

## Beiträge zur Ökologie von *Puccinellia capillaris* auf Helgoland\*

K. VON WEIHE & G. DREYLING

*Institut für Angewandte Botanik der Universität Hamburg;  
Marseiller Straße 7, D-2000 Hamburg 36, Bundesrepublik Deutschland*

**ABSTRACT:** Contributions to the ecology of *Puccinellia capillaris* at Helgoland. *Puccinellia capillaris* (Liljebl.) Jansen has been investigated at various localities around the island Helgoland (North Sea) from 1968 onwards. Ecological studies at 68 locations including an analysis of soil factors and various hydrographical parameters revealed that *P. capillaris* is a species composed of three variants of the *Puccinellietum retroflexae* (Almquist) Beefink. The typical variant occurs fragmentarily some dm above the mid-tide level; the variant associated with *Glaux maritima* is frequent at a higher level with increasing salinity; the variant associated with *Coronopus squamatus* is found in wet places with decreasing salinity. The association is rendered unstable due to erosion by wind, sand and water. Culture experiments with over-sanding of plants indicate that *P. capillaris* is a cespitose type of grass. As a result of increasing sand levels, the plants can lengthen their stems to the soil surface. This explains the sand-gathering and sand-fixation effects observed. Such behaviour suggests the possibility of using this plant for preservation of sandy-stony-soil habitats along the sea-shore.

### EINLEITUNG

*Puccinellia capillaris* (Liljebl.) Jansen wurde 1968 auf Helgoland (Südhafen) nachgewiesen (Dreyling, 1973) und in den folgenden Jahren (bis 1976) an weiteren Fundorten auf Helgoland einer genaueren Verbreitungs- und Standortsanalyse unterzogen; Pflanzen dieser Fundorte wurden in Vegetationsversuchen bezüglich ihrer Verbauungswirkung bei Küstenschutzmaßnahmen geprüft.

*P. capillaris* besiedelt im Bereich der NW-europäischen Küsten allgemein Standorte mit Böden, die einen hohen Sand- und einen geringen Schluffanteil mit schwankendem Salzgehalt aufweisen und selten oder nicht überflutet werden; sie ist Kennart des *Puccinellietum retroflexae* (Almquist) Beefink (1965).

Die Art ist auf Grund der fehlenden Ausläufer, der Ährchen- und Deckspelzenlängen dem *P. distans*-Komplex zuzuordnen (Dreyling, 1973) und wurde daher verschiedentlich in der floristischen Literatur als *P. distans* (L.) Parl. oder aber auch auf Grund der Interpretation von Holmberg (1920) als *P. retroflexa* (Curt.) Holmb. geführt (vgl. Garcke, 1972).

\* Herrn Professor Ruge zum 65. Geburtstag gewidmet.

Die bisherige floristische Bearbeitung von Helgoland (Christiansen & Kohn, 1958; Christiansen, 1960) weist das Vorkommen von *P. maritima* (Huds.) Parl. und *P. distans* (L.) Parl. aus; die Angabe von *P. distans* dürfte sich hier auf den oben genannten *P. distans*-Komplex beziehen.

Allen Arten, die im Bereich der Extremstandorte erosionsgefährdeter Küsten Teil der natürlichen oder der potentiellen Flora und Vegetation darstellen, kann eine wesentliche Bedeutung für die Verbauung zukommen.

Jegliche Veränderung der Standorte setzt hier für die Beurteilung der Folgen eine eingehende Kenntnis der Autökologie der einzelnen Arten und der Synökologie der Pflanzengesellschaften, zu deren floristischem Bestand die Einzelart zählt, voraus.

Die vorliegende Untersuchung versucht, auf Grund der Analyse der Standorte von *P. capillaris* auf Helgoland eine regional gültige Übersicht über die ökologischen Kennzahlen der Art zusammenzustellen und ihren Verbauungswert zu beurteilen.

## METHODIK

Die Standortanalysen wurden von 1968 bis 1974 entsprechend der grundsätzlichen Methodik von von Weihe & Reese (1968) durchgeführt und umfaßten neben der Kartierung von mehreren hundert Fundstellen 68 Vegetationsaufnahmen mit Nivellement, Boden- und Pflanzenprobenentnahmen am natürlichen Standort.

Die Tabellen der Vegetationsaufnahmen wurden unter Berücksichtigung verschiedener Faktoren differenziert. Das Nivellement wurde vorerst auf Helgoland-Null (= HN) und später auf Pegelnull des Festlandes (= PN Festland) mit entsprechender Überflutungsberechnung bezogen.

Die Bodenproben wurden – neben Wassergehaltsbestimmung – nach Lufttrocknung zur Bestimmung der Korngrößen (Siebung bzw. Pipettmethode nach Köhn, 1928), auf Wasserstoffionenkonzentration (Aqua dest.), Gesamtsalz-(Leitfähigkeit), Cl-Ionen [Titration mit  $\text{Hg}(\text{NO}_3)_2$ ] und Karbonatgehalt (Methode Scheibler, vgl. Thun et al., 1955) entsprechend von Weihe & Reese (1968) bzw. von Weihe & Dreyling (1970) untersucht.

Die Vegetationsversuche zur Bestimmung der Salz- und Überflutungsverträglichkeit erfolgten in entsprechenden Testanlagen (vgl. von Weihe & Dreyling, 1970; Dreyling, 1973).

## ERGEBNISSE

### F u n d o r t e

Die in den Jahren 1968 bis 1976 beobachteten Fundorte von *P. capillaris* auf der Insel Helgoland und auf der Helgoländer Düne sind in Abbildung 1 zusammengestellt. Hiernach liegt der Schwerpunkt der Verbreitung auf der westlichen Seite des Unterlandes und ebendort insbesondere im Bereich des Tetrapodenplatzes, in den meisten Fällen oberhalb des Überflutungsbereiches. Das Fehlen oder das spärliche Vorkommen

an der Ostseite der Insel Helgoland und auf der Helgoländer Düne ist zweifellos auf den Mangel an geeigneten Standorten zurückzuführen.

Die Florenlisten von Helgoland (Christiansen & Kohn, 1958; Christiansen, 1960) schließen vermutlich *P. capillaris* in *P. distans* ein, deren weitere Verbreitung ebendort belegt ist. Die Art ist nach Dreyling (1973) weiter an der deutschen Festlandküste verbreitet und tritt nach Abtrennung der verwandten subarktischen Formen [*P. retroflexa* (Curt.) Holmberg ssp. *borealis* Holmberg var. *virescens* (Lange) Holmberg et var. *vegeta* Holmberg ad *P. coarctata* Fernald et Weatherby sec. Sørensen, 1953] und mit  $\pm$  deutlicher ozeanischer und atlantischer Bindung von Skandinavien (Hultén, 1950) einschließlich der bottnischen und baltischen Gebiete südlich bis zu den Küsten Großbritanniens und des westlichen Frankreichs (?) auf.

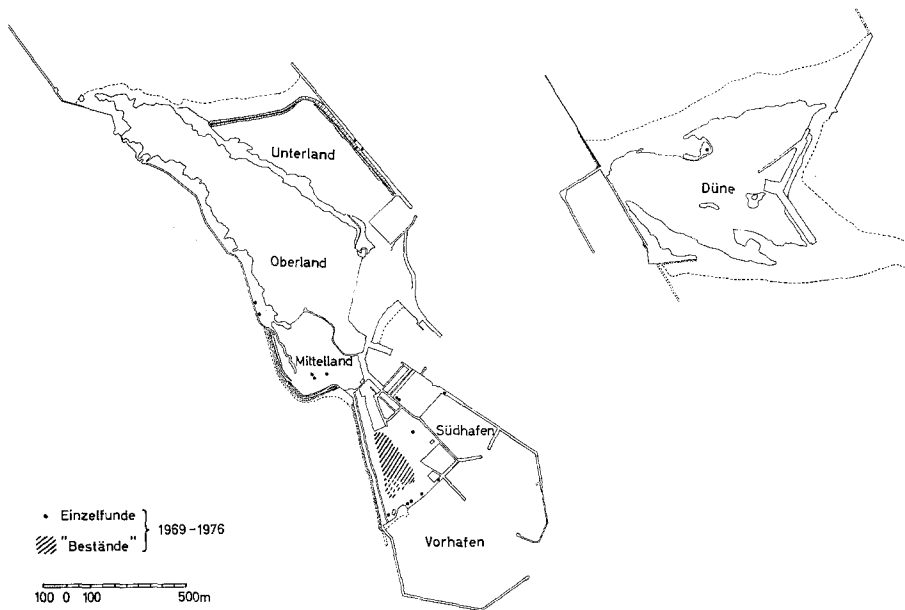


Abb. 1: *Puccinellia capillaris* auf Helgoland

## Standort

### *Abiotische Faktoren*

#### Klimafaktoren

Ein Teil der klimatischen Verhältnisse Helgolands (Messstelle 41 m über HN) ist unter Berücksichtigung eines pluviothermischen Quotienten u. a. durch Walter & Lieth (1967) dargestellt worden; hiernach liegt ein gemäßigtes humides Sommerregenklima vor und das langfristige Mittel der Jahreslufttemperatur für den dort berücksichtigten Ort und Zeitraum bei  $8,4^{\circ}\text{C}$ , das der Jahresniederschläge bei 718 mm; Walter et al.

(1975) geben Werte von 8,5° C bzw. 596 mm an. Nach den Normalwerten gem. Amtsblatt Seewetteramt, Wetterkarte (1974, 1975) ergibt sich nach Abzug der Jahresabweichungen für die Meßstelle 4 m über HN eine mittlere Jahreslufttemperatur von 9,1° C und ein mittlerer Jahresniederschlag von ca. 709 mm.

Für die klimatischen Verhältnisse an den Standorten von *P. capillaris* auf dem Helgoländer Unterland bietet sich nur die letztgenannte Meßstelle zum Vergleich an. Bezüglich Temperatur und Niederschläge lagen nach Amtsblatt Seewetteramt, Wetterkarte (1974, 1975) folgende Werte im Zeitraum der Hauptuntersuchung vor (Tab. 1).

Tabelle 1  
Meteorologische Daten für das Helgoländer Unterland

Jahr	Lufttemperatur (°C)			Niederschlag (mm)
	Mittel	Minimum	Maximum	
1973	9,6	— 2,7	24,3	780
1974	9,7	— 2,1	22,7	772

Die mittlere Jahreslufttemperatur der Meßstelle auf Helgoland lag in dem gleichen Zeitraum bis 1,1° C höher als an der benachbarten Festlandküste (bei Husum 1973).

Es ist zu vermuten, daß an den Standorten von *P. capillaris* die Werte der oben genannten mittleren und maximalen Lufttemperaturen durch die bodennahe Klima- ausprägung überschritten werden. Gleichsinnig dürfte an den Standorten die mittlere relative Luftfeuchte, die an der Helgoländer meteorologischen Meßstelle in den Jahren 1973 und 1974 mit 84 % ermittelt wurde, verändert werden.

Die kleinklimatischen Verhältnisse sind an den Standorten von *P. capillaris* im westlichen Unterland vornehmlich durch Wind, Brandungssprühwasser und die sich ergebenden Meersalzaerosole bestimmt. Brandungssprühwasser und Meersalzaerosole sind in fast allen Fällen Quelle des Meersalzgehaltes der Bodenlösungen. An einer großen Anzahl der Standorte auf dem Tetrapodenplatz treten kleinräumige Wind- und Wassererosionen auf, die z. T. zu einer bultenförmigen Bodenoberfläche – stellenweise in Verbindung mit Sand-Windschliff – führen.

Die beobachtete Instabilität der untersuchten Pflanzengesellschaften (s. unten) ist z. T. auf die erosionsbedingten Bodenveränderungen zurückzuführen.

#### Hydrographische Faktoren

Sämtliche Fundorte auf Helgoland (Unterland) liegen oberhalb der MThw-Linie (Mittelwert 1964: ~ 614 cm über Pegelnull Festland) zwischen 693–1436 cm über PN Festland (= 161–904 cm über HN). Die tiefstgelegenen Fundorte befinden sich hinter der westlichen Brandungsmauer, die höchstgelegenen am Westabhang des Mittellandes bzw. auf der Helgoländer Düne. Die Höhenverteilung der Fundorte weist zwei Schwerpunkte, einerseits zwischen 900–920 cm und andererseits zwischen 940–960 cm über PN, auf.

Im einzelnen ergibt sich, daß die Tidehochwasser des Jahres 1974 (Abb. 2) die untersten Fundorte von *P. capillaris* 16mal überflutet haben können. Die Standorte sind darüber hinaus indirekt durch hydrographische Faktoren infolge des Brandungssprühwassers bei westlichen Stürmen in Verbindung mit Wassererosionen beeinflusst.

In Verbindung mit anderen Arten ergibt sich (s. unten) eine fragmentarische Ausprägung der typischen Variante des *Puccinellietum retroflexae* zwischen 693–769 cm, die Entwicklung von Varianten oder Degenerationsphasen dieser Gesellschaft mit *Glaux maritima* zwischen 837–963 cm und mit *Coronopus squamatus* zwischen 900 bis 1436 cm über PN.

Die unterste Grenze des Vorkommens von *P. capillaris* auf Helgoland und damit die der fragmentarischen Ausprägung des *Puccinellietum retroflexae* liegt ca. 25 cm oberhalb der Optimalphase des *Puccinellietum maritimae* der Westküste Schleswig-Holsteins (von Weihe & Dreyling, 1970). Die Pegelhöhenamplituden von *P. capillaris* und *P. maritima* zeigen nach den hier berücksichtigten Vegetationsaufnahmen auf Helgoland eine Überschneidung zwischen 891–956 cm über PN. Die Überschneidung der Pegelhöhenamplituden der beiden Arten liegt auch an der Westküste Schleswig-Holsteins vor.

#### Bodenfaktoren

**Korngrößenzusammensetzung und Wassergehalt.** Die Standorte von *P. capillaris* befinden sich überwiegend auf den sandreichen Rohböden, die aus dem Abbruch oder aus der sonstigen Zerstörung des anstehenden mittleren Buntsandsteins hervorgegangen sind. Auf dem Tetrapodenplatz liegt zudem eine Durchmischung dieses Rohbodens mit den Ausgangsteinen und Resten der Tetrapodenfabrikation vor; der ehemalige Standort auf der Helgoländer Düne befand sich auf humosem, schluffarmem Dünensand.

Die mittlere Korngrößenverteilung der größeren Bodenbestandteile der Standorte von *P. capillaris* weist nach Abbildung 3 eine Sand-Geröllmischung aus, deren Anteil  $< 2 \text{ mm } \varnothing$  insgesamt zwischen 33,9–100 % und  $> 4 \text{ mm } \varnothing$  zwischen 0–57,1 % beträgt.

Deckungsanteile von *P. capillaris*  $> 25 \%$  wurden nur an Standorten beobachtet, deren Korngrößenanteil ( $< 2 \text{ mm}$ )  $\geq 50 \%$  betrug. Diese Bevorzugung feinsandiger Standorte ist vermutlich der entscheidende Faktor für die Höhenverteilung von *P. capillaris* auf Helgoland; die Fehlstellen zwischen 693 und 1436 cm über PN betreffen vorwiegend die Regionen des westlichen Unterlandes, in denen oberflächlich Grobschutt vorliegt. Die in der Literatur (u. a. Hubbard, 1968) vermerkte Anpassung von *P. capillaris* an gut dränierende Böden liegt auf Helgoland ebenfalls neben einer deutlichen Bindung an Standorte vor, die neben einer zeitweiligen Staunässe immer wieder oberflächlich austrocknen; dies entspricht den Beobachtungen an den niederländischen Küsten (Beefink, 1965).

Der Schluffanteil sämtlicher Standorte auf Helgoland beträgt 0,4–5,7 %; eine gesicherte Korrelation zwischen Schluffanteil und Deckung von *P. capillaris* ist nicht erkennbar. Im einzelnen haben sich die folgenden Korrelationen zwischen Korngröße und den übrigen Bodenfaktoren ergeben (Abb. 4):

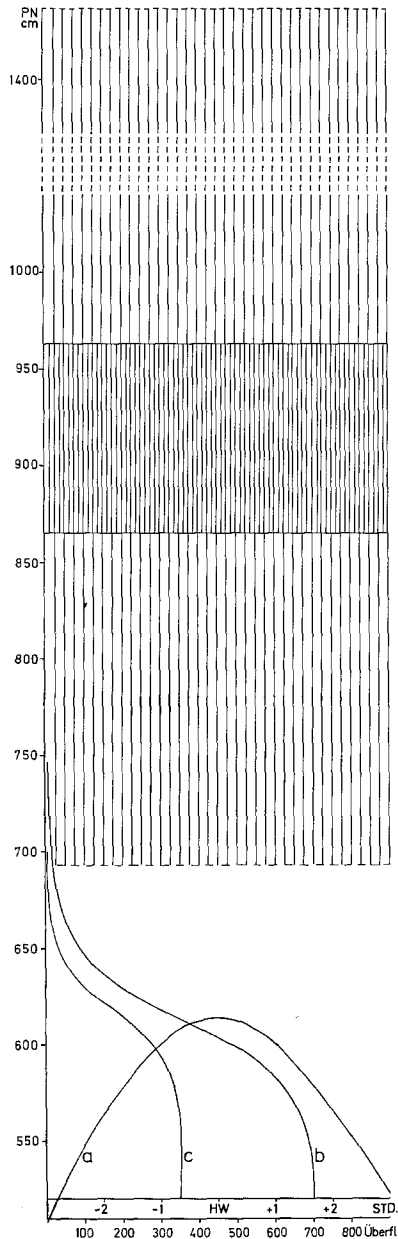


Abb. 2: Ökologische Amplitude von *Puccinellia capillaris* im Vergleich zur Dauer und Häufigkeit der Überflutungen. Schraffiert: Ökologische Amplitude von *P. capillaris*. Eng schraffiert: Schwerpunkt der fragmentarischen Ausprägung des *Puccinellietum retroflexae*; (a) mittlere Tidekurve des Pegels Helgoland 1974, (b) Anzahl der Überflutungen/Jahr 1974, (c) Anzahl der Überflutungen/Monat V-X 1974. (Hydrographische Daten nach Unterlagen des Deutschen Hydrographischen Institutes Hamburg)

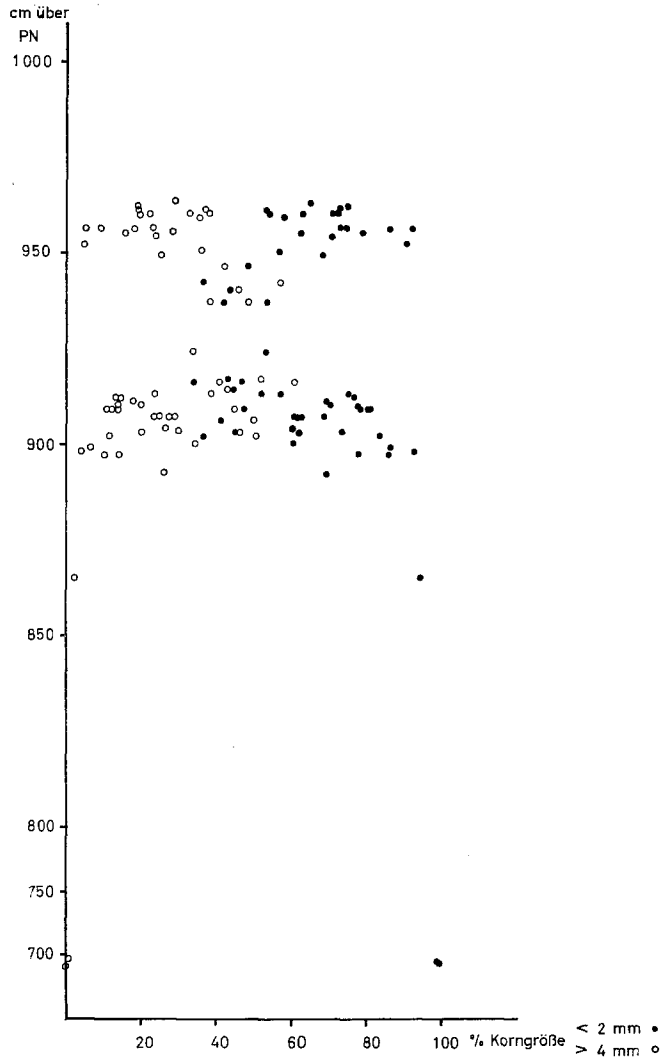


Abb. 3: Mittlere Korngrößenverteilung der größeren Bodenbestandteile der Standorte von *Puccinellia capillaris* auf Helgoland

Mit Zunahme des Korngrößenanteiles  $< 2 \text{ mm}$  nimmt erwartungsgemäß der Wassergehalt des Bodens zu.  $\text{CaCO}_3$ - und Elektrolytgehalt sind ebenso wie der pH-Wert und der Glühverlust positiv mit dem Schluffanteil des Bodens korreliert, umgekehrt ist der  $\text{Cl}^-$ -Gehalt des Bodens – offenbar infolge der erhöhten Auswaschung – negativ mit allen Korngrößenanteilen  $\geq 2 \text{ mm}$  korreliert. Diese Ergebnisse weisen auf die relativ breite Standortsamplitude von *P. capillaris* hin.

Im übrigen weist der Boden als Standort eine Reihe weiterer positiver und negativer Korrelationen zwischen den untersuchten Merkmalen aus, die aber nur den Stand-

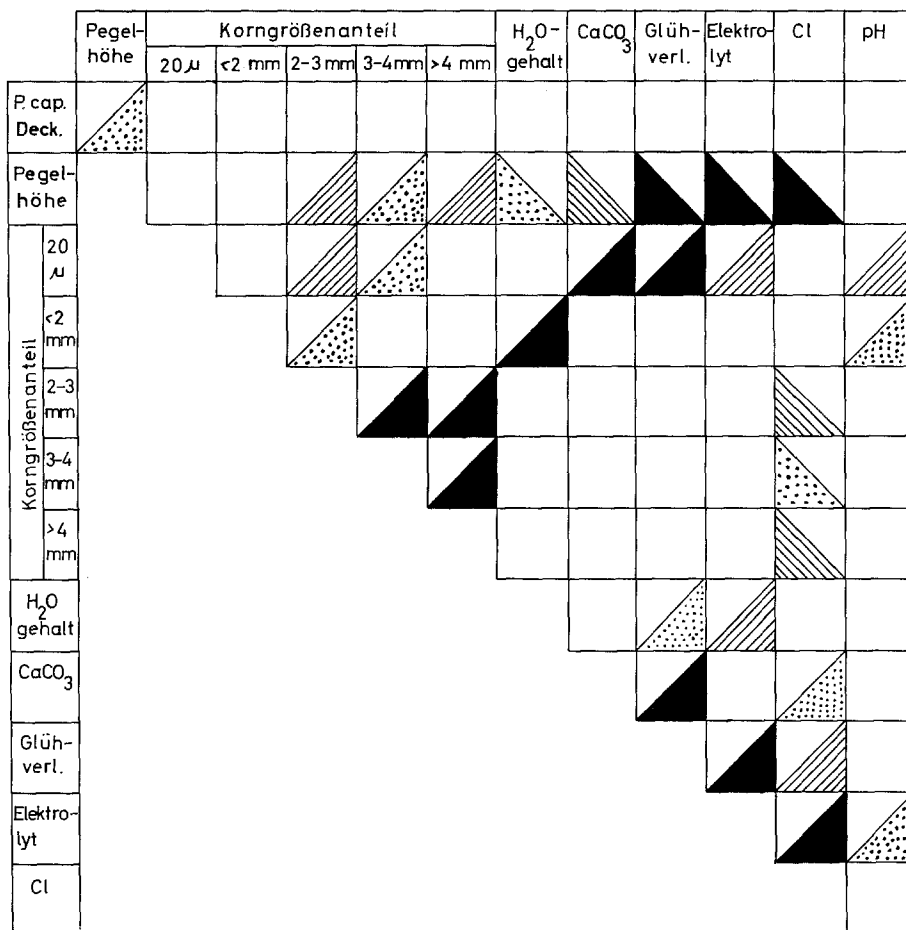


Abb. 4: Korrelationsdiagramm der Korngröße des Bodens mit anderen Bodenfaktoren an den Fundorten von *Puccinellia capillaris* auf Helgoland. Abkürzungen: Glühverl. = Glühverlust, CaCO<sub>3</sub> = Calciumcarbonatgehalt, Cl = Chloridgehalt, Elektrolyt = Elektrolytgehalt, P.cap.Deck. = *Puccinellia capillaris*-Deckung. Leeres Feld: Nicht signifikant. Nach rechts ansteigende Diagonale: Signifikant (positive Korrelation). Nach rechts abfallende Diagonale: Signifikant (negative Korrelation). Schwarz: Hoch signifikant (P 0,1 % = 0,39–>0,39). Gestrichelt: Gut signifikant (P 1 % = 0,31–0,38). Gepunktet: Schwach signifikant (P 5 % = 0,23–0,30)

ort von *P. capillaris* charakterisieren und bisher keine gesicherte Verbindung zu den Deckungsanteilen der Art erkennen lassen. Der ermittelte hoch signifikante positive Korrelationskoeffizient zwischen dem Cl<sup>-</sup> und Elektrolytgehalt in Höhe von 0,56 deutet an, daß die Ionenkombination der Bodenlösung der Standorte vielfach von der des Meerwassers abweichen dürfte.

Die einzige Korrelation mit der Deckung von *P. capillaris* ergibt sich positiv mit zunehmender Höhe über PN.



Bei etwa gleichzeitiger Bodenprobenentnahme nach anhaltenden Niederschlägen und etwa einheitlicher klimatischer Vorgeschichte (Probenentnahme 1973) zeigte sich erwartungsgemäß eine positive Korrelation zwischen Bodenwassergehalt und Korngrößenanteil (< 2 mm). Hierbei wurden die größten Deckungsanteile (> 25 %) von

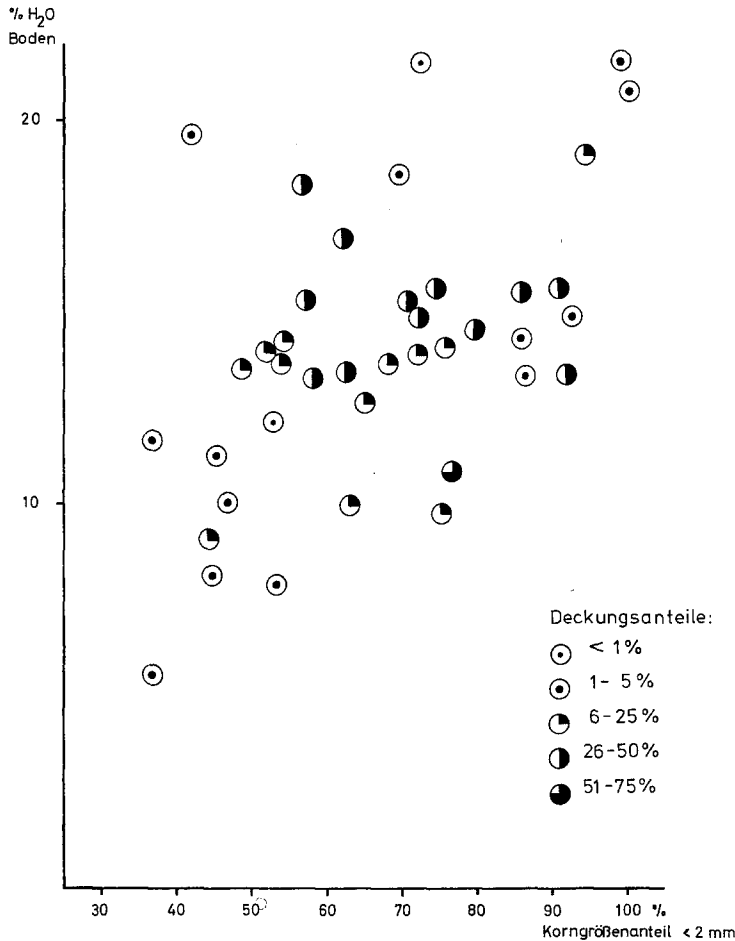


Abb. 5: Bodenwassergehalt, Korngrößenanteil < 2 mm und Deckungsanteil von *Puccinellia capillaris* an den Fundorten auf Helgoland

*P. capillaris* zwischen 10,8 und 18,3 % Bodenwassergehalt und bei einem Korngrößenanteil (< 2 mm) zwischen 58 und 93 % gefunden (Abb. 5). Extreme Standorte mit Bodenwassergehalten von 6,5 und 21,5 % bei einem Korngrößenanteil (< 2 mm) von etwa 37 bzw. 100 % wiesen nur Deckungsanteile von *P. capillaris*  $\leq 1$  % auf. Hieraus geht hervor, daß *P. capillaris* Standorte durchlässiger Böden mittleren Wasserhaltevermögens bevorzugt besiedelt.

Cl<sup>-</sup>- und Elektrolytgehalt. Zwischen Cl<sup>-</sup>- und Elektrolytgehalt ist auf meerwasserbeeinflussten Böden eine hochsignifikante positive Korrelation gegeben. Bei einer Aussüßung kommt es dagegen – infolge der unterschiedlichen Sorptionseigenschaften der Ionen und der möglichen Austauschprozesse – zur Abnahme dieses Korrelationskoeffizienten.

An den Standorten von *P. capillaris* streute der Cl<sup>-</sup>-Gehalt des Bodens (0,002 bis 0,392 ‰) um das 190fache, der Elektrolytgehalt (0,5–8,3 ‰) dagegen nur um etwa das 17fache. Der Elektrolytgehalt der Böden ist somit z. T. nicht mehr auf eine quantitative Meerwasserionenkombination zurückzuführen.

Die starke Streuung des Cl<sup>-</sup>-Gehaltes weist *P. capillaris* als fakultativen Halophyten oligohaliner bis mesohaliner Standorte aus. Deckungsanteile von *P. capillaris* > 25 ‰ wurden in einem weiten Bereich zwischen 0,003–0,07 ‰ Cl<sup>-</sup> beobachtet mit einem Schwerpunkt der Standorte zwischen 0,005–0,022 ‰ Cl<sup>-</sup>.

Standorte, deren Korngrößenanteil (< 2 mm) über 75 ‰ lag, wiesen Cl<sup>-</sup>-Konzentrationen > 0,023 ‰ auf; alle Standorte mit Korngrößenanteil (< 2 mm) unter 50 ‰ hatten niedrigere Cl<sup>-</sup>-Konzentrationen. Hieraus ergibt sich, daß die Cl<sup>-</sup>-Konzentration u. a. von der Korngröße, den Sorptionseigenschaften und der Wasserdurchlässigkeit der Böden beeinflusst ist. Hierbei dürfte in Anbetracht der breiten ökologischen Cl<sup>-</sup>-Amplitude des Bodens der Korngrößenzusammensetzung die größte Bedeutung für die Deckung und Verbreitung von *P. capillaris* an entsprechend konkurrenzarmen Standorten zukommen.

Bezogen auf Cl<sup>-</sup>- und Elektrolytkonzentrationen des Bodens überschneidet die ökologische Amplitude von *P. capillaris* die von *P. maritima* (0,15–2,00 ‰ Cl<sup>-</sup> bzw. 4,7–41,0 ‰ Elektrolytkonzentration; vgl. von Weihe & Dreyling, 1970). Standorte auf Helgoland, die gemeinsam von beiden Arten besiedelt wurden, hatten eine Cl<sup>-</sup>-Konzentration von 0,003–0,056 ‰. Dies entspricht dem Verhalten der meisten übrigen Halophyten an den *P. capillaris*-Standorten.

Die 3 Varianten des *Puccinellietum retroflexae* sind wie folgt durch die Höhe der Boden-Cl<sup>-</sup>-Konzentration differenziert: Typ. Variante > Variante mit *Glaux maritima* ≥ Variante mit *Coronopus squamatus*.

Carbonatgehalt, Glühverlust und pH-Wert. Der Carbonatgehalt der Böden an den Fundorten von *P. capillaris* schwankt zwischen 2–12,2 ‰ und weist – z. T. methodisch bedingt – eine positive Korrelation mit den Glühverlusten (1,8–9,2 ‰) auf. Abgesehen von dem Gesamtumfang des Bodencarbonatgehaltes liegt bei den untersuchten Standorten keine Korrelation zwischen dem Carbonatgehalt und dem Deckungsanteil von *P. capillaris* vor.

An den tiefgelegenen Standorten des fragmentarisch ausgebildeten typischen *Puccinellietum retroflexae* wurden relativ hohe Werte des Carbonatgehaltes (7,6–11,5 ‰) und des Glühverlustes (8,4–9,2 ‰) beobachtet. Standorte höherer Gruppenmenge (≥ 25 ‰) von *P. capillaris* wiesen eine Streuung im Carbonatgehalt zwischen ~ 2 bis 10,5 ‰ auf.

Sämtliche Standorte zeigten relativ hohe pH-Werte (7,7–8,2) ohne eine verwertbare Korrelation zur Deckung von *P. capillaris*.

*Biotische Faktoren*

## Phytobiotische Faktoren

**Konkurrenzsituation.** Die Beurteilung der Konkurrenzsituation entsprechend von Weihe (1963) ist auf den Helgoländer Standorten von *P. capillaris* durch die häufig sehr geringe Gesamtdeckung der Standorte erschwert. In den Vegetationsaufnahmen aller erfaßter *P. capillaris*-Standorte war die mittlere Gesamtdeckung 40,4 % und streute von 1–90 %. Der Schwerpunkt typischer Artenkombinationen lag in der Gesamtdeckung etwa zwischen 12–60 %. Die Konkurrenzsituation für *P. capillaris* auf Helgoland – bezogen auf die von Knapp & Knapp (1955) unterschiedenen Konkurrenztypen – zeigt infolge der geringen Gesamtdeckung deutlich zwei Entwicklungsrichtungen (Abb. 6), die die Grundlage der gefundenen Artenkombinationen darstellen. *P. capillaris* stellt infolge „Überdauerung“ und „Seitlicher Verdrängung“ das aufbauende Element einer spezifischen Artenkombination mit *Spergularia marina*, *Salicornia* c. f. *ramosissima*, *Suaeda maritima* und *Glaux maritima* unter halischen Standortbedingungen dar. „Überwachsung“ und „Überdauerung“ vermögen an zeitweise feucht-nassen, weitgehend ausgesüßten Standorten die Konkurrenzkraft gegenüber *Coronopus squamatus* zu erhöhen. Abgesehen von *Puccinellia maritima* wird diese Artenkombination infolge „Überwachsung“ vornehmlich von *Atriplex hastata*, *Matricaria maritima* ssp. *maritima* und *Agrostis stolonifera* ssp. abgebaut. Die bisher analysierbare Konkurrenzsituation deutet für die verbreitete Artenkombination mit *P. capillaris* eine besondere Labilität bzw. Instabilität an.

**Pflanzensoziologische Stellung.** Nach Beeftink (1965) ist *P. capillaris* Kennart des Puccinellietum retroflexae (Almquist, 1929) Beeftink, 1965, das in typischer Variante und in der von Beeftink (1965) für die Niederlande beschriebenen Variante mit *Juncus bufonius* durch das Auftreten u. a. der Klassenkennart *Aster tripolium* (Kl. der Asteretea tripolium gekennzeichnet ist. Das Puccinellietum retroflexae wird hiernach zum Puccinellio maritimae-Spergularion salinae Beeftink, 1965 gestellt, das seinerseits gegen das Puccinellion maritimae und das Armerion maritimae durch das Auftreten von *Spergularia marina* und gegen das Cypero-Spergularion salinae durch das Auftreten von *Puccinellia maritima* und *Aster tripolium* ssp. *tripolium* differenziert ist.

Die in der vorliegenden Analyse Helgoländer Standorte erfaßten Vegetationsaufnahmen weisen aus, daß ein Puccinellietum retroflexae auf Helgoland in fragmentarischer Ausprägung u. a. durch das Fehlen von Klassenkennarten der Asteretea tripolium mit mehreren, den offenbar wiederholt unterbrochenen Abbau dieser Gesellschaft in Richtung der Cakiletea maritimae und der Plantaginetea maiorisweisenden Varianten vorliegt (Tab. 2). Mit Ausnahme der fragmentarisch an der Westseite zwischen der Brandungsmauer und den Felsen auftretenden typischen Variante des Puccinellietum retroflexae treten in allen übrigen Vegetationsaufnahmen insbesondere auf dem wiederholt gestörten Gelände des Tetrapodenplatzes mit sehr hoher Stetigkeit Kennarten der nitrophileren Gesellschaften der Cakiletea auf. Die meersalzreicheren Standorte sind hier durch *Glaux maritima*, die ärmeren durch *Coronopus squamatus* differenziert.

Species	<i>P. capillaris</i>	<i>Spergularia marina</i>	<i>Salicornia c.f. ramosissima</i>	<i>Suaeda maritima</i>	<i>P. maritima</i>	<i>Glaux maritima</i>	<i>Coronopus squamatus</i>	<i>Atriplex hastata</i>	<i>Matricaria maritima ssp. maritima</i>	<i>Agrostis stolonifera</i> ssp.
<i>P. capillaris</i>	▨	→	○↑	○↑		→	↑○			
<i>Spergularia marina</i>	→	▨								
<i>Salicornia c.f. ramosissima</i>			▨							
<i>Suaeda maritima</i>				▨						
<i>P. maritima</i>	(↑) →		○↑	○↑	▨					
<i>Glaux maritima</i>						▨				
<i>Coronopus squamatus</i>							▨			
<i>Atriplex hastata</i>	↑							▨		
<i>Matricaria maritima ssp. maritima</i>	↑								▨	
<i>Agrostis stolonifera</i> ssp.	↑	↑			↓↑	↑			↑	▨

○↑	Überdauerung	→	seitliche Verdrängung
↑	Überwachsung	→↑	Durchwachsung
↓	Unterwachsung		

Abb. 6: Konkurrenzsituation zwischen *Puccinellia capillaris* und 9 Arten höherer Pflanzen auf den Helgoländer Standorten. Konkurrenztypen von links nach rechts zu lesen

Die Varianten mit *Glaux maritima* bzw. *Coronopus squamatus* stellen vermutlich Degenerationsphasen des *Puccinellietum retroflexae* im Übergang zu den Initialphasen der Gesellschaften der *Cakiletea maritimae* R. Tüxen et Preisling bzw. der *Plantaginea maioris* R. Tüxen et Preisling dar. Die sich hierbei anbahnende Artenkombination weist z. T. Ähnlichkeiten mit der Subassoziation von *Puccinellia distans* (R. Tüxen, 1931) R. Tüxen, 1950 (vgl. Tüxen, 1950) der *Lolium perenne-Plantago maior*-Assozia-

tion (Linkola, 1921) Beger, 1930 auf, die durch die Arten *Puccinellia distans*, *Atriplex hastata* und *Spergularia marina* von der typischen Variante an betretenen Salzstellen des nordwestlichen Europas differenziert ist. Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß entsprechend der früheren breiteren Artbegrenzung von *Puccinellia distans* in einem Teil dieser älteren Aufnahmen auch *P. capillaris* enthalten war.

Die sich weiterhin anbahnende Artenkombination weist eine Entwicklung zu Gesellschaften der Atriplicetalia littoralis Sissingh, 1946 auf.

So sind als angrenzende Ordnungen, Verbände bzw. Gesellschaften einerseits das Thero-Suaedion (Suaedetum maritimae) und andererseits die Atriplicetalia littoralis (u. a. *Beta maritima*-Soc.) und die Plantaginetalia maioris für Helgoland aufzuführen.

Die auf Helgoland vorliegenden Standorte – insbesondere die auf dem durch Baumaßnahmen und Tritt wiederholt gestörten Tetrapodenplatz nordwestlich des Südhafens – führen durch die wasser- und windbedingten Erosionen des Bodens zu einer besonderen Instabilität, die eine große Anzahl von primären und sekundären Sukzessionen auslösen dürften.

Hierneben liegen auf Helgoland und auf der Düne (bis 1969) Artenkombinationen (18 Aufnahmen) vor, in denen *P. capillaris* (100, + — 4) – also auch z. T. mit höheren Deckungsanteilen – in lückigen Hemikryptophyten-Beständen eine besondere Bindung an *Matricaria maritima* ssp. *maritima* (88, + — 2), *Agrostis stolonifera* ssp. (83, + — 4) und *Spergularia marina* (66, + — 1) neben Moosen (55, + — 3) zeigt. Diese Aufnahmen deuten ebenfalls auf die wiederholte Vegetationszerstörung und die wiederholten kleinräumigen Standortänderungen hin. Das gleiche gilt für den 1969 beobachteten inzwischen durch Baumaßnahmen zerstörten Stand- und Fundort in einem Dünental der Helgoländer Düne.

Die fragmentarische regionale Ausprägung der typischen Variante des Puccinellietum retroflexae auf Helgoland fügt sich zwanglos in den breiten regional bedingten Rahmen, der mit den Aufnahmen von Almquist (1929), Iversen (1936), Dahlbeck (1945) und Beeftink (1965) gegeben ist.

Die wiederholte Vegetationszerstörung im Bereich der Spülsaumgesellschaften durch verschiedene Erosionen auf den N-beeinflußten Standorten von Helgoland in den Höhen zwischen 693–1436 cm über PN Festland bzw. zwischen 161–904 cm über HN ist vermutlich die Ursache für die regionale Erweiterung der ökologischen Amplituden von *P. capillaris* und des Puccinellietum retroflexae, dessen potentielle synökologische Amplitude ihre natürliche Grenze am unteren Höhenbereich der Cakiletea maritimae finden dürfte.

Die typische Variante des Puccinellietum retroflexae ist auf Helgoland nach den hier durchgeführten Untersuchungen gegen die beiden übrigen Varianten durch den höheren Salzgehalt der Bodenlösung differenziert. Die Variante mit *Coronopus squamatus* weist meist einen geringeren Salzgehalt der Bodenlösung als die mit *Glaux maritima* auf und ist in der Regel an Stellen mit verringerter Wasserdurchlässigkeit durch mechanische Verdichtung – wie in Fahrspuren, Senken etc. – entwickelt.

Der Variante mit *Glaux maritima* kommt trotz ihrer Instabilität eine gewisse Bedeutung als regional ausgeprägte Artenkombination im Sinne einer Dauergesellschaft zu, die an den durch Brandungssprühwasser, Immissionen von Salzaerosolen und wasser- und windbedingte Erosionen wiederholt beeinflussten Standorten resultiert.

Tabelle 2

Artenkombination und Stetigkeitsübersicht der Arten der verschiedenen Varianten des *Puccinellietum retroflexae* auf Helgoland in den Jahren 1968–1974

Varianten	Typische Variante (fragmentarisch)	Degenerationsphasen	
		Variante mit <i>Glaux</i> <i>maritima</i>	Variante mit <i>Coronopus</i> <i>squamatus</i>
	I	II	III
Anzahl der Aufnahmen	3	33	7
Kennarten Ass.:			
<i>Puccinellia capillaris</i>	100 (1–2)	100 (+–5)	100 (1–3)
<i>Spergularia marina</i>	100 (+–1)	85 (+–2)	100 (+–1)
Differenzierende Arten:			
<i>Glaux maritima</i>	–	100 (+–2)	–
<i>Coronopus squamatus</i>	–	–	100 (+–2)
Kennarten:			
Thero-Suaedion,			
Puccinellion maritimae			
<i>Salicornia</i> c. f. <i>ramosissima</i>	100 (+–3)	–	–
<i>Suaeda maritima</i>	100 (2–3)	–	–
<i>Puccinellia maritima</i>	–	18 (+–3)	–
Kennarten:			
Cakiletea maritimae und			
Ordn. u. Verb.			
<i>Atriplex hastata</i> var.	100 (1–2)	12 (+)	–
<i>Matricaria maritima</i> ssp. <i>maritima</i>	–	97 (+–2)	100 (1–2)
<i>Polygonum aviculare</i>	–	–	35 (+)
Kennarten:			
Plantaginetea maioris und			
Ordn. u. Verb.			
<i>Plantago major</i>	–	70 (+–2)	57 (+–1)
<i>Poa annua</i>	–	15 (+–1)	85 (+–1)
<i>Agrostis stolonifera</i> ssp.	–	87 (+–3)	100 (1–4)
<i>Potentilla anserina</i>	–	6 (+–1)	–
<i>Rumex crispus</i>	–	–	28 (+–1)
<i>Taraxacum officinale</i>	–	3 (+)	28 (+–1)
Andere Arten:			
<i>Senecio viscosus</i>	–	15 (+)	43 (+)
<i>Plantago lanceolata</i>	–	9 (+)	–
<i>Polygonum raii</i>	33 (+)	–	–
Moose	–	78 (+–5)	85 (1–3)

Dieser Variante eine höhere Bewertung zukommen zu lassen, erscheint durch den relativ hohen Anteil der Arten der Cakiletea und Plantaginetea, die auf die Entwicklung im Grenzbereich jener Standorte hinweisen, nicht angemessen.

#### Zoobiotische Faktoren

Der überwiegende Teil der beobachteten Pflanzen von *P. capillaris* wies Verbißspuren oder bisweilen deutliche Beweidung durch Kaninchen auf. Verbiß und Beweidung dürften den Umfang der Überdauerungs- und Überwachungswirkung gegenüber

andere Arten vermindern und die Konkurrenzkraft abbauender und nicht beweideter Arten verstärken.

### Ökologische Kennzahlen

*P. capillaris* und die Varianten des Puccinellietum retroflexae weisen auf Helgoland, gültig für den untersuchten Zeitraum und die untersuchten Standorte, die in Tabelle 3 zusammengefaßten Kennzahlen auf.

Hiernach berührt *P. capillaris* auf Grund der auf Helgoland zeitlich und regional ermittelten Daten mit ihrer Gesamtamplitude die ökologische Amplitude von *P. maritima* (von Weihe & Dreyling, 1970); die von ihr ebendort gebildete Gesellschaft ist eindeutig von dem Puccinellietum maritimae differenziert. Die Berührung der ökologischen Amplituden von *P. capillaris* und *P. maritima* auf Helgoland wurde unmittelbar in 10 Vegetationsaufnahmen festgestellt. Dies entspricht der Stetigkeitsübersicht von Beefink (1965) für das Puccinellietum retroflexae, wonach *P. maritima* u. a. eine Stetigkeit von 27(r) bzw. 11(r) bei insgesamt 20 Vegetationsaufnahmen an der niederländischen Küste aufwies.

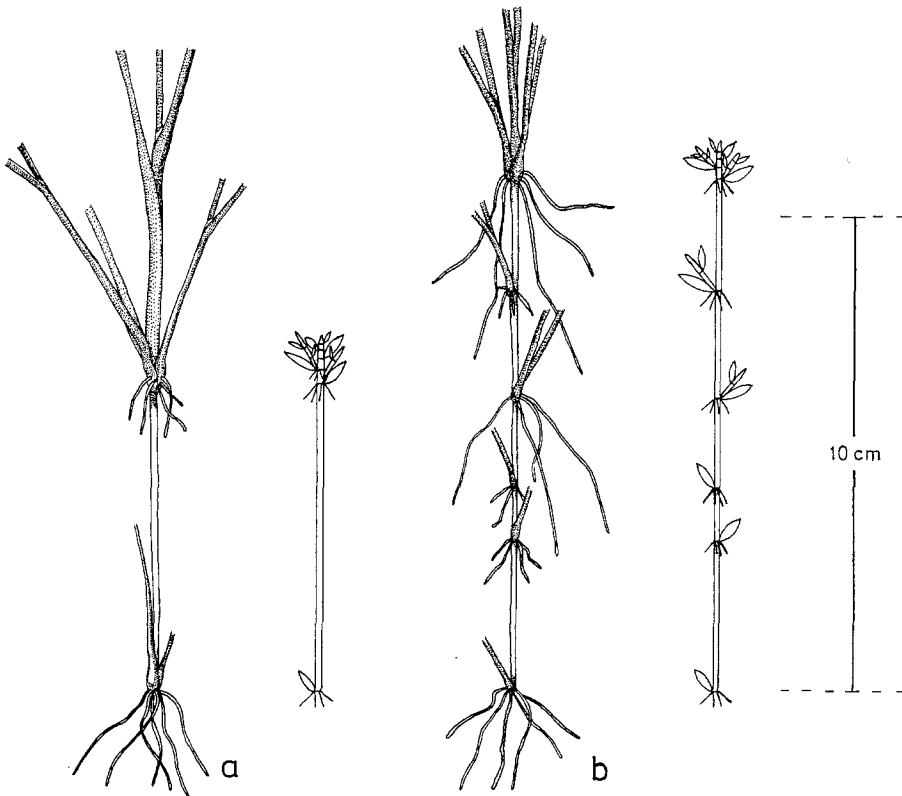


Abb. 7: *Puccinellia capillaris*-Sproß: Achsenstreckung nach einer Übersandung. (a) ein gestrecktes Internodium nach Übersandung; (b) mehrere gestreckte Internodien nach Übersandung

Tabelle 3

Regionale ökologische Kennzahlen von *Puccinellia capillaris* und des *Puccinellietum retroflexae* an den 1968–1974 (1976) untersuchten 68 (69) Standorten auf Helgoland [PN = Pegelnull der Festlandküste, HN = Helgoland-Null; PN = HN + 500 cm (Differenz zwischen PN und Normalnull) + 32 cm (angenäherte Differenz zwischen Helgoland und Festlandküste); MThw = Mittleres Tidehochwasser]

Faktoren	<i>Puccinellia capillaris</i>			<i>Puccinellietum retroflexae</i>		
	Gesamtamplitude	Amplitude bei Deckung $\geq 25\%$		Typische Variante	Variante mit <i>Glaux maritima</i>	Variante mit <i>Coronopus squamatus</i>
		I	II			
<b>Hydrographische Faktoren:</b>						
über PN (cm)	693–1436	872–960	693–769	837–963	900–1436	
über HN (cm)	161–904	340–428	161–237	305–431	368–904	
über MThw (cm)	79–822	258–346	79–155	223–349	286–822	
Anzahl Überflutungen/Jahr (1974)	0–17	0	0–17	0	0	
Anzahl Überflutungen/Monate V–X (1974)	0–2	0	0–2	0	0	
<b>Bodenfaktoren:</b>						
Cl <sup>-</sup> (g % <sub>0</sub> ) (bezogen auf lufttrockenen Boden)	0,002–0,392	0,003–0,106	0,083–0,392	0,002–0,057	0,003–0,021	
Elektrolytgehalt (% <sub>00</sub> ) (berechnet als Wasservolumen)	0,5–8,3	0,5–2,8	2,7–8,3	0,5–2,8	0,8–1,5	
pH-Wert	7,70–8,26	7,70–8,11	7,88–8,12	7,70–8,26	7,83–8,10	
Carbonatgehalt (% <sub>0</sub> )	2,0–12,2	2,0–10,4	7,6–11,5	2,2–10,4	2,0–8,1	
Glühverlust (% <sub>0</sub> )	1,8–9,2	2,6–7,5	8,4–9,2	1,8–7,6	6,6–7,7	
Korngrößen (% <sub>0</sub> )						
20 µm	0,4–5,7	0,4–3,6	1,0–2,1	0,4–5,7	0,7–2,8	
< 2 mm	33,9–100	41,2–92,0	99–100	33,9–92,9	43,1–80,1	
2–3 mm	0–9,0	1,9–9,0	0,1	1,8–7,7	3,1–9,0	
3–4 mm	0–11,6	0,7–4,7	0	0,7–5,3	1,4–4,7	
> 4 mm	0–57,1	4,9–51,7	0,5	4,1–61,0	12,1–51,7	
Wassergehalt (% <sub>0</sub> )	4,2–21,5	5,4–18,4	14,3–21,5	5,4–19,6	9,9–18,6	



## Verbauungswert

Der Verbauungswert an den analysierten bzw. an den entsprechenden Standorten im Rahmen von Baumaßnahmen im Küstenschutz zur Bodensicherung ist in erster Linie bezüglich einer Verbesserung des Sandfanges und der Sandbindung zu überprüfen.

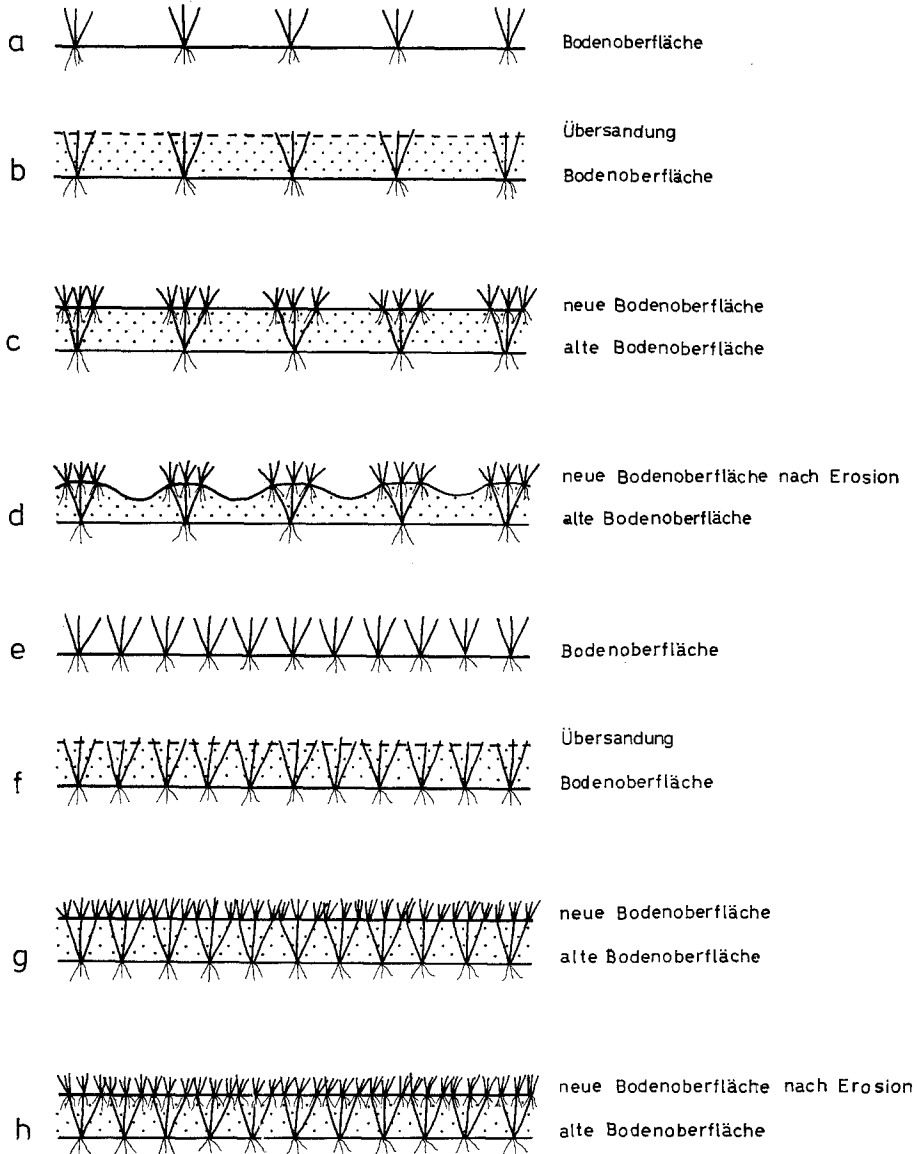


Abb. 8: Potentielles Verhalten bei Übersandung von *Puccinellia capillaris*. Übersandungsanalyse: a-d lückiger Bestand, e-h geschlossener Bestand

Kulturversuche bei gestaffelter und zunehmender Übersandungshöhe (0–9 cm) mit Pflanzen vom natürlichen Standort des Tetrapodenplatzes ergaben nach 5 Wochen Kultur (entsprechend dem Verfahren von von Weihe & Reese, 1968) in einer Klimakammer ( $\sim 22^\circ \text{C}$ ; 11 Std. Belichtung/Tag; Bewässerung im Anstauverfahren entsprechend von Weihe & Dreyling, 1970), daß nach erfolgter Bestockung die Seitenachsen in der Lage sind, sich nach einer Übersandung zu strecken und die Achsenspitzen mit den Blättern bis zur Bodenoberfläche zu heben (Abb. 7).

Nach der morphologischen Analyse entspricht *P. capillaris* dem Horstpflanzentyp mit Achsenstreckung wie er u. a. bei *Deschampsia wibeliana* oder *Corynephorus canescens* vorliegt.

Der Sandfang am natürlichen Standort erfolgt durch das Blattwerk des Horstes, die Sandbindung durch Achsenstreckung und Adventivwurzelbildung. Im lockeren Bestand von *P. capillaris* resultiert hieraus an trockenen Standorten bei gegebener Sandbewegung eine bultige Bodenoberfläche, die durch Wind- und Wassererosionen auf den vegetationsfreien Zwischenflächen verstärkt wird. Bei geschlossenem Bestand von *P. capillaris* und einer Sandzufuhr kommt es zu gleichmäßigen, meist geringen Boden-erhöhungen (Abb. 8).

Der Verbauungswert ist auf trockenen Standorten ähnlich dem von *Corynephorus canescens*; der entsprechende aufbauende Wert von *P. capillaris* zur Entwicklung der regionalen Folgegesellschaften kann durch eintretende Erosionen stark vermindert werden. Eine Stärkung des Aufbauwertes von *P. capillaris* könnte durch erhöhte Aufwandmengen bei eventuellen Aussaaten erreicht werden. Diese Wirkung bedarf der praktischen Überprüfung.

*Danksagungen.* Für die Überlassung von Höhenmessungen aus dem Polygonnetz Helgoland sowie für die Beratung hinsichtlich anzuwendender Kopplungsmessungen gilt Herrn Göke, Wasser- und Schiffsamt Tönning, für die Überlassung von Wasserstandslisten dem Deutschen Hydrographischen Institut, Hamburg, für die Durchführung der Korrelationsberechnung Herrn Prof. Dr. H. Rundfeldt, Hannover, und für die Durchführung der umfangreichen Laboranalysen, Auswertungen, Vegetationsversuche und verschiedener Arbeiten an den natürlichen Standorten den Technischen Assistentinnen M. Hilbrig, S. Kruse-Weicker, U. Eggers und I. Oncken besonderer Dank.

#### ZITIERTE LITERATUR

- Almquist, E., 1929. Upplands vegetation och flora. Acta phytogeogr. suec. **1**, 1–622; 430 Kt. 430 Kt.
- Amtsblatt Seewetteramt, 1974, 1975. Wetterkarte des Deutschen Wetterdienstes. Amtsblatt des Seewetteramtes und der Wetterämter Bremen, Essen, Hannover und Schleswig, Hamburg.
- Beeftink, W. G., 1965. De zoutvegetatie van ZW-Nederland beschoofd in Europees verband. Meded. LandbHooges. Wageningen **65**, 1–167.
- Christiansen, W., 1960. Vegetationsstudien auf Helgoland. Schr. naturw. Ver. Schlesw.-Holst. **31**, 3–24.
- & Kohn, H.-L., 1958. Flora von Helgoland. Abh. naturw. Ver. Bremen **35**, 209–227.
- Dahlbeck, N., 1945. Strandwiesen am südöstlichen Öresund. Acta phytogeogr. suec. **18**, 1–168.
- Deutsches Hydrographisches Institut, 1973. Gezeitentafeln für das Jahr 1974. Bd. 1: Europäische Gewässer. Hamburg.

- Dreyling, G., 1973. Spezifische und infraspezifische Mannigfaltigkeit der Gattung *Puccinellia* Parlature (Poaceae) von der deutschen Nordseeküste. Diss., Univ. Hamburg, 150 pp.
- Garcke, A., 1972. Illustrierte Flora. Deutschland und angrenzende Gebiete. Hrsg. von K. von Weihe. Parey, Hamburg, 1607 pp.
- Holmberg, O. R., 1920. Einige *Puccinellia*-Arten und -Hybriden. Bot. Notiser **3**, 103–112.
- Hubbard, C. E., 1968. Grasses. Harmondsworth, Baltimore, 463 pp.
- Hultén, E., 1950. Atlas över växternas utbredning i Norden. Generalstabens Lithografiska Anstalts, Stockholm, 512 pp.
- Iversen, J., 1936. Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. Levin & Munksgaard, Kopenhagen, 224 pp.
- Knapp, G. & Knapp, R., 1955. Über Möglichkeiten der Durchsetzung und Ausbreitung von Pflanzenindividuen auf Grund verschiedener Wuchsformen. Ber. dt. bot. Ges. **67**, 410–419.
- Köhn, M., 1928. Beiträge zur Theorie und Praxis der mechanischen Bodenanalyse. Landw. Jb. **67**, 485–546.
- Thun, R., Herrmann, R. & Knickmann, E., 1955. Die Untersuchung von Böden. In: Handbuch der landwirtschaftlichen Versuchs- und Untersuchungsmethodik (Methodenbuch). Hrsg. von R. Herrmann. Neumann, Radebeul, **1**, 1–271.
- Tüxen, R., 1950. Grundriß einer Systematik der nitrophilen Unkrautgesellschaften in der Euro-sibirischen Region Europas. Mitt. flor.-soz. ArbGemein. **2**, 94–175.
- Walter, H., Harnickel, E. & Müller-Dombois, D., 1975. Klimadiagramm-Karten. Fischer, Jena.
- & Lieth, H., 1960. Klimadiagramm-Weltatlas. Fischer, Jena.
- Weihe, K. von, 1963. 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.
- & Dreyling, G., 1970. Kulturverfahren zur Bestimmung der Salz- und Überflutungsverträglichkeit von *Puccinellia* spp. (Gramineae). Helgoländer wiss. Meeresunters. **20**, 157–171.
- & Reese, G., 1968. *Deschampsia wibeliana* (Sonder) Parlature. Beiträge zur Monographie einer Art des Tidegebietes. Bot. Jb. **88**, 1–48.