

Verbreitung und Ökologie der *Vaucheria*-Arten (Tribophyceae) des Elbe-Ästuars und der angrenzenden Küste*

H. Krieg, T. Eller & L. Kies**

*Institut für Allgemeine Botanik der Universität Hamburg;
Ohnhorststr. 18, D-2000 Hamburg 52, Bundesrepublik Deutschland*

ABSTRACT: Distribution and ecology of *Vaucheria* species (Tribophyceae) from the Elbe estuary and the neighbouring coast. From the Elbe estuary and the adjacent North Sea coast, 19 species of *Vaucheria* are on record. Their horizontal and vertical distribution pattern as well as their association with macrophyte communities are described. With regard to ecological salinity tolerance and distribution below or above mean high water, 7 ecological groups of *Vaucheria* species are defined. Dominating species which form extensive algal mats in the upper eulittoral zone are *Vaucheria compacta* var. *dulcis* (freshwater and oligohalinic section of the estuary), *V. compacta* var. *compacta* (mesohalinic section) and *V. velutina* together with *V. subsimplex* (polyhalinic and euhalinic section). The rare species *V. vipera* is recorded for the first time from the German coast.

EINLEITUNG

Ästulare sind Biotope, in denen die Zusammensetzung der Biozönosen im wesentlichen durch abiotische Faktoren geregelt wird (Grindley, 1981). Wichtige Faktoren sind der Salzgradient im Längsverlauf des Ästuars und dessen Schwankungen, der Einfluß der Tiden mit periodischem Trockenfallen weiter Uferbereiche, die Art des Substrates (Sand, Schlick oder Hartsubstrate), der Nährstoffreichtum, das besonders in der Trübungszone des Mesohaliniakums sehr ungünstige Lichtklima und die Wirkung anthropogener Einflüsse, wie Wasserverschmutzung und Uferbau. Insgesamt zeichnet sich ein Ästuar durch einen hohen Grad der Instabilität der Lebensbedingungen aus (den Hartog, 1967). In stärkerem Maße als das Phytoplankton spiegelt das Mikrophytobenthos die Veränderungen der Phytozönosen im horizontalen und vertikalen Streßgradienten des Ästuars wider.

Während in der eu- und polyhalinen Zone der Ästulare nördlich gemäßigter Gebiete, soweit Hartsubstrate vorhanden sind, unter den Algen Phaeophyceen (*Ectocarpus*-, *Fucus*-Arten) und fädige Chlorophyceen (insbesondere *Enteromorpha*-Arten) dominieren (den Hartog, 1973), sind überall dort, wo Weichsubstrate vorhanden sind, epipelische und epipsammische Cyanophyceen, Bacillariophyceen und Euglenophyceen sowie Ver-

* Herrn Dr. Dr. h. c. Peter Kornmann zum 80. Geburtstag gewidmet.

** Adressat für Sonderdruckwünsche: Prof. Dr. L. Kies.

treter der Gattung *Vaucheria* (Tribophyceae) vorherrschend (Simons, 1975a; Polderman, 1979, 1980; Round, 1981; Admiraal, 1984).

Vaucheria-Arten machen einen wesentlichen Teil der Biomasse benthischer Algen der Ästuare und der vorgelagerten Küste aus (Abb. 30).

Von 1980–1985 führten wir eine Bestandsaufnahme der *Vaucheria*-Arten in dem von den Gezeiten (Tiden) beeinflussten Abschnitt der Elbe und der angrenzenden Küstenregion durch. Eine konzentrierte Probennahme und Erhebung von Daten erfolgten von März bis Oktober 1981 im Gebiet zwischen der Staustufe Geesthacht und Bielenberg (Eller, 1981) sowie von Mai bis September 1985 zwischen Hetlingen und der Elbmündung, wobei auch die angrenzende Küstenregion bearbeitet wurde (Krieg, 1985). Zwischenzeitlich wurden in regelmäßigem Abstand Proben von *Vaucheria* gesammelt. Ziel unserer Untersuchungen war es, die horizontale und vertikale Verbreitung der *Vaucheria*-Arten im Untersuchungsgebiet zu analysieren. Unsere Untersuchungen knüpfen an die Arbeiten Behre (1961) an der Unterweser sowie von Nienhuis & Simons (1971), Simons & Vroman (1968, 1973) und Simons (1975a, b) aus niederländischen Ästuaren und Wattgebieten an.

Polderman (1979, 1980) macht in seiner Analyse der Algengesellschaften der Wattgebiete Nordwesteuropas auch Angaben über die deutsche Nordseeküste. Aus dem Gebiet des Elbe-Ästuars und der unmittelbar angrenzenden Nordseeküste gibt es jedoch bisher keine umfassenden Untersuchungen.

Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet umfaßt in horizontaler Richtung das Ufer der gesamten Tide-Elbe von der Staustufe Geesthacht (Stromkilometer 589) bis zur Elbmündung (Stromkilometer 745) sowie die niedersächsische Küste bis Spieka-Neufeld und die schleswig-holsteinische Küste bis zur Insel Nordstrand. Insgesamt wurden 26 Teiluntersuchungsgebiete von jeweils mehreren Arten ausgewählt und mehrfach sorgfältig nach *Vaucheria*-Arten abgesucht (Abb. 1). Die Teilgebiete 1 (Sperrwerk Geesthacht) bis 10 (Krautsand) gehören der limnischen Zone, die Teilgebiete 11 (Hollerwettern) bis 21 (Trischendam) der Brackwasserzone des Elbe-Ästuars an. Die Teilgebiete 22 (Sommerkoog) bis 26 (Pohnshalligkoog) zählen zum angrenzenden euhalinen Küstengebiet. Die angegebenen Grenzen der Salinitätszonen in der Tide-Elbe (Caspers, 1958) gelten für einen mittleren Oberwasserabfluß. Die Obergrenze der Brackwasserzone liegt dann bei Glückstadt (Stromkilometer 765), während sie bei geringem Oberwasserabfluß im Sommer bei Pagensand (Stromkilometer 665), bei starkem Oberwasserabfluß im April bei Brunsbüttel (Stromkilometer 700) liegt (ARGE Elbe, 1984).

In vertikaler Richtung erfaßt unsere Untersuchung das Eulitoral [zwischen mittlerem Niedrigwasser (MNW) und mittlerem Hochwasser (MHW)], das Supralitoral [zwischen mittlerem Hochwasser und mittlerem Springhochwasser (MSHW)] und (mit Ausnahme der marinen Standorte) die Sturmflutzone (oberhalb mittlerem Springhochwasser) bis zum Deichfuß. An einigen Untersuchungsstellen wurden, ausgehend von amtlichen Lattenpegeln, Nivellierungen durchgeführt und die vertikale Zonierung der *Vaucheria*-Arten auf Normalnull (NN) bzw. mittleres Tidehochwasser (MHW) bezogen (Tabelle 1, Abb. 24–28).

Die meisten *Vaucheria*-Arten des Untersuchungsgebietes leben amphibisch oder

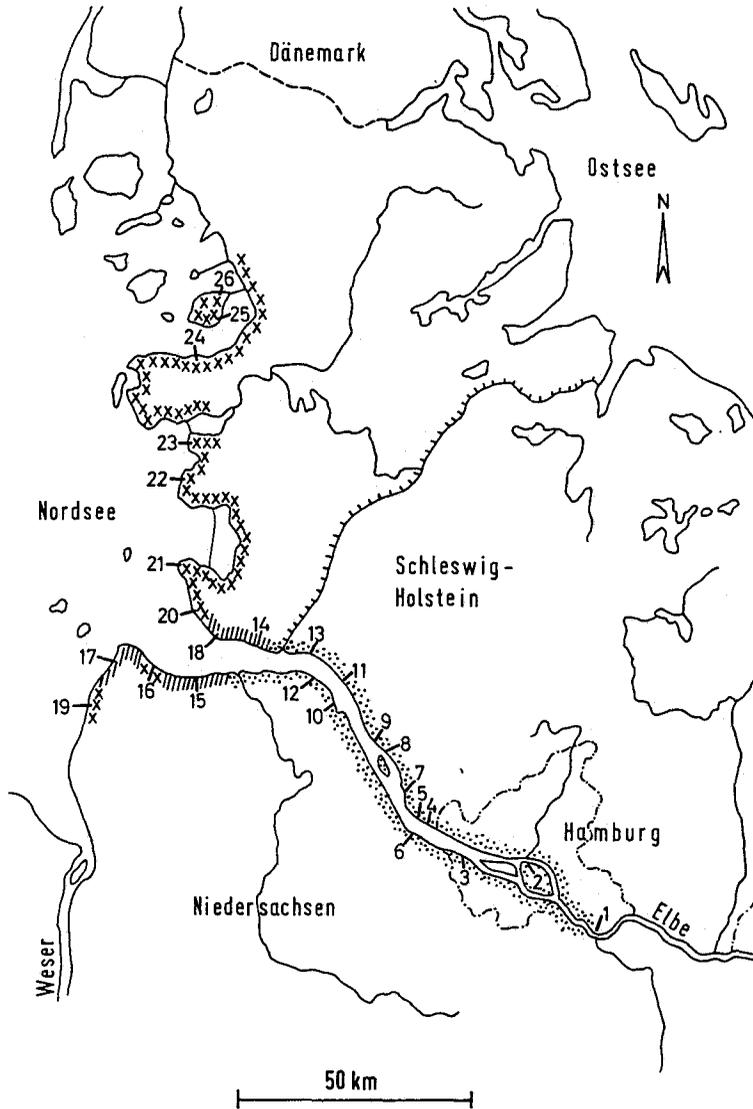


Abb. 1. Lage der Untersuchungsgebiete 1–26 und horizontale Abfolge dominierender *Vaucheria*-Arten im oberen Eulitoral der Tide-Elbe und der angrenzenden Küste. 1 = unterhalb Sperrwerk Geesthacht; 2 = Deichsiel Ruschort; 3 = Cranz; 4 = Fähmannssand; 5 = Hetlingen; 6 = Sandhörn; 7 = Hohenhorst; 8 = Kollmar; 9 = Bielenberg; 10 = Krautsand; 11 = Hollerwettern; 12 = Freiburg; 13 = Heideducht; 14 = Mühlenstraßen; 15 = Otterndorf; 16 = Altenbruch; 17 = Sahlenburg; 18 = Neufelderkoog; 19 = Spieka-Neufeld; 20 = Kaiser-Wilhelm-Koog; 21 = Trischendamm; 22 = Sommerkoog; 23 = Wesselburenkoog; 24 = Norderheverkoog; 25 = Süderhafen (Nordstrand); 26 = Pohnshalligkoog (Nordstrand). Limnische Zone: 1–10; Brackwasserzone: 11–21; euhalines Küstengebiet: 22–26. xxxxx = *V. velutina* und *V. subsimplex*; ///// = *V. compacta*-var. *compacta*; = *V. compacta* var. *dulcis*

terrestrisch und sind mit Rhizoiden in ihrem Substrat verankert. *Vaucheria*-Arten wachsen auf schluffigem, sandigem oder tonigem Untergrund, sowohl auf dem nackten Schlick- oder Sandwatt als auch zwischen den Makrophyten der amphibischen oder terrestrischen Ufervegetation. Nur in Stillgewässern des Vordeichlandes kommen sie als Metaphyten ohne Bodenkontakt zwischen anderen Fadenalgen oder submersen Makrophyten vor.

METHODEN

Entnahme und weitere Verarbeitung der Proben

Teile von terrestrischen und amphibischen *Vaucheria*-Rasen wurden noch am Probenort vorsichtig von ihrem Substrat befreit und in Petrischalen in das Labor gebracht; aquatische *Vaucheria*-Watten wurden in Gefäßen mit Standortwasser transportiert. Da die gesammelten Vaucherien meist steril waren und somit nicht bis zur Art bestimmt werden konnten, mußten sie für unsere Untersuchungen erst sexualisiert werden (Behre, 1961; Simons & Vroman, 1968; Rieth, 1980). Hierzu wurden auf einfache Weise Submerskulturen der von Bodenpartikeln und Begleitorganismen weitgehend gereinigten *Vaucheria*-Fäden mit filtriertem Standortwasser oder bei limnischen Arten mit Wasser aus Tiefbrunnen der Lüneburger Heide angelegt. Die Algen wurden unter Langtagbedingungen (16 h Licht, 8 h Dunkelheit) bei 12 °C gehalten. Als Lichtquelle dienten Leuchtstoffröhren der Lichtfarbe Universalweiß, die eingestrahlte Photonenfluenzrate betrug 50–60 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Nach ungefähr einer Woche traten an den ursprünglich sterilen *Vaucheria*-Fäden Antheridien und Oogonien auf. In älteren Rohkulturen wurden gelegentlich zunächst übersehene Arten entdeckt. Für taxonomische Zwecke ist es nicht notwendig, Reinkulturen anzulegen. Die Submerskultur bewährte sich auch für terrestrisch lebende Arten, während bei Kultur in feuchter Kammer die Fäden während der Präparation meist kollabierten (Rieth, 1980).

Sämtliche für die Bestimmung der Arten notwendigen Größenmessungen wurden an lebendem Material vorgenommen. Das Belegmaterial wurde mit folgendem Gemisch, das sich gut bewährt hat, fixiert: 10 Volumteile 35%iges Formaldehyd, 5 Volumteile Eisessig, 85 Volumteile 50%iges Äthanol (Gerlach, 1969). Die Aufbewahrung des fixierten Materials erfolgt in 70%igem Äthanol.

Wasseruntersuchungen

Bei den Probennahmen wurden folgende Parameter des Standortwassers gemessen: Luft- und Wassertemperatur (Methode: Quecksilberthermometer mit 0,1 °C Einteilung), pH (Methode: elektrometrisch mit Einstabelektrode von WTM), Sauerstoffgehalt (Methode: Winkler-Titration), elektrische Leitfähigkeit bei 20 °C (Methode: Leitfähigkeitselektrode von WTW), Carbonathärte (Methode: acidometrische Titration gegen Mischindikator), Gesamthärte (Summe Erdalkalien, Methode: komplexometrische Titration mit Titriplex III gegen Mischindikator).

Bodenuntersuchungen

Von jeder Probenstelle wurden Bodenproben entnommen; in der Gezeitenzone erfolgte die Probennahme bei Niedrigwasser. Die Bodenart wurde nach Scheffer & Schachtschnabel (1979), der pH des Bodens nach Brückner & Kalusche (1976), die elektrische Leitfähigkeit des Bodenwassers nach Schlichting & Blume (1966) bestimmt. Die Leitfähigkeitswerte wurden auf 20 °C bezogen.

Bearbeitung der höheren Pflanzen

An sämtlichen Beprobungsstellen wurde die Vegetation der höheren Pflanzen aufgenommen. Die Makrophytenvegetation der Tide-Elbe ist von Kötter (1961), Hörger (1986) und Raabe (1986) zusammenhängend pflanzensoziologisch dargestellt worden. Spezielle Aspekte hat von Weihe (1980) untersucht. Außer den Publikationen der genannten Autoren wurden die zusammenfassenden Werke von Runge (1980) sowie Ellenberg (1982) herangezogen. Die ökologische Amplitude der *Vaucheria*-Arten ist generell breiter als die der begleitenden Makrophyten (Polderman, 1974, 1979). Unsere Hinweise auf die Vergesellschaftung der *Vaucheria*-Arten mit Makrophyten beschränken sich meist auf die Angabe der Vegetationsverbände.

In der limnischen, oligo- und mesohalinen Zone der Tide-Elbe fanden sich *Vaucheria*-Arten in folgenden Pflanzengesellschaften (angeordnet vom Deichfuß bis zur Gezeitenzone hinunter): Weidelgras-Kammgras-Weiden (*Cynosurion cristati*), Weidenauen (*Salicion albae*), Zweizahnfluren (*Bidention tripartitae*), Hochstaudenrieder (*Calystegion*), Süßröhrichte (*Phragmition*), Brackröhrichte (*Bolboschoenion maritimi*). (Die gebräuchliche Bezeichnung Brackröhricht ist unglücklich gewählt, denn es findet sich nicht nur in der Brackwasserzone, sondern auch in der limnischen Zone des Elbeästuars; vgl. Hörger, 1986).

In der poly- und euhalinen Zone kommen *Vaucheria*-Arten in den folgenden Pflanzengesellschaften (angeordnet vom Supralitoral nach unten) vor: Strandnelkenrasen (*Armerion maritimae*, nicht bearbeitet), Andelrasen (*Puccinellion maritimae*), Quellerwatt-Gesellschaften (*Salicornion strictae*), Schlickgras-Gesellschaften (*Spartinetum townsendii*).

ERGEBNISSE

Meßwerte von Wasser- und Bodenproben

Die Messungen wurden überwiegend bei Niedrigwasser durchgeführt, weil gleichzeitig Wasserproben, Bodenproben und Algen gesammelt werden sollten. Die Messwerte zeigen deshalb die für Niedrigwasserstände typischen Verhältnisse an den Beprobungsstellen an, das gilt insbesondere für die elektrische Leitfähigkeit des Wassers als Maß für den Gesamtionenengehalt. Dieser schwankt insbesondere in der mesohalinen Zone im Tide-Rhythmus stark und verschiebt sich darüber hinaus mit der Änderung des Oberwasserabflusses drastisch (ARGE Elbe, 1984). Die im Wasser von *Vaucheria*-Standorten gemessenen pH-Werte liegen zwischen 7,1 und 9,0, die im Boden des Eu- und Supralitorals gemessenen Werte zwischen 6,0 und 8,1. Zwischen den Probenstellen Otterndorf und Altenbruch steigt die elektrische Leitfähigkeit des Elbwassers stark an

(vgl. ARGE Elbe, 1984). Der Wechsel von Süßwasser zu Brackwasser ist mit auffälligen Veränderungen in der Algenvegetation verknüpft. *Vaucheria*-Arten besiedeln überwiegend Böden mit einem mehr oder minder hohen Schluffanteil, nur an wenigen Stellen (Bielenberg, Krautsand) findet man ausgedehnte *Vaucheria*-Rasen auch auf reinen Sandböden.

Bemerkungen zu den gefundenen Arten

Die Bestimmung der *Vaucheria* erfolgte nach Blum (1972); Christensen (1987); Heering (1907, 1921); Rieth (1980) und Simons (1977).

In der Nomenklatur der *Vaucheria*-Arten folgen wir überwiegend Christensen (1952, 1986, 1987) unter Angabe häufig gebrauchter Synonyme.

Sektion *Woroninia* Solms-Laubach

(1) *Vaucheria velutina*. C. Agardh 1824 (syn. *V. thuretti* Woronin 1869). (Abb. 2). Vorkommen: Gemein an poly- und euhalinen Standorten, meist zusammen mit *V. subsimplex* dicht unterhalb der MHW-Linie auf schluffigen Böden im Quellerwatt, in Schlickgras-Gesellschaften und in Andelrasen.

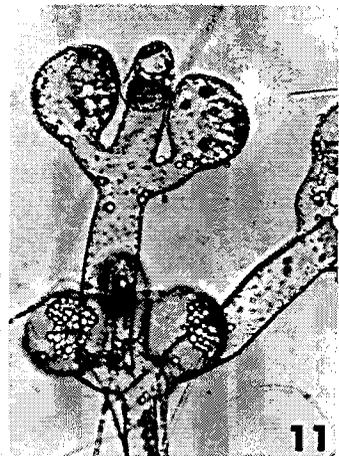
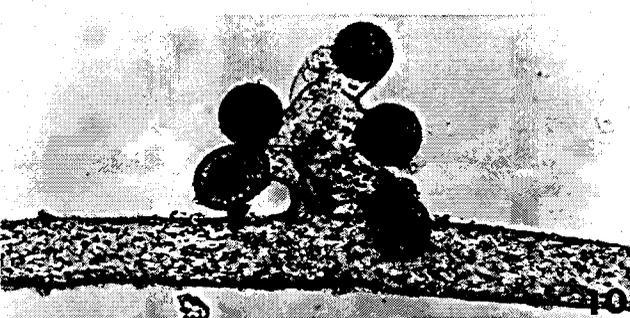
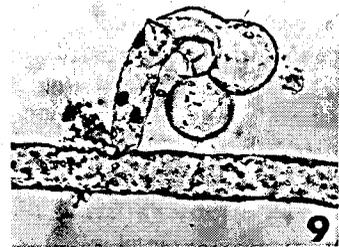
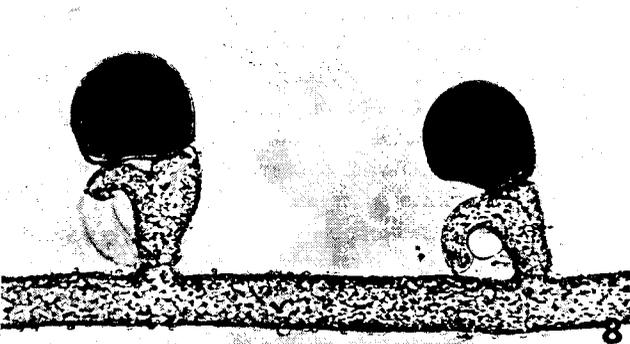
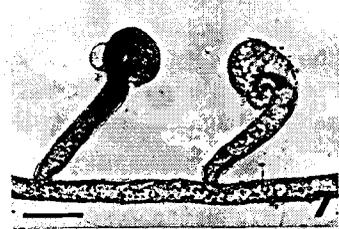
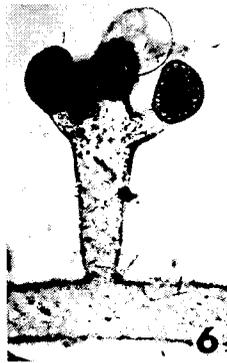
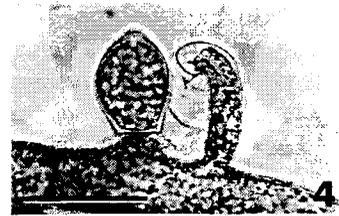
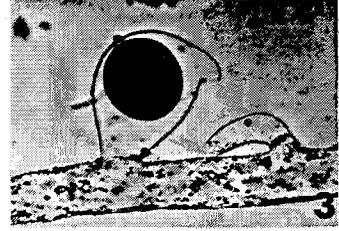
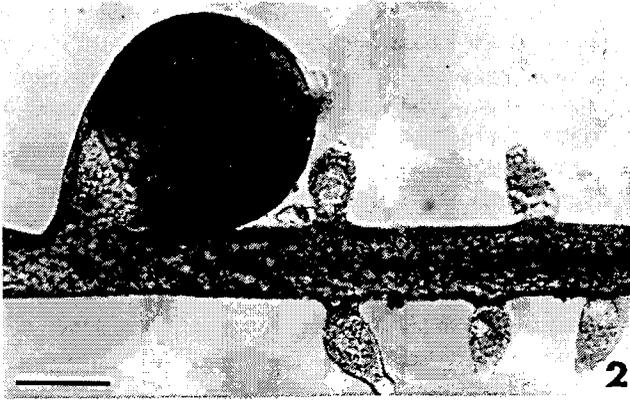
Sektion *Tubuligerae* Walz 1866

(2) *Vaucheria aversa* Hassall 1843 (Abb. 3). Vorkommen: Nur im Deichvorland oberhalb und unterhalb des Sperrwerkes Geesthacht auf feuchter Erde gefunden, kommt zusammen mit *V. geminata*, *V. taylorii*, *V. bursata* und *V. prona* auf Sand und schluffigem Sand in Süßröhricht-Beständen vor. Fruchtet Juni und Juli.

Sektion *Corniculatae* Walz 1866, Subsektion *Sessiles* Walz

(3) *Vaucheria bursata* (O. F. Müller) C. Agardh 1812 (syn. *V. sessilis* [Vaucher] DC. 1805). (Abb. 4). Es existieren Populationen unterschiedlicher Ausmaße. Der Thallusfa-

Abb. 2. *Vaucheria velutina*. Junges Oogon und 5 unreife Antheridien direkt dem Hauptfaden ansitzend. Maßstab = 100 µm, gilt auch für Abb. 3, 5, 6, 8–11. – Abb. 3. *Vaucheria aversa*. Geschnäbeltes Oogon mit Zygote, die es nicht ganz ausfüllt, und ein gekrümmtes, entleertes Antheridium, beide dem Hauptfaden direkt ansitzend. – Abb. 4. *Vaucheria bursata*. Aufrechtes, dem Hauptfaden direkt ansitzendes Oogon neben einem gekrümmten, entleerten Antheridium. Maßstab = 100 µm. – Abb. 5. *Vaucheria geminata*. Das Antheridium überragt die beiden symmetrisch angeordneten Oogonien ein wenig. Fruchttast an der Ansatzstelle der Oogonien nicht angeschwollen. – Abb. 6. *Vaucheria taylorii*. Das gekrümmte Antheridium überragt die 4 wirtelig angeordneten Oogonien deutlich. Fruchttast an der Ansatzstelle der Oogonien angeschwollen. – Abb. 7. *Vaucheria erythrospora*. Junge Fruchttäste. Auf einem leicht gekrümmten Fruchttiel sitzt oberhalb des stark eingerollten Antheridiums ein leicht überhängendes Oogonium. (Reife Zygoten sind rotbraun gefärbt) Maßstab = 100 µm. – Abb. 8. *Vaucheria frigida*. Überhängendes Oogon und eingerolltes Antheridium liegen in einer Ebene übereinander. – Abb. 9. *Vaucheria prona*. Zwei junge überhängende Oogonien schließen im Winkel zwischen sich ein stark eingerolltes Oogonium ein. – Abb. 10. *Vaucheria racemosa*. Oogonien im unteren Teil des Fruchttastes zweizeilig angeordnet. – Abb. 11. *Vaucheria canalicularis*. Junges Stadium. Zwischen den beiden aufrechten Oogonien das gekrümmte, kissenförmig ausgebildete, mit zwei seitlichen Entleerungsporen versehene Antheridium



dendurchmesser einer Population auf feuchter Erde oberhalb des Sperrwerkes Geesthacht betrug 23-37-53 μm , der einer aquatisch lebenden Population aus der Bille, einem rechten Nebenfluß der Elbe bei Hamburg, 69-86-115 μm . Beide Populationen zeigten Gaußsche Normalverteilung der gemessenen Werte. Rieth (1980) vermutet, daß *V. bursata* eine Sammelart darstellt. Häufig wurden Gallen des Rotators *Proales werneckii* beobachtet. Vorkommen: Im Gebiet weit verbreitet, sowohl amphibisch als terrestrisch lebend in der limnischen und oligohalinen Zone der Tide-Elbe, verschwindet von amphibischen Standorten bei Leitfähigkeiten des Wassers größer als 3000 $\mu\text{S cm}^{-1}$. Auf unterschiedlichsten Substraten (Sand, sandiger Lehm) vom Brackröhricht bis zur Weidelgras-Kammgras-Weide vorkommend.

(4) *Vaucheria erythrospora* Christensen 1956 (Abb. 7). Vorkommen: Terrestrisch auf leicht salzhaltigem, lehmigem Sand in der Weidelgras-Kammgras-Weide bei Freiburg und amphibisch auf schluffigem, stark salzhaltigem Boden im Andelrasen bei Norderheverkoog.

Subsektion Racemosae Walz

(5) *Vaucheria geminata* (Vaucher) DC. 1805 (Abb. 5). Vorkommen: Bevorzugt die limnische und oligohaline Zone des Elbe-Ästuars. Amphibisch lebend kommt sie im Süßröhricht und in Hochstaudenriedern vor, terrestrisch in den Zweizahnfluren und in der Weidelgras-Kammgras-Weide auf sandigem Lehm.

(6) *Vaucheria taylorii* Blum 1971 (Abb. 6). Vorkommen: Ebenso wie *V. geminata*, mit der sie häufig zusammen vorkommt, sowohl amphibisch als terrestrisch in der limnischen und oligohalinen Zone, besonders häufig im Hochstaudenried.

(7) *Vaucheria verticillata* Meneghini sensu Kützing 1856 (ohne Abb.). Vorkommen: Aquatisch in der limnischen Zone des Elbe-Ästuars, in Binnendeichgräben der Hamburger Vier- und Marschlande sowie terrestrisch an Grabenrändern im Alten Land.

Rieth (1980) bezweifelt, daß *V. taylorii* und *V. verticillata* als eigene Arten aufzufassen sind und möchte sie lieber als Varietäten zu *V. geminata* stellen. Unser Material zeigt ebenfalls zahlreiche Übergangsformen hinsichtlich der Höhe des Antheridienscheitels, der Zahl der Oogonien und der Dicke des Oogonienwirtelknotens.

(8) *Vaucheria frigida* (Roth) C. Agardh 1824 (syn. *V. terrestris* sensu Götz 1897) (Abb. 8). Vorkommen: Lebt zumeist terrestrisch auf sandigem bis lehmigem Boden im Supralitoral und in der Sturmflutzone des limnischen und oligohalinen Bereichs der Tide-Elbe.

Bei Bielenberg und Krautsand wurde *V. frigida* auch amphibisch im Süßröhricht und im Hochstaudenried gefunden.

(9) *Vaucheria prona* Christensen 1970 (syn. *V. hamata* sensu Götz 1897) (Abb. 9). Vorkommen: Besiedelt in der limnischen und oligohalinen Zone des Elbe-Ästuars amphibisch lebend Süßröhrichte und Hochstaudenrieder, lebt jedoch auch terrestrisch in den Zweizahnfluren des Supralitorals und in der Weidelgras-Kammgras-Vegetation der Sturmflutzone.

(10) *Vaucheria racemosa* (Vaucher) DC. 1805 (syn. *V. walzi* Rothert 1896) (Abb. 10). Vorkommen: In der limnischen und oligohalinen Zone des Elbe-Ästuars, amphibisch in Hochstaudenriedern und terrestrisch in den Zweizahnfluren, kleine Rasen auf meist sandigem Boden bildend. Terrestrisch lebende Populationen findet man bei höheren Leitfähigkeiten als amphibisch lebende.

Sektion Anomalae Hansgirg 1886

(11) *Vaucheria canalicularis* (L.) Christensen 1968 (syn. *V. woroniniana* Heering 1907) (Abb. 11). Vorkommen: Die Art kommt im Eulitoral und Supralitoral der limnischen und oligohalinen Zone des Elbe-Ästuars in Süßröhrichten, den Hochstaudenriedern und den Zweizahnfluren vor, meist auf sandhaltigem Untergrund.

(12) *Vaucheria cruciata* (Vaucher) DC. 1805 (syn. *V. debaryana* Woronin 1880) (Abb. 12). Vorkommen: Amphibisch in Hochstaudenfluren und terrestrisch in den Zweizahnfluren der limnischen Zone zwischen Bielenberg und Krautsand.

Sektion Androphoreae Nordstedt 1879

(13) *Vaucheria synandra* Woronin 1869 (Abb. 14). Vorkommen: Die Art bildet in der unteren oligohalinen Zone bei Heideducht und in der mesohalinen Zone bei Otterndorf im mit Salzwiesen-Elementen durchsetzten Brackröhricht großflächige dichte Rasen, lebt auch im Andelrasen und terrestrisch in der Weidelgras-Kammgras-Weide der Sturmflutzone.

Sektion Piloboloideae Walz 1866

(14) *Vaucheria medusa* Christensen 1952 (Abb. 13). Vorkommen: Die Alge wurde nur in der limnischen Zone des Elbe-Ästuars bei Sandhörn und Krautsand gefunden, wo sie amphibisch im Brack- und Süßröhricht im Hochstaudenried sowie terrestrisch in den Zweizahnfluren lebt. Zumeist auf Schluff und schluffigem Sand.

(15) *Vaucheria intermedia* Nordstedt 1879 (ohne Abb.). Vorkommen: In der polyhalinen Zone (Kaiser-Wilhelm-Koog) des Elbe-Ästuars und im euhalinen Küstenbereich (Pohnshallig-Koog) auf Schlick im Andelrasen.

(16) *Vaucheria litorea* C. Agardh 1823 (Abb. 15). Vorkommen: Die Art wurde nur im Deichvorland des Neufelder Koogs (mesohaline Zone des Ästuars) auf schluffigem Boden oberhalb der MHW-Linie im Andelrasen gefunden.

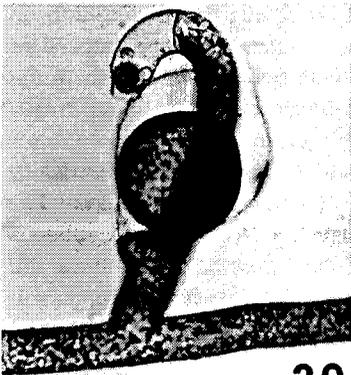
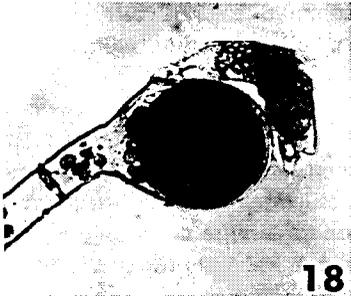
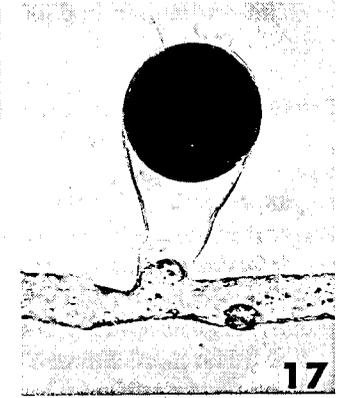
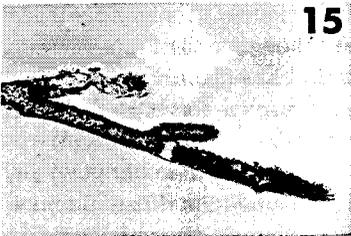
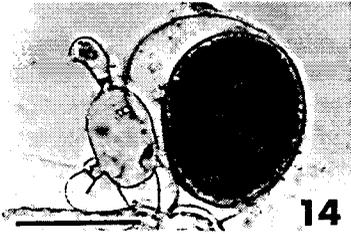
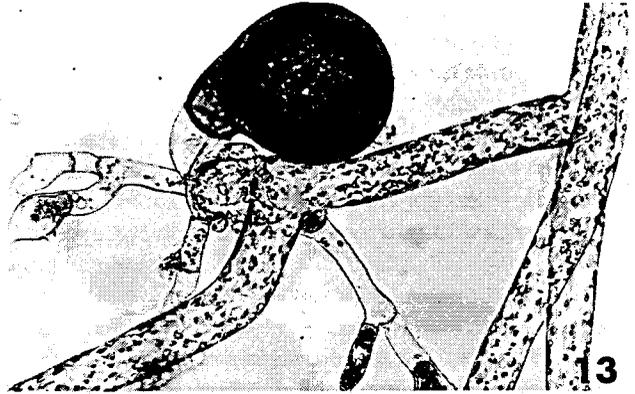
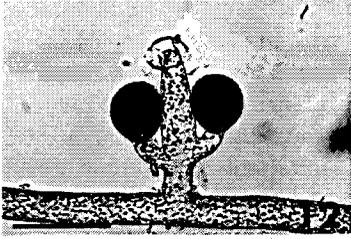
In unserem Material fanden wir nur männliche Thalli.

(17) *Vaucheria compacta* (Collins) Collins ex Taylor 1937 (Abb. 16, 17, 19, 21). Vorkommen: *V. compacta* ist in der Gezeitenzone des gesamten Elbe-Ästuars die dominierende *Vaucheria*-Art, kommt jedoch auch außerhalb des Tide-Einflusses vor (Krautsand; Abb. 28). Sie bildet besonders im Sommer und im Herbst oft ausgedehnte, dichte, filzige Bestände auf meist schluffigem Boden. Mit ihren Rhizoiden trägt die Alge zur Befestigung und Aufhöhung des Bodens bei (Abb. 30).

Besonders ausgedehnte Bestände finden sich wasserseitig der Brackröhrichte, in lückig ausgebildeten Brackröhrichtern und Süßröhrichtern.

Die in der limnischen und oligohalinen Zone des Ästuars dominierende var. *dulcis* wird in der mesohalinen Zone abgelöst durch die var. *compacta*, einer typischen Brackwasserform (Abb. 1).

(18) *Vaucheria subsimplex* Crouan et Crouan 1867 (syn. *V. sphaerospora* Nordstedt 1878) (Abb. 18). Vorkommen: Gefunden an allen Probenstellen in der meso- und polyhalinen Brackwasserzone sowie im euhalinen Bereich der Küste. Die Alge bildet im oberen Eulitoral zusammen mit *V. velutina* kleine Rasen in Schlickgras-Gesellschaften, im Queller-Watt und im Andelrasen, besonders am Rande von Entwässerungsgräben, auf sandigem oder lehmigem Schluff (Abb. 24).



14

15

18

20

13

16

17

19

21



Sektion Pseudoanomalae Jao et Ley 1947

(19) *Vaucheria vipera* Blum 1960 (Abb. 20). Vorkommen: Die halophile Art findet sich vereinzelt zusammen mit *V. velutina* und *V. subsimplex* im Quellerwatt und in Schlickgras-Gesellschaften der Untersuchungsgebiete Sommerkoog und Pohnshalligkoog (Nordstrand), besonders an den Rändern von Entwässerungsgräben und auf Schlickflächen. Selten. Nach unserer Kenntnis Erstfund für Deutschland.

Horizontale Verbreitung der *Vaucheria*-Arten

Die im Untersuchungsgebiet vorkommenden *Vaucheria*-Arten weisen horizontal eine abgestufte Verbreitung auf. Deutliche Grenzen des Vorkommens einzelner Arten liegen bei Heideducht (Stromkilometer der Elbe 688) und bei Neufelderkoog (Stromkilometer 710) auf dem schleswig-holsteinischen Ufer sowie bei Otterndorf (Ostemündung Stromkilometer 708) und Spieka-Neufeld auf niedersächsischer Seite.

Die Amplitude des Vorkommens amphibischer *Vaucheria*-Arten im Salzgradienten der Tide-Elbe (Abb. 22, 23) läßt sich aus den gemessenen Werten der elektrischen Leitfähigkeit ersehen (1300 $\mu\text{S cm}^{-1}$ bei 20 °C entspricht im meso-, poly- und euhalinen Bereich ungefähr 1 ‰ Salinität). Die Werte des Bodenwassers sind an einem gegebenen Ort generell niedriger als die des Elbwassers. Dies ist wahrscheinlich eine Folge des Eindringens von ionenärmerem Oberflächen- oder Grundwasser während der Niedrigwasserzeiten, zu denen die Probenentnahme erfolgte.

Auf die limnische und oligohaline Zone der Tide-Elbe beschränkt sind die Arten *V. aversa*, *V. bursata*, *V. geminata*, *V. taylorii*, *V. verticillata*, *V. frigida*, *V. prona*, *V. racemosa*, *V. canalicularis*, *V. cruciata*, *V. medusa*, die bei Leitfähigkeiten des Elbwassers zwischen ca. 1000 und 1600 $\mu\text{S cm}^{-1}$ (bezogen auf 20 °C) an amphibischen Stand-

Abb. 12. *Vaucheria cruciata*. Zwei aufrechte, nahezu kugelige Oogonien vom Antheridialast deutlich überragt. Das Antheridium ist nicht gekrümmt, kissenförmig ausgebildet und besitzt insgesamt zwei seitliche Entleerungsporen. Maßstab = 100 μm gilt auch für Abb. 13, 15–20. – Abb. 13. *Vaucheria medusa*. Neben dem Oogonium entspringen aus einem Androphor mehrere verzweigte Fäden, die terminal mit einer Begrenzungszelle versehene Antheridien tragen. Diese besitzen außer der terminalen auch eine seitliche Entleerungsöffnung. – Abb. 14. *Vaucheria synandra*. In der Nähe des Oogons entspringt ein Androphor, das mehrere hakenförmige Antheridien trägt. Maßstab = 100 μm . – Abb. 15. *Vaucheria litorea*. Männlicher Faden der diözischen Art mit sympodial angeordneten Antheridien, die außer der terminalen mehrere seitliche Entleerungsporen besitzen. – Abb. 16. *Vaucheria compacta* var. *dulcis*. Aplanospore. – Abb. 17. *Vaucheria compacta* var. *dulcis*. Weiblicher Faden der diözischen Art mit Oogonium. Die Oospore füllt das Oogonium nicht aus. – Abb. 18. *Vaucheria subsimplex*. Oogonium und Antheridium mit Begrenzungszelle. Antheridium mit einem terminalen Entleerungsporus und mehreren seitlichen Entleerungsporen. – Abb. 19. *Vaucheria compacta* var. *compacta*. Männlicher Faden mit sympodial angeordneten Antheridien, deren jedes außer einem terminalen Entleerungsporus mehrere seitliche Entleerungsporen aufweist. – Abb. 20. *Vaucheria vipera*. Die Oospore füllt das Oogonium nicht aus. Der Antheridialast ist gebogen und auffällig lang. – Abb. 21. *Vaucheria compacta* var. *dulcis*. Männlicher Faden mit Antheridien, die monopodial angeordnet sind. Außer einem terminalen besitzen sie noch meist einen lateralen Entleerungsporus. Maßstab = 100 μm



Abb. 22. Ökologische Amplitude von *Vaucheria*-Arten bezüglich der elektrischen Leitfähigkeit des Elbe-Wassers, bezogen auf 20°C. ● = nur eine Messung

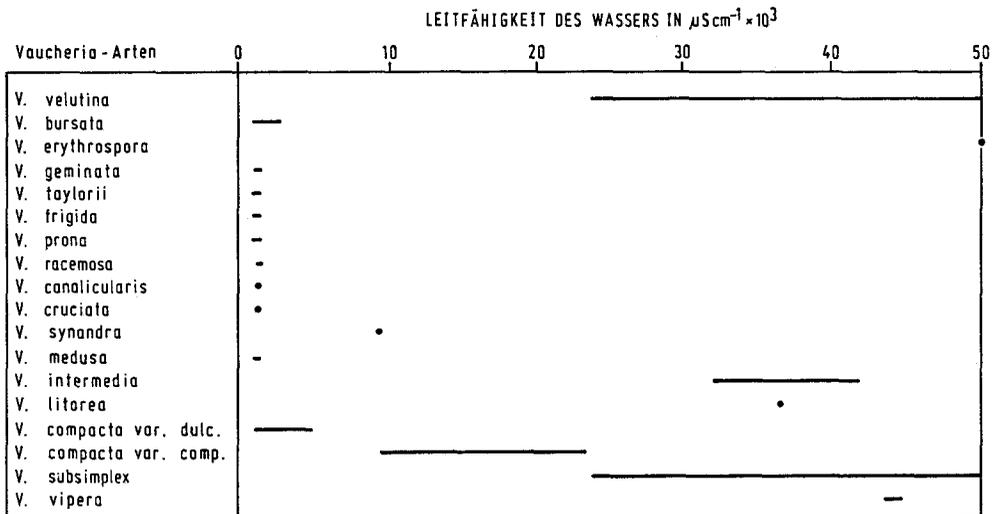


Abb. 23. Ökologische Amplitude von *Vaucheria*-Arten bezüglich der elektrischen Leitfähigkeit des Bodenwassers, bezogen auf 20°C. ● = nur eine Messung

orten auftreten. Die schon am Stauwehr Geesthacht, dem oberen Ende der limnischen Zone der Tide-Elbe, anzutreffende hohe Leitfähigkeit des Wassers um $1000 \mu\text{S cm}^{-1}$ ist auf den Eintrag von Montansalzen in der DDR zurückzuführen (ARGE Elbe, 1984). Die Leitfähigkeit des Bodenwassers bewegt sich bei den oben genannten Arten des Süßwassers zwischen ca. 700 und $5800 \mu\text{S cm}^{-1}$. Eine Ausnahme macht *V. compacta var. dulcis*,

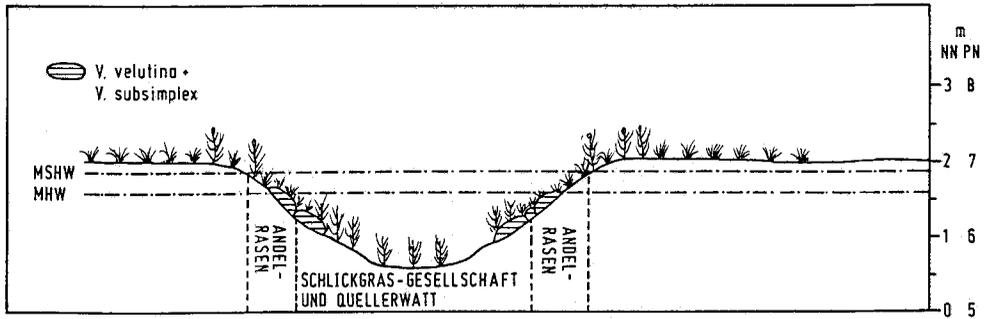


Abb. 24. Vorkommen von *Vaucheria velutina* und *V. subsimplex* in bezug zu MHW-Linie und Makrophytengesellschaften im Untersuchungsgebiet Süderhafen (euhaline Zone). MHW = Mittelhochwasser, MSHW = Mittleres Springhochwasser, NN = Normalnull, PN = Pegelnul

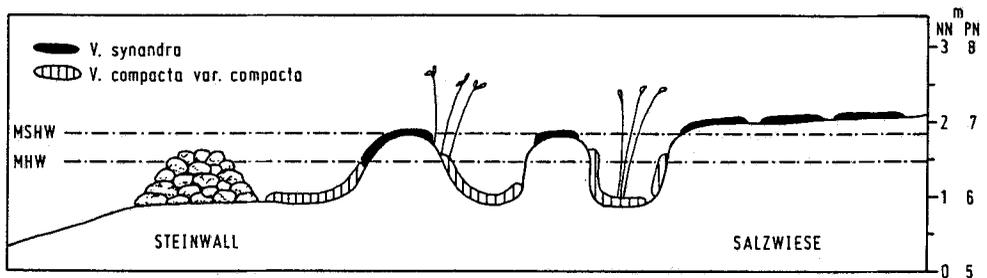
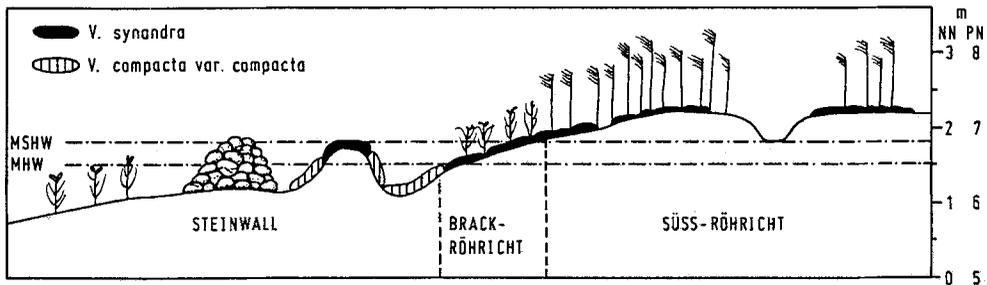


Abb. 25 und 26. Vorkommen von *Vaucheria synandra* und *V. compacta* var. *compacta* in bezug zu MHW-Linie und zu den Makrophytengesellschaften im Untersuchungsgebiet Otterndorf (mesohaline Zone)

die höhere Salzgehalte verträgt und bei Leitfähigkeiten des Wassers bis zu ca. $3000 \mu\text{S cm}^{-1}$ und solchen des Bodenwassers bis zu $7200 \mu\text{S cm}^{-1}$ vorkommt.

Dominierende Art in der mesohalinen Zone des Brackwassers ist *Vaucheria compacta* var. *compacta*, die bei Leitfähigkeiten des Wassers zwischen 9700 und $23700 \mu\text{S cm}^{-1}$ gefunden wurde. Die ökologische Amplitude dieser Alge bezüglich der Leitfähigkeit des Bodenwassers ist wesentlich größer. Sie liegt zwischen 5300 und $34400 \mu\text{S cm}^{-1}$. Weitere *Vaucheria*-Arten der mesohalinen Zone sind *V. synandra* und *V. litorea* mit derselben Tendenz hinsichtlich der Leitfähigkeit des Wassers und des Bodenwassers.

In der polyhalinen und euhalinen Zone bilden *V. velutina* und *V. subsimplex*

zusammen ausgedehnte Watten, zuweilen begleitet von der seltenen *V. vipera*. Im selben Gebiet findet man *V. intermedia*, die oft zusammen mit *V. subsimplex* auftritt. Die Leitfähigkeit des Wassers an den Standorten dieser Artengruppe liegt zwischen 23 700 und 52 400 $\mu\text{S cm}^{-1}$, die des Bodenwassers beträgt 11 500 bis 39 200 $\mu\text{S cm}^{-1}$, erreicht also nicht die hohen Werte des Standortwassers.

Im oberen Eulitoral der Tide-Elbe und der angrenzenden Küstengebiete ist die folgende Vertikalzonierung dominierender *Vaucheria*-Arten nachweisbar: von der Staustufe Geesthacht, dem oberen Ende der Tide-Elbe, bis zum unteren Ende der oligohalinen Zone ist *V. compacta* var. *dulcis* beherrschend. Sie wird im Salzgradienten abgelöst durch *V. compacta* var. *compacta*, deren Vorkommen auf die mesohaline Zone beschränkt ist. Im polyhalinen Bereich wird diese Art ersetzt durch die gemeinsam vorkommenden Arten *V. velutina* und *V. subsimplex* (Abb. 1).

Vertikale Verbreitung von *Vaucheria*-Arten

Die vertikale Verbreitung der *Vaucheria*-Arten kann am besten in Beziehung zur Linie des mittleren Hochwassers (MHW) gesetzt werden. Diese Linie bildet für viele Arten nach oben bzw. nach unten eine deutliche Vegetationsgrenze (Tab. 1). Großflächiges, massenhaftes Vorkommen von *Vaucheria*-Arten findet man nur unterhalb der MHW-Linie. Der Tidenhub (DHI, 1985) beträgt auf Nordstrand 3,3 m, bei Cuxhaven 3,0 m, bei Krautsand 2,8 m, bei Drennhaus (ca. 4 km unterhalb der Staustufe Geesthacht) nur 2,2 m, doch wird wohl als Folge der hohen Attenuation des Lichtes im trüben Elbwasser nur das obere Eulitoral von *Vaucheria*-Arten besiedelt. Von den dominierenden Arten in der Tide-Elbe (Abb. 1) und den angrenzenden Küsten geht *V. compacta* var. *dulcis*, die in der limnischen und oligohalinen Zone vegetationsbestimmend ist, bis auf 1,7 m unter MHW (das entspricht einer mittleren Überflutungsdauer pro Tidezyklus bis zu 6,7 h), gefolgt von *V. compacta* var. *compacta*, die in der mesohalinen Zone noch bei 0,6 m unter MHW (mittlere Überflutungsdauer pro Tidezyklus bis zu 2,9 h) angetroffen wurde. Die in der poly- und euhalinen Zone codominanten Arten *V. velutina* und *V. subsimplex* wurden nur bis 0,4 m unter MHW (mittlere Überflutungsdauer bis zu 3 h) gefunden. Für alle genannten Taxa liegt die Obergrenze der Verbreitung an oder kurz oberhalb der MHW-Linie, doch ist ihr Vorkommen nicht unbedingt an den Tideneinfluß gebunden, wie für *V. compacta* var. *dulcis* (Krautsand, Abb. 28) gezeigt werden kann, wenngleich dies als Ausnahme betrachtet werden muß.

Die meisten *Vaucheria*-Arten des Eulitorals findet man, wenn auch nicht vegetationsbestimmend, zwischen der MHW- und MSHW-Linie; einige Arten wie *V. bursata*, *V. erythrospora*, *V. geminata*, *V. taylorii*, *V. frigida* und *V. synandra* steigen auf bis in die Sturmflutzone und besiedeln dort terrestrische Standorte auf feuchtem Boden.

Vergesellschaftung der *Vaucheria*-Arten mit Makrophyten

Das in den vorhergehenden Kapiteln entworfene Bild von der horizontalen und vertikalen Verbreitung der *Vaucheria*-Arten im Untersuchungsgebiet läßt den Schluß zu, daß eine Zuordnung bestimmter *Vaucheria*-Arten zu einer bestimmten Makrophyten-Assoziation nicht möglich sein wird. Die ökologische Amplitude des Vorkommens von

Tabelle 1. Vertikale Verbreitung einiger *Vaucheria*-Arten an ausgewählten Standorten (vgl. Abb. 24-28). Die maximale mittlere Überflutungsdauer pro Tidezyklus der *Vaucheria*-Bestände wurde errechnet unter Verwendung der mittleren Tidekurven des Gebietes (DHI, 1985)

Art	Untersuchungsgebiet	Mittlerer Tidenhub (m)	MHW gegen NN (m)	Vorkommen von <i>Vaucheria</i>		Pflanzen-gesell-schaften	Maximale mittlere Überflutungsdauer (h) der <i>Vaucheria</i> -Rasen
				bezogen auf NN (m)	bezogen auf MHW (m)		
<i>Vaucheria compacta</i> var. <i>duicis</i>	Krautsand	2,8	1,5	1,4 bis -0,2	-0,1 bis -1,7	Hochstaudenried Süßröhricht	6,7
<i>V. compacta</i> var. <i>duicis</i>	Krautsand	2,8	1,5	1,65 bis 1,45	0,15 bis -0,05	Brackröhricht	0
<i>V. synandra</i>	Otterndorf	3,0	1,5	2,1 bis 1,45	0,6 bis 0,05	Zweizahnflur Salzwiese Süßröhricht	0
<i>V. compacta</i> var. <i>compacta</i>	Otterndorf	3,0	1,5	1,65 bis 0,9	0,15 bis -0,6	Brackröhricht	2,9
<i>V. velutina</i> und <i>V. subsimplex</i>	Süderhafen (auf Nordstrand)	3,3	1,6	1,6 bis 1,2	0,0 bis -0,4	Andelrasen Schlickgras-Ges. Queller-Watt	3

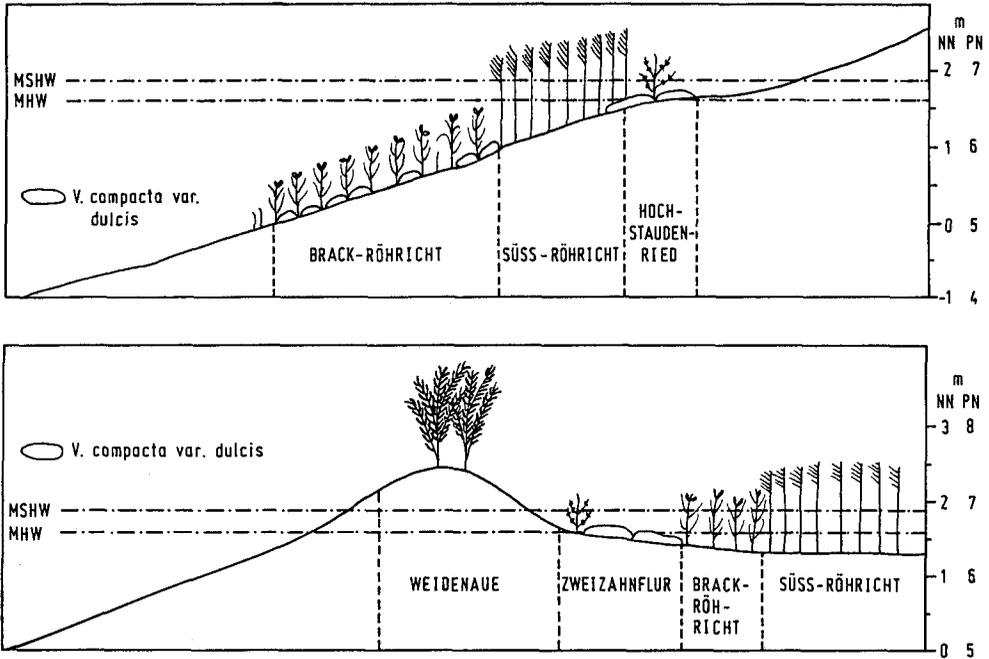


Abb. 27 und 28. Vorkommen von *Vaucheria compacta* var. *dulcis* in Bezug zu MHW-Linie und zu den Makrophytengesellschaften im Untersuchungsgebiet Krautsand. Abb. 28 zeigt eine Situation, bei der *V. compacta* var. *dulcis* bei mittleren Wasserständen dem Gezeiteneinfluß entzogen ist

Vaucheria-Arten	Limnische und oligomixohaline Zone					Polymixo- und euhaline Zone		
	Oberes Eulitoral			Supra-litoral	Sturmflutzone	Oberes Eulitoral		Ob. Eulit. Supralit.
	Brack-Röhricht	SÜß-Röhricht	Hochstaudenried	Zweizahnflur	Weidelgras-Kammgras-Weide	Schlickgras-Gesellschaften	Queller-Watt	Andelrasen
<i>V. velutina</i>								
<i>V. bursata</i>								
<i>V. erythrospora</i>								
<i>V. geminata</i>								
<i>V. taylorii</i>								
<i>V. frigida</i>								
<i>V. prona</i>								
<i>V. racemosa</i>								
<i>V. canalicularis</i>								
<i>V. cruciata</i>								
<i>V. synandra</i>								
<i>V. medusa</i>								
<i>V. intermedia</i>								
<i>V. litorea</i>								
<i>V. compacta</i> var. <i>dulc.</i>								
<i>V. compacta</i> var. <i>comp.</i>								
<i>V. subsimplex</i>								
<i>V. vipera</i>								

Abb 29. Vertikale Verbreitung der *Vaucheria*-Arten in der limnischen und oligohalinen, poly- und euhalinen Zone sowie deren Vergesellschaftung mit Makrophyten

Vaucheria-Arten ist im allgemeinen größer als die höherer Pflanzen, trotzdem lassen sich bestimmte Tendenzen erkennen (Abb. 29).

Ausgedehnte Bestände von *V. compacta* var. *dulcis* und var. *compacta* findet man in Brackröhrichte (Bolboschoenion maritimi) der limnischen, oligo- und mesohalinen Zone, wobei mit zunehmender Salinität Elemente der Salzwiesen (z. B. *Aster tripolium*) hinzutreten. *V. compacta*-Rasen beobachtet man an ruhigen Uferstellen wasserseitig der Brackröhrichte auf Schlick oder schlickigem Sand; bei stärkerer Wellenexposition trifft man sie nur an dessen landseitiger Begrenzung zu Süßröhrichte (Phragmition) hin an. Die Süßröhrichte besiedeln *Vaucheria*-Arten nur an lückigen Stellen oder solange die neuen Austriebe von *Phragmites australis* noch genügend Licht auf den Untergrund fallen lassen. Im Sommer und Herbst ist das Süßröhricht für die Entfaltung der *Vaucheria*-Rasen zu lichtarm. Die in Hochstaudenrieder und die Zweizahnfluren (Bidention tripartitae) eindringenden *Vaucheria*-Arten bilden meist nur lockere, wenig auffällige Überzüge auf feuchtem Boden. In noch stärkerem Maße gilt das für die Weidelgras-Kammgrasweide (*Cynosurion cristati*), wo die hier lebenden *Vaucheria*-Arten zudem leicht unter Feuchtigkeitsmangel leiden. Die Arten *V. prona*, *V. racemosa*, *V. canalicularis*, *V. cruciata*, *V. medusa* und *V. compacta* var. *compacta* überschreiten nur wenig die MHW-Linie nach oben, sind also auf höhere Bodenfeuchte angewiesen als die Arten *V. bursata*, *V. geminata*, *V. taylorii* und *V. frigida*, die bis in die Sturmflutzone aufsteigen.

In der poly- und euhalinen Zone kommen die beiden codominanten *Vaucheria*-Arten *V. velutina* und *V. subsimplex* in der Schlickgras-Gesellschaft (Spartinetum townsendii), dem Queller-Watt (*Salicornion strictae*) und dem Andelrasen (*Puccinellion maritimae*) vor. Als Begleitarten findet man *V. compacta* var. *compacta* in allen drei Makrophyten-Gesellschaften, während die selten vorkommende *V. vipera* auf die Schlickgras-Gesellschaft und das Queller-Watt, *V. erythrospora*, *V. synandra* und *V. intermedia* auf den Andelrasen beschränkt sind. Die Bestände von *Juncus gerardi* (Bottenbinsen-Rasen), in dem auch verschiedene *Vaucheria*-Arten vorkommen (Simons, 1975b), haben wir nicht beprobt.

Weitere die Verbreitung der *Vaucheria*-Arten bestimmende Faktoren

Das bisher gezeichnete Bild von der Verbreitung der *Vaucheria*-Arten in der Tide-Elbe und angrenzenden Küstengebieten wird durch den Einfluß weiterer Faktoren modifiziert. Viele der nachgewiesenen *Vaucheria*-Arten zeigen einen ausgeprägten Jahresgang ihres Vorkommens. So treten die ausgedehnten Bestände von *V. compacta*, *V. velutina* und *V. subsimplex* erst im Juni auf und erreichen im Spätsommer und Herbst ihre größte Dichte und Ausdehnung. Das im Frühjahr gesammelte Material dieser Arten ist steril, erst im Hochsommer werden Oogonien und Antheridien gebildet. Da wir im Winter und zeitigen Frühjahr nicht gesammelt haben, sind uns wahrscheinlich einige Arten wie *V. arcassonensis* und *V. coronata* entgangen, die im Untersuchungsgebiet ebenfalls vorkommen dürften (Simons, 1975b; Polderman, 1979). Von großer Bedeutung für das Vorkommen ist die Art des Substrates. Auf reinem Sand fanden wir nur selten größere *Vaucheria*-Bestände; sie bevorzugten mehr schlickige Sedimente mit hohem Schluff-Anteil, die eine höhere Wasserhaltekapazität als Sand aufweisen. Dies ist besonders dann von Bedeutung, wenn die Standorte über MHW liegen oder wenn im Sommer bei geringem Oberwasserabfluß die MHW-Linie bei Flut nicht mehr erreicht wird.

Andererseits herrscht in Schlicksediment schon in wenigen Millimeter Tiefe Sauerstoffmangel, verbunden mit H₂S-Produktion und Ausfällung von FeS, was aber von *Vaucheria compacta* und weiteren Arten ohne weiteres vertragen wird. *Vaucheria*-Bestände finden sich allgemein nur an solchen Stellen, die geringer oder mäßiger Wind- und Wellenbewegung ausgesetzt sind.

DISKUSSION

Ältere Nachweise von *Vaucheria*-Arten im Untersuchungsgebiet

Heering (1907) erwähnt in seiner Bearbeitung der *Vaucheria*-Arten Schleswig-Holsteins und Hamburgs für die Elbaue das Vorkommen folgender, überwiegend oder ausschließlich im Süßwasser oder terrestrisch lebender Arten (in ihrer Benennung folgen wir Christensen, 1986): *Vaucheria bursata*, *V. geminata*, *V. cruciata*, *V. dichotoma*, nicht jedoch die für die Gezeitenzone im limnischen und mixohalinen Bereich der Elbe typischen Arten. In der Brackwasserzone der Elbe wies Kirchenpauer (1862) *V. litorea* als Bewuchs an Tonnen zur Markierung des Fahrwassers nach. Als Begleitart des Scirpetum maritimi, Subassoziation von *Aster tripolium* gibt Kötter (1961) *V. velutina* ("*Vaucheria* sp., *Thuretii* Wor. ?") an. Zwischen 1945 und 1967 sammelten J. Müller und U. Möller, Hamburg, *Vaucheria* an der Elbe. Die Ergebnisse wurden nicht publiziert. Im Nachlaß von J. Müller, der im Forschungsinstitut Senckenberg aufbewahrt wird, finden sich Angaben zu folgenden Arten: *Vaucheria bursata* (Wedeler Marsch, Elbstrand bei Cranz), *V. geminata* (Bühne der Elbe bei Stromkilometer 573,5 – das ist kurz unterhalb von Lauenburg), *V. prona* (Wedeler Marsch), *V. canalicularis* (Bühne der Elbe bei Stromkilometer 573,5), *V. litorea* (Hafen von Glückstadt), *V. dichotoma* (Graben bei Seester-mühle, binnendeichs). Mollenhauer (1971) erwähnt weitere Fundorte von *V. dichotoma* bei Glückstadt und an der Süderelbe bei Hamburg. In binnendeichs gelegenen Entwässerungsgräben des Alten Landes, westlich von Hamburg, wiesen Caspers & Heckmann (1981) *V. taylorii* nach; Heckmann (1984) fand im Gebiet der Haseldorfer Binnenelbe binnendeichs *V. taylorii* und außendeichs unter Tideeinfluß *V. compacta*, letztere in ausgedehnten dichten Beständen.

In seiner Übersicht über die Algenvegetation der Wattgebiete Nordwesteuropas hat sich Polderman (1979, 1980) auch eingehend mit den von *Vaucheria*-Arten dominierten Algengesellschaften beschäftigt. Er beschreibt aus dem Elbeästuar und der angrenzenden nordfriesischen Küste das "*Vaucheria subsimplex* consocion", "*V. coronata* consocion", "*V. erythrospora* consocion" und "*V. compacta* consocion" und deren Beziehungen zu Makrophytengesellschaften.

In Altwässern der Oberelbe bei Pevestorf (Kreis Lüchow-Dannenberg), also außerhalb des Tideeinflusses, beobachteten Kies & Dworsky (1982) große Bestände von *V. bursata* und *V. taylorii*. Weitere Nachweise von der Ober- und Unterelbe sind uns nicht bekannt.

Von den insgesamt 19 Arten, die in der vorliegenden Untersuchung genannt werden, stellen *V. aversa*, *V. medusa* und *V. vipera* Erstfunde für das Untersuchungsgebiet dar, *V. vipera* ist bisher in Deutschland überhaupt noch nicht gefunden worden.

Zonierung der *Vaucheria*-Arten

Unsere Untersuchungen bestätigten im wesentlichen die von Simons (1975a) für niederländische Ästuare entworfene Zonierung für das Gebiet des Elbe-Ästuars. Simons unterscheidet aufgrund der horizontalen Verbreitung im Salzgradienten und der vertikalen Verbreitung nach der Häufigkeit und Dauer der Überflutung (beziehungsweise des Trockenfallens) sechs ökologische Gruppen von *Vaucheria*-Arten. Die beiden Varietäten von *V. compacta* vereint Simons in seiner Artengruppe 2, während wir aufgrund ihrer unterschiedlichen ökologischen Ansprüche sie getrennten Gruppen zuordnen. Weitere Abweichungen von seinem Schema ergeben sich durch Einbeziehung zusätzlicher Süßwasser-Arten, die Simons nicht erwähnt hat. In der Tide-Elbe können die folgenden ökologischen Gruppen von *Vaucheria*-Arten unterschieden werden.

- Gruppe 1: Arten der euhalinen und polyhalinen Zone des Elbe-Ästuars, im wesentlichen unterhalb der MHW-Linie vorkommend. Dominierende Arten: *V. velutina*, *V. subsimplex*. Begleiter: *V. compacta* var. *compacta*, *V. vipera*. Vergesellschaftung mit Makrophyten: hauptsächlich im Queller-Watt und in der Schlickgras-Gesellschaft, auch im Andelrasen. (Entspricht Gruppe 1 von Simons sowie dem "Vaucheria subsimplex consocion" von Polderman [1979].)
- Gruppe 2: Arten der mesohalinen Zone, im wesentlichen unterhalb der MHW-Linie lebend. Dominierende Art: *V. compacta* var. *compacta*. Begleiter: *V. synandra*, *V. litorea*. Vergesellschaftung mit Makrophyten: hauptsächlich im Brackröhricht und wasserseitig anschließenden Wattflächen. (Entspricht Teilen der Gruppe 2 von Simons sowie Teilen des "Vaucheria compacta consocion" von Polderman [1979].)
- Gruppe 3: Arten der oligohalinen und limnischen Zone soweit der Tideeinfluß reicht, fast stets unterhalb der MHW-Linie vorkommend. Dominierende Art: *V. compacta* var. *dulcis*. Begleiter: *V. prona*, *V. racemosa*, *V. canalicularis*, *V. cruciata*. Vergesellschaftung mit Makrophyten: überwiegend im Brackröhricht und wasserseitig anschließenden Watt, im Hochstaudenried, meidet die im Sommer lichtarmen *Phragmites*-Bestände. (Entspricht Teilen der Gruppe 2 von Simons sowie Teilen des "Vaucheria compacta consocion" von Polderman [1979].)
- Gruppe 4: Arten der eu- und polyhalinen Zone, zwischen der MHW- und MSHW-Linie lebend. Dominierende Art: *V. intermedia*. Vergesellschaftung mit Makrophyten: im Andelrasen. (Entspricht Gruppe 3 von Simons; die von ihm weiterhin genannten Arten *V. arcassonensis*, *V. coronata* und *V. minuta* haben wir nicht gefunden, weil vermutlich zur falschen Jahreszeit gesucht wurde. Polderman [1979] bezeichnet die Algengesellschaft als "Vaucheria coronata consocion".)
- Gruppe 5: Arten der oligohalinen und limnischen Zone, beiderseits der MHW-Linie vorkommend. Keine allgemein dominierende Art: nebeneinander *V. bursata*, *V. geminata*, *V. taylorrii*, *V. frigida*, *V. synandra*. Vergesellschaftung mit Makrophyten: im Süßröhricht, Hochstaudenried, der Zweizahnflur bis in die Weidelgras-Kammgras-Weide vorkommend. (Entspricht der Gruppe 5 von Simons.)
- Gruppe 6: Arten der euhalinen und gesamten Brackwasser-Zone, nur oberhalb der

MHW-Linie bis zum Deichfuß vorkommend. Häufigste Art: *V. erythrospora*. Vergesellschaftung mit Makrophyten: im Andelrasen und in der Weidelgras-Kammgras-Weide gefunden. (Entspricht der Gruppe 4 von Simons sowie dem "Vaucheria erythrospora consocion" von Polderman [1979]).

Gruppe 7: Arten der gesamten Brackwasserzone und limnischen Zone, im Supralitoral und der Sturmflutzone lebend. Häufigste Art: *V. frigida*. Vergesellschaftung mit Makrophyten: im Hochstaudenried und der Weidelgras-Kammgras-Weide. (Entspricht Gruppe 6 von Simons.)

Von den im Untersuchungsgebiet nachgewiesenen Arten sind die folgenden als Süßwasser-Arten einzustufen, die auch die oligohaline Zone besiedeln sowie auf feuchter Erde im Supralitoral leben können: *V. bursata*, *V. geminata*, *V. taylorii*, *V. frigida*, *V. prona*, *V. racemosa*, *V. canalicularis*, *V. cruciata*. Alle anderen sind Arten des Brackwassers im Sinne von den Hartog (1967) sowie Simons (1975a). Letzterer unterscheidet unter den Brackwasserarten eine oligohalobe Gruppe, zu der *V. medusa* gehört, eine oligomesohalobe Gruppe, zu der *V. synandra*, *V. litorea*, *V. compacta* var. *dulcis* und *V. erythrospora* und eine polyhalobe Gruppe zu der *V. velutina*, *V. intermedia*, *V. compacta* var. *compacta*, *V. subsimplex* und *V. vipera* zählen.

Ausschließlich in marinem Bereich lebende *Vaucheria*-Arten wurden nicht gefunden.

Die von Christensen (1988) in Laborversuchen ermittelten Amplituden der Halotoleranz von *Vaucheria*-Arten stimmen gut überein mit den von uns angegebenen ökologischen Amplituden aufgrund von Freilanduntersuchungen (Abb. 23, 24).

Massenentwicklung von *Vaucheria*-Arten

Massenhafte Entwicklung von *Vaucheria*-Arten in Form dichter ausgedehnter Teppiche beobachtet man nur im oberen Eulitoral (Frankreich: Dangeard, 1939; Dänemark: Christensen, 1952, 1956; Deutschland: Behre, 1961; Niederlande: Nienhuis & Simons, 1971; Simons, 1975a, b; Ostküste USA: Blum & Conover, 1953; Webber, 1968; Norwegen: Knutzen, 1973). Alle hieran beteiligten Arten zeichnen sich durch ausgiebige vegetative Vermehrung über Aplanosporen oder Brutkeulen aus, die noch am Orte ihres Entstehens auskeimen können, was als Voraussetzung für den dichten teppichartigen Wuchs angesehen wird (Nienhuis & Simons, 1971; Simons, 1975a, b). Die auffälligen Teppiche von *Vaucheria compacta* bestehen z. B. im Frühjahr und Sommer nur aus sterilen Fäden, die Aplanosporen bilden. Geschlechtsorgane werden erst im September/Oktober angelegt. Weitere wichtige Faktoren für die Massenentwicklung sind: (1) eine stets ausreichende Bodenfeuchte, die durch regelmäßige Überflutungen garantiert wird. Die hohe Wasserhaltekapazität des Schlickuntergrundes macht diesen für die Aussiedlung von *Vaucheria* besonders geeignet (Nienhuis & Simons, 1971). (2) Ausreichende Lichtintensität. So verschwinden aus dem *Phragmites*-Röhricht die *V. compacta*-Rasen, wenn die neuen Triebe des Schilfes im Sommer eng zusammenschließen. Auch die Untergrenze des Vorkommens im Eulitoral scheint eine Lichtgrenze zu sein, wenn man die geringe Sichttiefe des schwebstoffreichen Elbwassers von 30–150 cm in Rechnung stellt (ARGE Elbe, 1984). (3) Ausgedehnte *Vaucheria*-Rasen findet man nur in ruhigen Zonen der Tide-Elbe und der angrenzenden Küste; bei zu starker Exposition eines Uferstückes gegen Strömung und Wellengang siedelt sich *Vaucheria* nicht in größeren



Abb. 30. Rasen von *Vaucheria compacta* var. *compacta* in der Gezeitenzone bei Mühlenstraßen (mesohaline Brackwasserzone). Die Alge trägt zur Bodenaufhöhung bei. Das Wattsediment zwischen den Rasen ist zum Teil weggeschwemmt

Beständen an. (4) *Vaucheria*-Rasen kommen nur in einer Zone des Litorals vor, die schon natürlicherweise reich an abgelagerten Nährstoffen ist. Ellenberg (1982) bezeichnet die *Vaucheria*-Arten mit Massentwicklung als nitrophil und bringt ihr Vorkommen, ähnlich wie das der dort lebenden Makrophyten, mit dem durch das Tidehochwasser abgelagerten organischen Material in Verbindung, unter Verweis auf die hohe Nitrifizierungsrate in den Spülsäumen.

Als Folge der Einleitung von Abwässern hat das Elbwasser hohe Stickstoff- und Phosphatgehalte (ARGE Elbe, 1984), was von den bestandbildenden *Vaucheria*-Arten ohne weiteres vertragen wird. Es kann sogar vermutet werden, daß sich die *Vaucheria*-Teppiche im oberen Eulitoral der Tide-Elbe und der angrenzenden, ebenfalls von der Eutrophierung betroffenen Küste seit der Jahrhundertwende stark ausgebreitet haben. Obwohl im limnischen Bereich der Tide-Elbe ausgedehnte Rasen von *V. compacta* var. *dulcis* kaum zu übersehen sind, erwähnt sie Heering (1907) nicht. Erst Meyer (1957) beobachtete "dichte Grünalgenteppeiche" im Brackröhricht der Elbe bei Hamburg, womit wahrscheinlich *Vaucheria*-Rasen gemeint sind. Wenige Jahre später beschreibt Kötter (1961) knapp unterhalb der MHW-Linie auf Schlick oder Sand dichte Teppiche von *Vaucheria* als eine eigene Pflanzengesellschaft "Vaucherietum". Zur gleichen Zeit beschreibt Behre (1961) dichte Rasen von *V. compacta* aus der Unterweser als "Vaucherietum compactae". Die Hauptverbreitung des Vaucherietum liegt nach Kötter im limnischen Bereich der Tide-Elbe im Hochstaudenried, während sie im Brackwasser weniger

kräftig ausgebildet am landseitigen Rand des Brackröhrichts zu finden ist, zusammen mit Arten des *Spergularietum salinae*. In der limnischen Zone der Tide-Elbe liegt ihr Verbreitungsschwerpunkt heute nicht mehr im Hochstaudenried, sondern im Brackröhricht und den wasserseitig anschließenden Wattflächen. Dasselbe trifft für die oligo- und mesohaline Brackwasserzone zu (Abb. 30). Vielleicht ist das eine Folge der höheren Nährstoffgehalte auch unterhalb der Spülsäume als Folge der Einleitung von Abwässern in die Elbe.

Ökologische Bedeutung der *Vaucheria*-Arten in der Tide-Elbe

Im folgenden sollen nur die unterhalb MHW dichte und ausgedehnte Teppiche bildenden Arten in Betracht gezogen werden. Sie machen einen bedeutenden Teil der Biomasse benthischer Algen der Süß- und Brackwasser-Wattgebiete der Tide-Elbe aus und dürfen einen nicht unbedeutlichen Anteil an der Selbstreinigung des Elbstromes haben. Die dominierenden *Vaucheria*-Arten *V. compacta* var. *dulcis*, *V. compacta* var. *compacta*, *V. velutina* und *V. subsimplex* zeichnen sich durch rasches Apikalwachstum aus. Die Fäden stehen in Büscheln zusammen, die vom Substrat senkrecht nach oben wachsen und den Teppichen der Alge ein genopptes Aussehen verleihen. Simons (1974b) vermutet mit Hinblick auf *V. compacta*, daß diese Wuchsform eine verbesserte Durchlüftung des Rasens garantiert. Wegen des raschen Fadenwachstums sind die massenhaft vorkommenden Arten auch in der Lage, eine gewisse Überschlückung oder Übersandung auszuhalten, wobei ihr positiver Phototropismus eine wichtige Rolle spielt. Rasen von *V. compacta* erheben sich bis zu 10 cm über ihre Umgebung (Abb. 30) und tragen zur Verlandung sowohl in der Tide-Elbe als auch an der Küste (zwischen Lahnungen) bei. Anders als Cyanophyceen und Bacillariophyceen, die das Substrat durch extrazelluläre Schleime verfestigen (Führböter, 1983), erreichen *Vaucheria*-Arten dies durch die Ausbildung von Rhizoiden. Nach Round (1981) bieten *Vaucheria*-Rasen den Samen und Früchten von Makrophyten des Wattes wie *Salicornia europaea* und *Puccinellia maritima* Schutz und gute Keimbedingungen. Diese führen dann den Verlandungsprozeß weiter. *Vaucheria*-Teppiche sind ein Habitat für zahlreiche niedere Tiere. In Rasen von *V. compacta* leben nach Heckman (1984) im Gebiet der Haseldorfer Marsch Rotatorien, Tardigraden und vor allem Insektenlarven (Ptychopteriadae, Ceratopogonidae, Ephydriidae), die wieder Nahrungstiere für Organismen höherer Trophiestufen sind.

Danksagungen. Herrn Dr. D. Mollenhauer danken wir für die Überlassung der im Forschungsinstitut Senckenberg aufbewahrten Unterlagen aus dem Nachlaß von J. Müller. Für das Schreiben des Manuskriptes danken wir Frau G. Scheppelmann, für die Ausführung der Graphiken Herrn H. Braeutigam. Herrn Dr. L. Neugebohrn, Institut für Angewandte Botanik, sind wir dankbar für anregende Diskussionen und Durchsicht des Manuskriptes.

LITERATUR

- Admiraal, W., 1984. The ecology of estuarine sediment-inhabiting diatoms. – Prog. phycol. Res. 3, 269–322.
- Arbeitsgemeinschaft für die Reinhaltung der Elbe (ARGE Elbe), 1984. Gewässerökologische Studie Elbe. Hamburg, 98 pp.

- Behre, K., 1961. Die Algenbesiedlung der Unterweser unter Berücksichtigung ihrer Zuflüsse. – Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven 7, 71–263.
- Blum, J. L., 1972. Vaucheriaceae. – North-Am. Flora (Ser. 2) P. 8, 1–64.
- Blum, J. L. & Conover, J. T., 1953. New or noteworthy Vaucheriae from New England salt marshes. – Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole 105, 395–401.
- Brückner, G. & Kalusche, D., 1976. Bodenbiologisches Praktikum. Quelle & Meyer, Heidelberg, 215 pp.
- Caspers, H., 1958. Biologie der Brackwasserzonen im Elbeästuar. – Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol. 13, 687–698.
- Caspers, H. & Heckman, C. W., 1981. Ecology of orchard drainage ditches along the freshwater section of the Elbe Estuary. – Arch. Hydrobiol. (Suppl.) 43, 347–486 (Unters. Elbe-Ästuar. 4).
- Christensen, T., 1952. Studies on the genus *Vaucheria* I. A list of finds from Denmark and England with some notes on some submarine species. – Bot. Tidsskr. 49, 171–188.
- Christensen, T., 1956. Studies on the genus *Vaucheria* III. Remarks on some species from brackish water. – Bot. Notiser 109, 275–280.
- Christensen, T., 1986. Typification of the British salt- and brackish-water species of *Vaucheria* (Tribophyceae). – Br. phycol. J. 21, 275–280.
- Christensen, T., 1987. Seaweeds of the British Isles. Vol. 4: Tribophyceae (Xanthophyceae). British Museum (Nat. History), London, 36 pp.
- Christensen, T., 1988. Salinity preference of twenty species of *Vaucheria* (Tribophyceae). – J. mar. biol. Ass. U.K. 68, 531–545.
- Dangeard, P., 1939. Le genre *Vaucheria*, spécialement dans la région du sud-ouest de la France. – Le Botaniste 29, 183–265.
- Deutsches Hydrographisches Institut (DHI), 1985. Gezeitentafeln für das Jahr 1986. Band 1: Europäische Gewässer. DHI, Hamburg.
- Ellenberg, H., 1982. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. Ulmer, Stuttgart, 898 pp.
- Eller, T., 1981. Untersuchungen zum Vorkommen der Gattung *Vaucheria* de Candolle (Xanthophyceae) im Urstromtal der Elbe zwischen Geesthacht und Stade. Staatsexamensarb., Univ. Hamburg, 151 pp.
- Führböter, A., 1983. Über mikrobiologische Einflüsse auf den Erosionsbeginn bei Sandwatten. – Wasser Boden 3, 106–116.
- Gerlach, D., 1969. Botanische Mikrotechnik. Thieme, Stuttgart, 298 pp.
- Grindley, J. R., 1981. Estuarine plankton. In: Estuarine ecology. Ed. by J. H. Day. Balkema, Rotterdam, 117–146.
- Hartog, C. den, 1967. Brackish water as an environment for algae. – Blumea 15, 31–43.
- Hartog, D. den, 1973. Preliminary survey of the algal vegetation of salt marshes, a littoral border environment. – Hydrobiol. Bull. 7, 3–14.
- Heckman, C. W., 1984. Effects of dike construction on the wetland ecosystem along the freshwater section of the Elbe Estuary. – Arch. Hydrobiol. (Suppl.) 61, 397–508. (Unters. Elbe-Ästuar. 5.)
- Heering, W., 1907. Die Süßwasseralgeln Schleswig-Holsteins und der angrenzenden Gebiete der Freien und Hansestädte Hamburg und Lübeck und des Fürstentums Lübeck. 2. Teil: Chlorophyceae (Allgemeines, Siphonales). – J. hamb. wiss. Anst. 24, 1–235.
- Heering, W., 1921. Siphonales. In: Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Hrsg. von A. Pascher. Fischer, Jena, 7, 1–31.
- Hörger, S., 1986. Die Außendeichsvegetation an der Unterelbe zwischen Freiburg und Cuxhaven-Altenbruch. – Mitt. Natur Umweltsch. Hamburg, 2, 1–116.
- Kies, L. & Dworsky, N., 1982. Zusammensetzung und Biomasse von flottierenden und getrockneten Algenwatten aus Flachgewässern der Umgebung von Pevestorf (Kreis Lüchow-Dannenberg). – Mitt. Inst. allg. Bot., Hamb. 18, 71–84.
- Kirchenpauer, G. H., 1862. Die Seetonnen der Elbmündung. Ein Beitrag zur Thier- und Pflanzen-Topographie. – Abh. Geb. Naturw., Hamburg 4, 1–59.
- Knutzen, J., 1973. Marine species of *Vaucheria* (Xanthophyceae) in South Norway. – Norw. J. Bot. 2, 163–181.
- Kötter, F., 1961. Die Pflanzengesellschaften im Tidegebiet der Unterelbe. – Arch. Hydrobiol. (Suppl. 26), 106–184. (Unters. Elbe-Ästuar. 1–2).

- Krieg, H., 1985. Die *Vaucheria*-Arten (Xanthophyceae) der mixo- und euhalinen Zonen des Elbe-Ästuars. Staatsexamensarb., Univ. Hamburg, 127 pp.
- Meyer, F. H., 1957. Über Wasser- und Stickstoffhaushalt der Röhrichte und Wiesen im Elballuvium bei Hamburg. – Mitt. Inst. allg. Bot., Hamb. 11, 137–203.
- Mollenhauer, D., 1971. Die Schlauchalge *Vaucheria dichotoma* und ihr Vorkommen in Schleswig-Holstein. – Natur Mus., Frankf. 101, 357–366.
- Nienhuis, P. H. & Simons, J., 1971. *Vaucheria* species and some other algae on a Dutch salt marsh, with ecological notes on their periodicity. – Acta bot. néerl. 20, 107–118.
- Polderman, P. J. G., 1974. The algae of saline areas near Vlissingen (The Netherlands). – Acta bot. néerl. 23, 65–79.
- Polderman, P. J. G., 1979. The saltmarsh algal communities in the Wadden area, with reference to their distribution and ecology in N. W. Europe. I. The distribution and ecology of algal communities. – J. Biogeogr. 6, 225–266.
- Polderman, P. J. G., 1980. The saltmarsh algal communities in the Wadden area, with reference to their distribution and ecology in N. W. Europe. II. The zonation of algal communities in the Wadden area. – J. Biogeogr. 7, 85–95.
- Raabe, W., 1986. Die Gliederung der Ufervegetation der Elbe unterhalb Hamburg. – Mitt. Natur Umweltsch. Hamburg 2, 117–141.
- Rieth, A., 1980. Xanthophyceae. 2. Teil. In: Süßwasserflora von Mitteleuropa. Hrsg. von H. Ettl, J. Gerloff & H. Heynig. Fischer, Stuttgart, 147 pp.
- Round, F. E., 1981. The ecology of algae. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 653 pp.
- Runge, F., 1980. Die Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. Aschendorff, Münster 278 pp.
- Scheffer, F. & Schachtschabel, P., 1979. Lehrbuch der Bodenkunde. Enke, Stuttgart, 394 pp.
- Schlichting, E. & Blume, H.-P., 1966. Bodenkundliches Praktikum. Parey, Berlin, 209 pp.
- Simons, J., 1974a. *Vaucheria birostris* n. sp. and some further remarks on the genus *Vaucheria* in the Netherlands. – Acta bot. néerl. 23, 399–413.
- Simons, J., 1974b. *Vaucheria compacta*: a euryhaline estuarine algal species. – Acta bot. néerl. 23, 613–626.
- Simons, J., 1975a. *Vaucheria* species from estuarine areas in the Netherlands. – Neth. J. Sea Res. 9, 1–23.
- Simons, J., 1975b. Periodicity and distribution of brackish *Vaucheria* species from non-tidal coastal areas in the S. W. Netherlands. – Acta bot. néerl. 24, 89–110.
- Simons, J., 1977. De Nederlandse *Vaucheria*-soorten. – Wet. Meded. K. ned. natuurh. Veren. 120, 1–32.
- Simons, J. & Vroman, M., 1968. Some remarks on the genus *Vaucheria* in the Netherlands. – Acta bot. néerl. 17, 461–466.
- Simons, J. & Vroman, M., 1973. *Vaucheria* species from the Dutch brackish inland ponds „De Putten“. – Acta bot. néerl. 22, 177–192.
- Webber, E. E., 1968. New England salt marsh *Vaucheriae*. – Rhodora 70, 274–277.
- Weihe, K. von, 1980. Konkurrenzvorgänge bei der Aussüßung von Soden des *Puccinellion maritima*e. – Jber. Inst. angew. Bot. 95/96, 232–250.