch die Hilfe mehrerer Mitarbeiter (Dipl.-Biol. L. NEUGEBOHRN, M. HILBRIG, G. JONAS, B. HEITMANN, H. GÜNTHER) sowie durch das Deutsche Hydrographische Institut (Tidekurven, Wasserstandslisten) und z. T. durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft ermöglicht, wofür an dieser Stelle besonders gedankt sei.

#### ZITIERTE LITERATUR

- BEEFTING, W. G., 1968. Die Systematik der europäischen Salzpflanzengesellschaften. In: Bericht: Pflanzensoziologische Systematik. Hrsg. von R. Tüxen. Internationales Symposium der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde, 1964. J. Cramer, Lehre, 239–263.

- CHAPMAN, V. J., 1960. Salt marshes and salt deserts of the world. London, L. Hill; New York, Wiley, 392 pp.
- DREYLING, G., 1967. Morphologie und Anatomie von *Puccinellia maritima* in Abhängigkeit von der Salzkonzentration, der Temperatur und der Überflutungshäufigkeit unter besonderer Berücksichtigung des Laubblattes. Dipl.-Arb. Hamburg, 99 pp.
- ELLENBERG, H., 1952. Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. *Ber. dt. bot. Ges.* **65**, 350–361.
- GESSNER, FR., 1952. Der Druck in seiner Bedeutung für das Wachstum submerser Wasserpflanzen. *Planta* **40**, 391–397.
- HUBBARD, C. E., 1968. Grasses. 2nd ed. Harmondsworth, Mddx, Penguin Books Ltd, 463 pp. (Penguin Book. A 295.)
- IVERSEN, J., 1936. Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. Levin & Munksgaard, Kopenhagen, 224 pp.
- JACOBSON, L., 1951. Maintenance of iron supply in nutrient solutions by a single addition of ferric potassium ethylenediamine tetra-acetate. *Pl. Physiol., Lancaster* **26**, 411–413.
- JANSEN, P., 1951. Gramineae. In: Flora Neerlandica. Koninklijke Nederlandsche Botanische Vereniging, Amsterdam. Deel **1** (2), 1–274.
- KÖNIG, D., 1948. *Spartina townsendii* an der Westküste von Schleswig-Holstein. *Planta* **36**, 34–70.
- LEVRING, T., 1946. Some culture experiments with *Ulva* and artificial sea water. *K. fysiogr. Sällsk. Lund Förh.* **16** (7), 45–56.
- LÖVE, A. & D. LÖVE, 1961. Chromosome numbers of central and northwest European plant species. *Op. bot. Soc. bot. Lund* **5**, 1–581.
- NEUGEBOHRN, L., 1968. Blüten- und Fruchtausatz von *Puccinellia maritima* (HUDS.) PARL. in Abhängigkeit von verschiedenen Standortfaktoren. Dipl.-Arb., Hamburg, 100 pp.
- SØRENSEN, T., 1953. A revision of the Greenland Species of *Puccinellia* PARL. *Meddr. Grønland* **136** (3), 1–179.
- TAYLOR, M. C. & E. M. BURROWS, 1968. Chemical control of fertile *Spartina townsendii* (S. L.) on the Cheshire shore of the Dee Estuary. I. Field trials on *Spartina* sward. II. Response of *Spartina* to treatment with Paraquat. *Weed Res.* **8**, 170–184; 185–195.
- TISCHLER, G., 1950. Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. s'-Gravenhage.
- WEIHE, K. VON, 1963a. Beiträge zur Ökologie der mittel- und westeuropäischen Salzwiesenvegetation (Gezeitenküsten). I. Methodik, Standorte und vergleichende morphologische Analyse (SO-Nordsee, SW-Frankreich). *Beitr. Biol. Pfl.* **39**, 189–237.
- 1963b. Untersuchungen zur Ökologie und Morphologie von *Festuca rubra* L. ssp. *rubra* (Temperatur u. Meersalzwirkung). *Beitr. Biol. Pfl.* **39**, 239–262.
- 1969. Konkurrenzvorgänge bei der Aussüßung von Soden des *Puccinellion maritimae*. *Küste* (im Druck).
- & G. REESE, 1968. *Deschampsia wibeliana* (SONDER) PARLATORE. Beiträge zur Monographie einer Art des Tidegebietes. *Bot. Jb.* **88**, 1–48.
- WENDELBERGER, G., 1950. Zur Soziologie der kontinentalen Halophytenvegetation Mitteleuropas unter besonderer Berücksichtigung der Salzpflanzengesellschaften am Neusiedler See. *Denkschr. öst. Akad. Wiss. (Math.-nat. Kl.)* **108** (5), 1–180.
- WOHLENBERG, E., 1931. Die Grüne Insel in der Eidermündung. Eine entwicklungsphysiologische Untersuchung. *Aus Arch. dt. Seew.* **50** (2), 1–34.
- WULFF, H. D., 1937. Karyologische Untersuchungen an der Halophytenflora Schleswig-Holsteins. *Jb. wiss. Bot.* **84**, 812–840.

Anschrift des erstgenannten Autors: Prof. Dr. K. VON WEIHE  
 Staatsinstitut für Angewandte Botanik  
 2 Hamburg 36  
 Bei den Kirchhöfen 14  
 Deutschland (BRD)