

**Beiträge zur Biologie und Anatomie
ausgewählter Pflanzenarten (Angiospermae)
der zentraleuropäischen Küstenflora**

Kumulative Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

vorgelegt

von

Anja Burmester

Kiel 2007

Referent:

Koreferent:

Tag der mündlichen Prüfung:

Zum Druck genehmigt:

Eryngium maritimum L.



Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
2	Material und Methoden	3
2.1	Pflanzenmaterial	3
2.2	Verbreitung	3
2.3	Präparative Methoden	3
2.4	Wuchsform	4
2.5	Reproduktion und Diasporologie	4
2.6	Keimversuche	4
2.7	Jahreszeitliche Rhythmik	5
3	Zusammenfassung der Ergebnisse	6
3.1	Verbreitung	6
3.2	Anatomie und Ultrastruktur.....	8
3.3	Wuchsform	8
3.4	Reproduktion und Diasporologie	13
3.5	Keimversuche.....	16
3.6	Jahreszeitliche Rhythmik	17
3.7	Naturschutz	19
4	Literaturverzeichnis	21
5	Veröffentlichungen	25
	<i>Cochlearia danica</i> L.	26
	<i>Eryngium maritimum</i> L.	51
	<i>Lathyrus japonicus</i> Willd.	79
6	Zusammenfassung	102
7	Abstract	104
8	Danksagung	106
9	Lebenslauf	107
10	Erklärung.....	108

"Wenn der Mensch mit regsamem Sinn die Natur durchforscht oder in reiner Phantasie die weiten Räume der organischen Schöpfung misst, so wirkt unter den vielfachen Eindrücken, die er empfängt, keiner so tief und mächtig als der, welchen die allverbreitete Fülle des Lebens erzeugt."

Alexander von Humboldt

1. Einleitung

Die zentraleuropäische Flora setzt sich aus ca. 3000 Arten der Farn- und Blütenpflanzen zusammen (KORNECK & al. 1996, HAEUPLER & WISSKIRCHEN 1998). Die genaue Zahl ist nicht bekannt, weil der Status zahlreicher kritischer Sippen, z. B. innerhalb der Gattungen *Rubus*, *Alchemilla* und *Oenothera*, ungeklärt ist. Weniger als zehn Prozent aller zentraleuropäischen Farn- und Blütenpflanzenarten sind im Bereich der heimischen Nord- und Ostseeküste anzutreffen (METZING 2005). Diese Küstenflora besteht zum einen aus weit verbreiteten Arten, die auch häufig im Binnenland vorkommen, zum anderen aus spezialisierten Arten, die ausschließlich in typischen Küstenhabitaten anzutreffen sind.

Im Bereich der zentraleuropäischen Meeresküsten haben sich zwei grundsätzlich verschiedene Habitatstypen herausgebildet. Die Vegetationskomplexe des Strandes und der grundwasserfernen Dünen bilden die Xeroserie (WESTHOFF 1947). Charakteristisch für diese Vegetationskomplexe ist eine überwiegend lückige Pflanzendecke, die durch die hohe Substratmobilität und das geringe Wasserspeichervermögen des Bodens bedingt wird (METZING 2005). Die Vegetation der Salzwiesen wird dagegen zur Haloserie gezählt. Charakteristisch für diesen Habitatstyp ist eine Zonierung, die von der relativen Höhe über der mittleren Tidehochwasserlinie und damit der Anzahl der jährlichen Überflutungen abhängt (RAABE 1981). Die typischen Salzwiesen weisen zumeist eine geschlossene Vegetationsdecke auf, und das Bodensubstrat ist gefestigt.

Die vorliegende Arbeit handelt die Biologie und Anatomie dreier Arten ab, die typisch sind für die zentraleuropäische Küstenflora. Das Dänische Löffelkraut, *Cochlearia danica*, ist als Vertreter der Haloserie in den Salzwiesen der Nord- und Ostsee beheimatet. Interessant ist diese Art vor allem deshalb, weil sie seit ca. zwei Jahrzehnten entlang von streusalzbeeinflussten Autobahnen in das zentraleuropäische Binnenland vordringt. In ihrer Gesamtheit übertreffen die Vorkommen an anthropogen geschaffenen Standorten inzwischen bei weitem die Vorkommen an den natürlichen Standorten. Die Stranddistel, *Eryngium maritimum*, ist als Vertreter der Xeroserie streng auf Küstenhabitate beschränkt. Diese attraktive Art, die 1987 „Blume des Jahres“ war, ist in den letzten Jahrzehnten besonders infolge von intensiver Bebauung und Freizeitnutzung der Küstenstandorte an Nord- und Ostsee stark zurückgegangen. Die dritte untersuchte Art, die Strand-Platterbse (*Lathyrus japonicus*), ist ebenfalls innerhalb der Xeroserie anzutreffen. Obwohl sie ähnliche Standorte

besiedelt wie die Stranddistel, zeigt die Strand-Platterbse weitaus geringere Rückgangstendenzen und ist auch an stark publikumsfrequentierten Standorten anzutreffen.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit besteht darin, am Beispiel der abgehandelten Arten zu zeigen, wie Küstenpflanzen in ihrer Biologie und Anatomie an die jeweils besiedelten Habitate im Bereich der heimischen Meeresküsten angepasst sind. Der Begriff Biologie wird hier in einem weiten Sinn verstanden und schließt u. a. Aspekte der Morphologie, Wuchsform und Lebensgeschichte sowie der Populations- und Reproduktionsbiologie ein. Drei der vier Beiträge dieser kumulativen Dissertationsschrift orientieren sich am Konzept der Biologischen Floren, die von POSCHLOD & al. (1996) und JÄGER (1997) begründet wurden. Davon abweichend wurde auf die Darstellung pflanzensoziologischer Aspekte vollständig verzichtet, weil dieser Teilbereich der beschreibenden Botanik gerade für das Gebiet der zentraleuropäischen Meeresküsten praktisch bereits erschöpfend abgehandelt wurde (z. B. FUKAREK 1961, MÖLLER 1975, HÄRDTLE 1984, KRISCH 1990). Stattdessen sollen für die am stärksten bedrohte der drei untersuchten Arten, die Stranddistel, anhand einer detaillierten Gefährdungsanalyse konkrete Schutzmöglichkeiten aufgezeigt werden. So möchten die Beiträge in ihrer Gesamtheit zum besseren Verständnis der heimischen Küstenflora sowie deren Schutz beitragen.

2. Material und Methoden

2.1 Pflanzenmaterial

Die untersuchten Pflanzenarten (*Cochlearia danica*, *Eryngium maritimum*, *Lathyrus japonicus*) wurden im Botanischen Garten der Christian-Albrechts-Universität Kiel aus Samen bzw. Diasporen herangezogen und unter Freilandbedingungen in Töpfen mehrere Jahre kultiviert. Die Samen des Dänischen Löffelkrauts wurden an der Nordseeküste bei Sankt Peter-Ording (MTB [Messtischblatt] 1717/2) im Juni 2002 aufgesammelt. Diasporen der Stranddistel wurden im Oktober 2002 im Naturschutzgebiet „Bottsand“ (Kieler Außenförde; MTB 1527/4) geerntet. Hier wurde auch das für die vergleichend anatomischen Studien verwendete Pflanzenmaterial gesammelt. Samen der Strand-Platterbse wurden im September 2004 auf Westen der Insel Fehmarn bei Westermarkelsdorf (MTB 1432/3) gesammelt. Daten zur Wuchsform und Reproduktionsbiologie wurden sowohl an diesen Kulturen erhoben, als auch an den Wildstandorten der untersuchten Arten.

2.2 Verbreitung

Die Verbreitungskarten im Messtischblatt-Raster (MTB-Raster) wurden auf unterschiedliche Weise erstellt. Der inzwischen weiten binnenländischen Verbreitung von *Cochlearia danica* angemessen wurde die Karte für diese Art nur auf MTB-Ebene entworfen. Die Daten wurden hauptsächlich durch eine umfassende Auswertung zahlreicher floristischer Datenquellen gewonnen, zum Teil aber auch durch eigenen Kartierung im Südwesten Schleswig-Holsteins im Jahr Mai 2002. Die Verbreitung von *Eryngium maritimum* und *Lathyrus japonicus* wurde in MTB-Quadranten wiedergegeben. In die Karten sind die aktuellen Daten aus Niedersachsen (GARVE 2007) und Mecklenburg-Vorpommern (AG GEOBOTANIK MECKLENBURG-VORPOMMERN 2005, FUKAREK & HENKER 2006) eingeflossen. Die Verbreitung beider Arten an der schleswig-holsteinischen Ostseeküste wurde durch eigene intensive Kartiertätigkeit in den Jahren 2004-2007 erfasst; die in den Karten verzeichneten Vorkommen an der Nordseeküste Schleswig-Holsteins beruhen auf einer schriftlichen Befragung von hauptberuflichen und ehrenamtlichen Naturschützern, die in diesem Gebiet tätig sind.

2.3 Präparative Methoden

Von allen untersuchten Pflanzenarten wurden Blattquerschnitte angefertigt, von *Cochlearia danica* und *Lathyrus japonicus* zusätzlich Querschnitte durch Spross und Wurzel. Die Schnittpräparate wurden zum einen manuell nach Einbettung in Holundermark mit handelsüblichen Rasierklingen hergestellt, zum anderen unter Verwendung von Mikrotomen (Oxford Vibratome Sectioning System Model G; LEICA VT 1000S). Die Schnitte wurden in Fuchsin-Chrysoidin-Astrablau-Lösung (FCA-Lösung) nach ETZOLD (1983) gefärbt und anschließend unter dem Lichtmikroskop (Laborlux S, LEITZ) analysiert. Die Schnitte wurden mit Digitalkamera CANON Powershot S 40 fotografiert und am Computer mit dem Grafikprogramm ADOBE-Photoshop nachbearbeitet. Zur Ermittlung von Spaltöffnungsflächen auf Laubblättern wurden Nagellackabzüge hergestellt und diese mit

einem Messokular unter dem Lichtmikroskop ausgezählt. Auf jeder Blattseite (Oberseite = OS, Unterseite = US) wurde mehrfach gezählt und anschließend der Mittelwert sowie die Standardabweichung (SD) berechnet. Zur Vorbereitung der ultrastrukturellen Untersuchungen wurde das Pflanzenmaterial zunächst nach der „critical-point“-Methode mit Kohlenstoffdioxid getrocknet (Kritischer-Punkt-Trockner CPD 030, BALTEC) und anschließend mit Gold beschichtet (SEM coating unit, POLARON). Die präparierten Objekte wurden mit dem Rasterelektronenmikroskop LEO 430 der Firma ZEISS untersucht.

2.4 Wuchsform

Die Untersuchungen zur Analyse der Wuchsformen wurden an den Wildstandorten sowie an den Gartenkulturen durchgeführt. Um die Wuchsform der Ausläufer bildenden Art *Lathyrus japonicus* dokumentieren zu können, wurde ein Bodenprofil gegraben (Eckernförder Bucht, Eckernförde MTB 1525/3). Die Beschaffenheit der unterirdischen Organe von *Eryngium maritimum* wurde durch Grabungen untersucht, die im NSG „Bottsand“ sowie im Osten der Insel Mallorca (Cala Millor) durchgeführt wurden. Zur zeichnerischen Darstellung eines Individuums wurde dieses auf einem Kopiergerät reproduziert und anschließend die Kopie mit Pigmenttusche (EDDING 1800) auf Pergamentpapier übertragen, gescannt und am Computer mit dem Grafikprogramm ADOBE-Photoshop nachbearbeitet. Kleinere Objekte wurden mit der Stereolupe WILD Heerbrugg M8 mit einem Zeichenspiegel (WILD Heerbrugg Typ 308700) erfasst. Die Analyse der Wuchsform basiert auf dem „Prinzip der variablen Proportionen“ (TROLL 1954: 2).

2.5 Reproduktion und Diasporologie

Untersuchungen zur Reproduktionsbiologie wurden sowohl an den Wildstandorten, als auch an den im Botanischen Garten der CAU Kiel kultivierten Pflanzen durchgeführt. Zur Untersuchung des reproduktiven Systems (Autogamie/Heterogamie) wurden vor der Anthese Blüten- bzw. Blütenstandsknospen mit feinmaschigen Netzen verhüllt. Das Verhältnis Samen/Samenanlagen wurde durch die Präparation und Auszählung reifer bzw. reifender Früchte bestimmt. Der Ausbreitungstyp wurde durch Beobachtungen an den Wildstandorten ermittelt.

2.6 Keimversuche

Mit den Arten *Cochlearia danica*, *Eryngium maritimum* und *Lathyrus japonicus* wurden Keimexperimente durchgeführt, deren Design auf den Lebenszyklus der jeweiligen Art zugeschnitten war. Weil das winterannuelle Dänische Löffelkraut entlang von streusalzbeeinflussten Verkehrswegen in das Binnenland expandiert, interessierte hier vor allem der Einfluss von Salz auf das Keimverhalten. Deshalb wurden mit Samen dieser Art Keimexperimente mit Kochsalzlösungen unterschiedlicher Konzentrationen (60 mM = 3,5 g NaCl/L; 240 mM = 14,0 g NaCl/L; 600 mM = 35,0 g NaCl/L) sowie destilliertem Wasser als Kontrollgruppe durchgeführt. Je Konzentrationsstufe wurden 5 mit Filterpapier ausgelegte Petrischalen (Durchmesser: 4,5 cm) mit je 20 Samen bestückt, mit der entsprechenden

Flüssigkeit versetzt und bei Raumtemperatur und Tageslicht während des gesamten Experiments feucht gehalten. Die Kontrolle erfolgte täglich, als Kriterium der Samenkeimung wurde das Sichtbarwerden der Radicula gewertet. Um zu ermitteln, ob die Samen kältepositiv reagieren, wurden Topfkulturen nach der Aussaat für zwei Wochen bei 4°C kultiviert. Die Keimexperimente mit den dormanten Diasporen bzw. Samen der ausdauernden Arten *E. maritimum* und *L. japonicus* wurden als Langzeitversuche unter Freilandbedingungen konzipiert. Das Saatgut wurde nach der Dissemination im Botanischen Garten der Christian-Albrechts-Universität Kiel ausgebracht (vgl. Kap. 2.1) und der Keimerfolg über mehrere Jahre hinweg (2002 bis 2006) regelmäßig kontrolliert. Um Ursachen der Dormanz zu untersuchen, wurde bei einem Teil des Saatguts die Fruchtwand- bzw. Samenschale mit feinkörnigem Sandpapier aufgeraut.

2.7 Jahreszeitliche Rhythmik

Die jahreszeitliche Rhythmik wurde zum einen durch regelmäßige Kontrollbegehungen der ausgewählten Wildstandorte erfasst, zum anderen durch vergleichende Beobachtungen an Kulturen im Botanischen Garten der CAU Kiel. Hauptuntersuchungsgebiete des Dänischen Löffelkrauts waren Küstensalzwiesen an der Nordsee bei St. Peter-Ording (Böhl, MTB 1717/2) sowie an der Ostsee auf Fehmarn (Niobe-Denkmal, MTB 1432/4), der Erfassungszeitraum erstreckte sich insgesamt von 2002-2006. In den Jahren 2002-2003 wurde außerdem ein Autobahnstandort im Süden Schleswig-Holstein mehrfach kontrolliert (Auffahrt zum Parkplatz Roseburg an der Bundesautobahn A 24, MTB 2429/2). Der hauptsächliche Untersuchungsstandort der Stranddistel befand sich im Naturschutzgebiet „Bottsand“, das in den Jahren 2003-2005 während der Vegetationsperiode in regelmäßigen Abständen aufgesucht wurde, sowie vereinzelt nochmals im Jahr 2006. Weitere zahlreiche Daten zur Phänologie von *Eryngium maritimum* und *Lathyrus japonicus* wurden während der Kartierung beider Arten an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins von 2004-2007 erhoben. Intensive Beobachtungen zur Phänologie der Strand-Platterbse wurden in den Jahren 2005-2007 in der Eckernförder Bucht durchgeführt (Noer, MTB 1526/1).

3. Zusammenfassung der Ergebnisse

3.1 Verbreitung

Cochlearia danica. Das Dänische Löffelkraut ist in Salzwiesen der Nord- und Ostseeküste beheimatet. Seit einigen Jahren dringt die Art in das zentraleuropäische Binnenland vor. In ihrer Gesamtheit übertreffen die binnenländischen Populationen inzwischen die natürlichen Vorkommen im Bereich der Meeresküsten. Im Binnenland muss unterschieden werden zwischen Vorkommen an Straßenrändern (überwiegend Autobahnen) sowie Rückstandshalden der Kali-Industrie. Untergeordnete Bedeutung hat zur Zeit das Auftreten der Art an Bahnstrecken. An einem Autobahnstandort wurde *C. danica* in Deutschland zum ersten Mal im südlichen Niedersachsen im Jahr 1986 beobachtet (DUNKEL 1987). Im benachbarten Nordrhein-Westfalen erfolgte der Erstnachweis ein Jahr später (WEBER 1987). In der Mitte der 1990er Jahre hatte die Art auch die südlichen Bundesländer erreicht (DUNKEL & al. 2001, BREUNIG 2007). Über die Ursachen des Auftretens an Autobahnen existieren verschiedene Meinungen, die einleuchtendste Erklärung wurde von H. Kuhbier (zitiert in WEBER 1995: 387) gegeben, der die Vorkommen von *C. danica* an norddeutschen Autobahnen auf „Mulchen mit Mähgut von den Nordseeinseln“ zurückführt. Andere Autoren vermuten einen passiven Diasporentransport im Reifenprofil motorisierter Nordseeeurlauber (KOCH 1996, KUMMER 2002). Diese naheliegende Theorie kann aber nicht erklären, warum die binnenländische Arealexansion erst jetzt und nicht schon viel früher auftrat. Am Beispiel von *Puccinellia distans* wird nämlich deutlich, dass Autobahnränder bereits in den frühen 1970er Jahren geeignete Standortbedingungen für halotolerante Arten boten (SEYBOLD 1973).

An Rückstandshalden der Kali-Industrie wurde *C. danica* erstmals 1994 in Niedersachsen nachgewiesen (KAUERS & THEUNERT 1994), in Thüringen und Sachsen/Anhalt im Jahr 1995 (WESTHUS & al. 1997, GARVE & GARVE 2000) und in Hessen im Jahr 1996 (EMRICH & SCHNEDLER 1999). Während die weite Verbreitung von *C. danica* an Autobahnen durch die kontinuierliche Vernetzung des Straßensystems erklärt werden kann, ist die Deutung der Vorkommen an Kalihalden als „edaphisch bedingte Habitatinseln“ (GUDER & al. 1998: 641) weitaus schwieriger. Als mögliche Gründe müssen eine bewusste Anpflanzung bzw. Ansaat (Ethelechorie), die unbeabsichtigte Verschleppung mit Bodenmaterial, Ausbreitung durch Vögel (Ornithochorie) sowie Ausbreitung durch Wind (Anemochorie) in Betracht gezogen werden. Nach gegenwärtigem Kenntnisstand können die meisten der genannten Ausbreitungsweisen weder eindeutig bestätigt noch ausgeschlossen werden, eine Überlagerung mehrerer Faktoren ist denkbar. Besonders hinzuweisen ist auf die Möglichkeit einer ungewollten Diasporenverschleppung an der Kleidung von Menschen, beispielsweise im Profil von Schuhsohlen. Nach GARVE & GARVE (2000) suchten in Niedersachsen von 1982-1992 wiederholt botanisch Interessierte Kalihalden im Rahmen von Kartierungsprojekten auf. Eine intensive floristische Untersuchung der Rückstandshalden Thüringens und Sachsen/Anhalts setzte zu Beginn der 1990er Jahre ein (vgl. ELSSEN 1997). Auf diese Weise könnten Botaniker ungewollt als Diasporentransporteur zwischen Halden gewirkt haben. Für diese These spricht die von GARVE & GARVE (2000) ermittelte floristische Armut der Kalihalden im französischen Elsass, die nicht im herkömmlichen Exkursionsgebiet nord- und mitteldeutscher Botaniker liegen und im Rahmen bundesdeutscher Kartierungsprojekte auch nicht begangen wurden. Allerdings wiesen sekundäre Binnensalzstellen schon immer einen Grundbestand an Halophyten auf (vgl. HAEUPLER 1969), der häufig durch Vogelausbreitung erklärt wird.

Eryngium maritimum. Im Gegensatz zum Dänischen Löffelkraut ist die Stranddistel auf die Küsten der Nord- und Ostsee beschränkt. Größere Vorkommen befinden sich an der Nordseeküste im Bereich der Nord- und Ostfriesischen Inseln, an der Festlandküste existieren im Vergleich dazu nur relativ wenige Fundorte. Ein Grund hierfür dürfte, ähnlich wie bei *Lathyrus japonicus*, im Mangel geeigneter Habitats begründet sein. Größere Vorkommen im Bereich der Ostseeküste befinden sich u. a. auf Nehrungshaken, Strandwällen und Primärdünen in Naturschutzgebieten oder auf Truppenübungsplätzen der Bundeswehr. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden vor allem die Vorkommen an der schleswig-holsteinischen Ostseeküste untersucht und durch intensive Kartiertätigkeit qualitativ und quantitativ erfasst. Der Gesamtbestand von *E. maritimum* an der schleswig-holsteinischen Ostseeküste setzt sich aus 26 distinkten Vorkommen zusammen. Es handelt sich dabei um räumlich getrennte Populationen, die nicht ineinander übergehen. Die Größe der einzelnen Populationen variiert beträchtlich. Das reichste Vorkommen besteht aus 4410 Individuen, während an sechs Standorten jeweils nur ein Individuum anzutreffen ist. Mit einer zweistelligen Individuenzahl warten sieben Populationen auf, während sich die Größe von sieben weiteren Populationen im dreistelligen Bereich bewegt. Die Summe aller an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins gezählten juvenilen und adulten Stranddisteln beläuft sich auf 8653 Individuen. Auf den reichsten Standort im untersuchten Gebiet konzentrieren sich ca. 53% des Gesamtbestandes. Das zweitgrößte Vorkommen umfasst ca. 28% des Gesamtbestandes. Damit befinden sich über 80% des gesamten Bestandes von *E. maritimum* an der schleswig-holsteinischen Ostseeküste an lediglich zwei geschützten Standorten, welche für Publikumsverkehr nicht zugänglich sind.

Lathyrus japonicus. Auch die Strand-Platterbse ist in Zentraleuropa auf die Küsten der Nord- und Ostsee beschränkt. In Deutschland liegt der Verbreitungsschwerpunkt im Ostseegebiet. Das gehäufte Auftreten der Art in Mecklenburg-Vorpommern setzt sich an der südlichen Ostseeküste im östlichen Baltikum fort (vgl. ZAJĄC & ZAJĄC 2001). Dagegen fehlt *L. japonicus* in weiten Teilen der deutschen Nordseeküste. PREUSS (1911) führte das lückenhafte Auftreten der Strand-Platterbse im Nordseegebiet auf den im Vergleich zum Ostseeraum deutlich höheren Salzgehalt der Habitats zurück. Diese Überlegung reicht aber als alleinige Erklärung des Verbreitungsbildes nicht aus. Ein mindestens ebenso bedeutsamer Faktor ist die Küstenmorphologie. So dürfte das Fehlen der Art im Nordseegebiet in großen Teilen der schleswig-holsteinischen und niedersächsischen Festlandküste im Mangel geeigneter Habitats begründet sein. Wo Primärdünen vorhanden sind, ist die Art zumeist auch anzutreffen, z. B. auf Amrum, Sylt, Eiderstedt und Trischen. Die Ausgleichsküste der südlichen Ostsee weist dagegen mit Nehrungshaken, Strandwällen und Primärdünen im Vergleich zur Nordsee eine deutlich höhere Anzahl geeigneter Habitats auf, die von *L. japonicus* besiedelt werden können. Im Gegensatz dazu könnte das Fehlen der Art in weiten Teilen der Ostfriesischen Inseln sowie auf Helgoland klimatische Ursachen haben. Die Art tritt nur vereinzelt in Gebieten eurasischen Klimas mit relativ ausgeglichenen Jahrestemperaturen auf, wie es in den genannten Gegenden herrscht (Ozeanitätsstufe 1; Skala nach JÄGER 1968). Erst in Küstenbereichen, die durch die Ozeanitätsstufe 2 gekennzeichnet sind, ist *L. japonicus* häufiger anzutreffen. Entscheidend könnten hier die niedrigeren Wintertemperaturen sein, an die die Art durch Einlagerung von Oleosomen in das Wurzelsystem spezifisch angepasst ist (GURUSAMY & al. 2000).

3.2 Anatomie und Ultrastruktur

An dieser Stelle sollen nur die Ergebnisse der blattanatomischen Ergebnisse zusammenfassend dargestellt werden, für weitere Details wird auf die Einzelpublikationen in Kap. 5 verwiesen.

***Cochlearia danica*.** Die obere und untere Epidermis des dorsiventral strukturierten Laubblatts sind einschichtig und weisen eine dünne Cuticula auf. Das Mesophyll besteht aus einem zweischichtigen Palisadenparenchym mit deutlich längsgestreckten Zellen sowie einem locker gepackten Schwammparenchym mit unregelmäßig kugelförmigen bis ovalen Zellen. In das Mesophyll eingebettet sind geschlossen kollaterale Leitbündel ohne Sklerenchymkappe. Die Leitbündel werden von einer chlorophyllfreien Parenchymseide umgeben. Die Stomatadichte ist auf der Blattunterseite mit durchschnittlich $225,4 \pm 39,5$ (SD, n = 59) je mm^2 deutlich höher als auf der Oberseite, wo im Durchschnitt nur $92,9 \pm 27,1$ (SD, n = 78) Spaltöffnungen je mm^2 gezählt wurden.

***Eryngium maritimum*.** Das Laubblatt ist xeromorph gebaut. Die Epidermis hat ober- und unterseits verdickte Außenwände, denen eine dicke Cuticula aufgelagert ist. Unter der Epidermis kann eine Hypodermis entwickelt sein, die aber nicht im gesamten Blattbereich nachgewiesen werden kann. Das Palisadengewebe ist auf der Blattober- und Unterseite jeweils ca. 2-3 Zellreihen mächtig, nach CHERMEZON (1910) können auch bis zu 5 Lagen Palisadengewebe vorhanden sein. Die Leitbündel sind in Schwammparenchym eingebettet und werden ober- und unterseits von Sklerenchym umgeben. Der Blattrand wird durchgängig von Sklerenchym flankiert, das auch die stachelförmigen Blattspitzen bildet. Spaltöffnungen befinden sich in der oberen und unteren Epidermis (amphistomatischer Blattbau), die Stomatadichte beträgt auf der Oberseite $34,9 \pm 7,6 \text{ mm}^{-2}$ (SD, n = 14) und auf der Unterseite $37,5 \pm 7,1 \text{ mm}^{-2}$ (SD, n = 16).

***Lathyrus japonicus*.** Das amphistomatische Blättchen ist bifazial gestaltet, kann nach SCHMIDT (1899) und ROTH (1961) aber auch äquifazial strukturiert sein. Das Palisadenparenchym ist einschichtig. Die Leitbündel sind offen kollateral organisiert; zwischen Xylem und Phloem befindet sich Kambiumgewebe, das bis zu drei Lagen mächtig sein kann. Die Stomatadichte ist auf der Blättchenoberseite mit $80,6 \pm 6,2 \text{ mm}^{-2}$ (SD, n = 10) deutlich niedriger als auf der Unterseite mit $109,3 \pm 6,5 \text{ mm}^{-2}$ (SD, n = 10).

3.3 Wuchsform

***Cochlearia danica*.** Über die Wuchsform des Dänischen Löffelkrauts war bisher nur wenig bekannt, TROLL (1964) erwähnt die Art in seiner Wuchsformanalyse schötchenfrüchtiger Rosettenpflanzen nicht. *C. danica* keimt epigäisch, im Gegensatz zur Darstellung in MULLER (1987) weisen die Keimblätter keine sichtbare Aderung auf. Durch starke Stauchung der Internodien zwischen den Folgeblättern entsteht im Herbst eine Blattrosette, mit der die Pflanzen den Winter überdauern. Die Spreiten der Rosettenblätter weisen einen nierenförmigen Umriss auf und haben, im Gegensatz zu den Kotyledonen, eine deutliche Nervatur. Im Frühling entwickeln sich oberhalb der Rosette Blätter mit efeuartigem Umriss. Die Internodien zwischen diesen Folgeblättern strecken sich. Mit der Anthese der ersten Blüten wird schließlich das Adultstadium erreicht, das in zwei florale Stadien untergliedert werden kann. Das erste florale Stadium liegt vor, wenn die die Hauptachse oberhalb der efeuartigen Folgeblätter fortsetzende traubige Hauptfloreszenz erblüht. Die Aufblühfolge innerhalb der Infloreszenz schreitet in akropetaler Richtung voran. Während sich die unteren Blüten bereits geöffnet haben, befinden sich die oberen Blüten noch im Knospenzustand. Da

die Internodien des Blütenstandes noch gestaucht sind, entsteht der Eindruck einer Scheindolde. Stark gestaucht ist zunächst auch das subflorale Internodium (Grundinternodium), das sich erst später verlängert. In der Achsel der efeuartigen Laubblätter befinden sich Knospen, die erst austreiben, wenn die Hauptfloreszenz voll erblüht ist. Zu diesem Zeitpunkt ist die charakteristische Blattrosette häufig schon vertrocknet. Aus den Achselknospen gehen Bereicherungstriebe (Parakladien) hervor, die in traubigen Teilblütenständen enden. Mit der Anthese dieser Cofloreszenzen wird das zweite florale Stadium erreicht. Die Bereicherungstriebe können sich unterhalb der Cofloreszenzen verzweigen, wodurch Parakladien zweiter Ordnung entstehen. Wie bei anderen schötchenfrüchtigen Rosettenpflanzen aus der Familie der Brassicaceae (z. B. *Teesdalia nudicaulis*, vgl. TROLL 1964) überragen die Bereicherungstriebe die Hauptfloreszenz deutlich, die während des zweiten floralen Stadiums bereits abgeblüht ist und sich im Zustand der Fruchtreifung befindet. Die Entwicklung der Parakladien verläuft standortsabhängig. In Habitaten, in denen die Individuen erhöhtem Stress ausgesetzt sind (z. B. Nährstoffmangel, Wassermangel, starke Sonneneinstrahlung), werden häufig keine Bereicherungstriebe entwickelt, und es kommt zur Entstehung von Hungerformen. Dagegen bringen die Individuen von *C. danica* auf Standorten mit günstigeren Wachstumsbedingungen in der Regel mehrere Bereicherungstriebe hervor. An kräftigen Pflanzen wurden bis zu neun Parakladien gezählt. Die Hauptfloreszenz sowie die Parakladien erster und zweiter Ordnung unterscheiden sich nicht bezüglich ihrer Anzahl an Blüten bzw. Früchten. Eine traubige Teilfloreszenz besteht aus durchschnittlich $16,1 \pm 4,6$ Blüten (SD, n = 51), aus denen sich in der Regel immer Früchte entwickeln.

***Eryngium maritimum*.** Die einzigen Autoren, die sich mit der Wuchsform der Stranddistel näher befasst haben, sind FRISENDAHL (1926), TURMEL (1947) und ŁUKASIEWICZ (1985). Trotz dieser Studien waren wichtige Fragen aus diesem Themenkomplex nicht geklärt, beispielsweise das Alter während der ersten generativen Reproduktion oder das Gesamtalter, das eine Pflanze erreichen kann. Die Art keimt epigäisch, das Hypokotyl verlängert sich. Schon das kurz gestielte Primärblatt zeigt im oberen Drittel die markanten, stachelspitzigen Blattzähne, die typisch sind für die Blätter der Stranddistel. Die Internodien zwischen den anderen Folgeblättern sind gestaucht, auf diese Weise entsteht eine Blattrosette. Das Hypokotyl kontrahiert sich nach Entfaltung des Primärblatts (vgl. PÜTZ & SUKKAU 2002) und befördert die zwischen den Keimblättern befindliche Erneuerungsknospe im Verlauf der ersten Vegetationsperiode unter die Erdoberfläche. Schon wenige Wochen nach der Keimung reisst die primäre Rinde im oberen Bereich der Wurzel ein, weil sich die Primärwurzel verdickt und sich zu einer Assimilate speichernden Rübe entwickelt. Auch einjährige Pflanzen bilden eine Rosette, die sich aus vier bis sechs gestielten Laubblättern zusammensetzt, die an einer unterirdischen Erneuerungsknospe entspringen. Die verdickte Rübe zeigt im oberen Bereich starke Kontraktionen. In der Achsel der Rosettenblätter befinden sich unterirdisch Seitenknospen, die bis zum nächsten Jahr ruhen können und nach dem Absterben der Blätter sichtbar werden. Ein Teil dieser Knospen kann aber auch schon bei zweijährigen Individuen austreiben, wodurch bereits im Juvenilstadium mehrköpfige Rüben entstehen. Bei zweijährigen Pflanzen treten erstmals gelappte Laubblätter auf, deren Spreiten sich nicht mehr vollständig in einer Ebene auffaltet, sondern leicht eingerollt bzw. eingeknickt bleiben. Die Rübe erreicht im oberen Bereich inzwischen einen Durchmesser von bis zu 0,8 cm. Speichern zweijährige Pflanzen im Verlauf ihrer dritten Vegetationsperiode genügend Assimilate, kann bei geeigneten Standortbedingungen (vor allem geringe Übersandung) schon im nächsten Jahr der Übertritt in das Adultstadium stattfinden. Das Adultstadium wird also frühestens in der vierten Vegetationsperiode erreicht, damit sind diese Autoren widerlegt (z. B. CLAUSING & al. 2000), die eine wesentlich kürzere Dauer des Juvenilstadiums postulierten.

Die Dauer bis zum ersten Blühen hängt wesentlich von äußeren Standortfaktoren ab, eine bedeutende Rolle spielt die Substratmobilität. Durch Windverwehungen und Anspülungen von Sand können die Individuen verschüttet werden. Diese Übersandungen kompensieren die Pflanzen, indem sich die Internodien der im Regelfall stark gestauchten Sprossachse strecken und die Erneuerungsknospen wieder in die Nähe der Erdoberfläche bringen. Auf diese Weise entsteht eine rhizomartige Struktur, die aber nicht als Rhizom im eigentlichen Sinne bezeichnet werden sollte, wie es von einigen Autoren praktiziert wird (z. B. WOLK 1973, CURLE & al. 2006). Nach JÄGER & WERNER (2005) ist ein Rhizom zum einen durch seine regelmäßige sprossbürtige Bewurzelung gekennzeichnet, zum anderen durch das kontinuierliche Absterben im rückwärtigen Bereich. Die unterirdisch verlaufende Sprossachse von *E. maritimum* bewurzelt sich aber nicht sprossbürtig und bleibt zeitlebens mit der rübenförmigen Wurzel verbunden. Die nach Übersandung in das Längenwachstum der Sprossachse investierte Biomasse scheint bei juvenilen Pflanzen für die Anlage und Entwicklung einer Infloreszenz zu fehlen und dürfte das Erreichen des Adultstadiums verzögern. So zeigte die morphologische Analyse von regelmäßig übersandeten Individuen im NSG „Bottsand“, dass das Adultstadium in einigen Fällen erst im 6. Lebensjahr erreicht wurde.

Ein Blütenstand setzt sich aus einer Enddolde und Bereicherungstrieben (Parakladien) zusammen, die in köpfchenförmigen Dolden enden und sich bis zur dritten Ordnung verzweigen können. Die Internodien der Infloreszenzachse sind zwischen den oberen Bereicherungstrieben stark gestaucht. Auf diese Weise entsteht unterhalb der Enddolde ein Wirtel, der sich im Regelfall aus drei Parakladien zusammensetzt. Diese Wirtelbildung wiederholt sich im Bereich der oberen Parakladien, denn auch hier entstehen durch Internodienstauchung Blattwirtel, die aus drei Tragblättern zusammengesetzt sind. Mit großer Regelmäßigkeit ist dabei das Achselprodukt des mittleren Tragblatts am kräftigsten entwickelt, während die Achsel des oberen Tragblatts fast immer leer bleibt. Fertile Diasporen entwickeln sich im oberen Infloreszenzbereich in der Regel nur in den Parakladien erster und zweiter Ordnung, die Bereicherungstriebe dritter Ordnung bilden nur unvollständige Blüten. Die Parakladien im basalen Infloreszenzbereich verzweigen sich kaum noch, fertile Diasporen werden hier nur in den Bereicherungstrieben der ersten Ordnung gebildet. Die untersten Parakladien verzweigen sich schließlich gar nicht mehr und bilden nur noch kleine Dolden mit verkümmerten Blüten, aus denen sich keine Diasporen entwickeln. Weil die oberen Parakladien erster Ordnung die Enddolde deutlich überragen und die unteren Parakladien erster Ordnung nur schwach entwickelt sind, weist die Infloreszenz häufig einen annähernd kugelförmigen Umriss auf, was für die Ausbreitung der Diasporen von Bedeutung ist.

Adulte Pflanzen, die zum ersten Mal blühen, bilden stets nur eine Infloreszenz. Generell korreliert die Anzahl der vorhandenen Blütenstände mit dem Alter eines Individuums. Die Anzahl der Blütenstände erhöht sich aber nicht zwangsläufig pro Jahr. Im NSG „Bottsand“ wurden Individuen beobachtet, die an drei aufeinanderfolgenden Jahren nur jeweils eine Infloreszenz entwickelten. Ältere Pflanzen können pro Jahr bis zu 30 Blütenstände bilden. Derartig kräftige Individuen sind aber vergleichsweise selten. Bei der Kartierung der Bestände von *E. maritimum* an der schleswig-holsteinischen Ostseeküste wurde im Jahr 2004 ermittelt, dass mehr als die Hälfte der in diesem Gebiet vorkommenden adulten Stranddisteln nur eine Infloreszenz entwickelten, während ca. 30% der Individuen ≤ 4 Infloreszenzen ausbildeten und nur ca. 15% aller adulten Pflanzen ≥ 5 Blütenstände hervorbrachten.

Die Stranddistel kann sich bei geeigneten Standortbedingungen über viele Jahre hinweg generativ reproduzieren. Im NSG „Bottsand“ wurden zahlreiche Individuen beobachtet, die an fünf aufeinanderfolgenden Vegetationsperioden ohne Vitalitätseinbußen blühten und

fruchteten. Ein isoliert wachsendes Individuum, das im NSG „Bottsand“ im Jahr 1989 das Adultstadium erreichte (BEHMANN, pers. Mittlg.), entwickelte auch im Jahr 2006 in seiner 18. Vegetationsperiode im fertilen Stadium noch unvermindert Blütenstände. Unter Berücksichtigung der Tatsache, dass das Juvenilstadium mindestens drei Jahre dauert, kann für dieses Individuum ein Alter von über 20 Jahren konstatiert werden. Am Ende einer Vegetationsperiode sind schon die Knospen angelegt, aus denen im nächsten Jahr die Erneuerung erfolgt (Abb. 6). Sie befinden sich, genau wie bei den Juvenilstadien (s. Kap. 4.3), unterirdisch in der Achsel der Rosettenblätter. Ein Teil der Knospen kann einige Jahre lang ruhen. Wenn in einer Vegetationsperiode mehrere Knospen austreiben, verzweigt sich das Sprosssystem. Das ist bei älteren Individuen der Fall und die Voraussetzung für die Entwicklung von mehr als einem Blütenstand.

***Lathyrus japonicus*.** Die Wuchsform der Strand-Platterbse ist bisher nur wenig untersucht worden; GLUCH (1971) erwähnte die Art in seiner Wuchsformen-Monographie der ausdauernden zentraleuropäischen Arten der Gattung *Lathyrus* nicht. Einzelne Aspekte der Individualentwicklung wurden von IRMISCH (1859), BRIGHTMORE & WHITE (1963) und VITKUS (1984) abgehandelt. Die Keimung erfolgt hypogäisch. Die Plumula treibt aus durch Streckungswachstum des Epikotyls, das Hypokotyl bleibt gestaucht. An den ersten beiden Knoten oberhalb der Kotyledonen befinden sich Knospen (vgl. IRMISCH 1859). Erst am dritten Knoten, gelegentlich auch erst am vierten, entspringt ein gefiedertes Laubblatt. Wie alle weiteren Laubblätter am Keimling weist auch diese Blattfieder nur ein Joch auf. Die Blattranke ist schwach entwickelt und kann besonders im unteren Bereich des Primärsprosses noch phylloid ausgebildet sein. Im oberen Sprossbereich sind die Ranken besser entwickelt, bleiben aber auch dort stets unverzweigt. Während am Primärspross im distalen Bereich ständig neue Blätter ausgegliedert werden, können im basalen Bereich aus der Achsel der Kotyledonen noch im Jahr der Keimung Bereicherungstriebe hervorgehen. Häufig treibt nur eine Kotyledonarknospe aus, während die andere Knospe als Reserve für die nächste Vegetationsperiode zurückgehalten wird. Falls beide Kotyledonarknospen ruhen, können im Keimjahr Bereicherungstriebe auch aus der Achsel des unteren Niederblattes hervorgehen. In beiden Fällen bleibt das erste Internodium eines Bereicherungstriebes gestaucht. Das erste Blattoorgan ist ein Niederblatt, das sich unter der Erdoberfläche befindet. Das nächste Internodium streckt sich stark. Distal entspringt am nächsten und übernächsten Knoten jeweils ein Schuppenblatt. Erst am übernächsten Knoten bildet sich eine einjochige Laubblattfieder. Die Struktur der einjährigen Pflanzen ähnelt stark dem Primärtrieb eines Keimlings. Basal befinden sich zwei bis drei Niederblätter, distal folgen Laubblattfidern, die stets einjochig gestaltet sind und unverzweigte Ranken tragen. Sprossausläufer wurden im Rahmen der Untersuchungen erst an einjährigen Individuen am Ende der zweiten Vegetationsperiode festgestellt, während VITKUS (1984) unterirdische Ausläufer bereits an Keimlingen beobachtete. Diese plagiotrop wachsenden Ausläufer, die für *L. japonicus* typisch sind, können an einjährigen Jungpflanzen aus tragblattlosen Knospen hervorgehen, die sich an der Basis des Sprosssystems befinden und von GLUCH (1971) u. a. an Jungpflanzen von *L. linifolius* und *L. pratensis* nachgewiesen wurden. Unterirdische Ausläufer können auch dann entstehen, wenn aus der Achsel von Niederblättern hervorgehende Sprosse zunächst plagiotrop wachsen und sich erst später aufrichten. Ein Merkmal der Ausläufer ist die sprossbürtige Bewurzelung. Das auf die persistierende Primärwurzel zurückzuführende Wurzelsystem einjähriger Individuen reicht bis in eine Tiefe von ca. 20-25 cm. Wie im Keimjahr unterscheidet sich die Hauptwurzel kaum von den Seitenwurzeln. Das exakte Alter weiterer untersuchter Juvenilstadien war nicht bekannt. Diese Stadien hatten Ausläufer, die eine Länge von bis zu 50 cm erreichten. Die basalen Laubblattfidern wiesen nur ein Joch auf, während die distalen Blattfidern aus zwei bis drei Jochen zusammengesetzt waren. Die

Hauptwurzel fortgeschrittener Juvenilstadien ist etwas kräftiger entwickelt als die Seitenwurzeln. Das Wurzelsystem ist bis zur dritten Ordnung verzweigt.

Nach BRIGHTMORE & WHITE (1963) wird das Adultstadium bereits im dritten Lebensjahr erreicht. Dieses Mindestalter dürfte jedoch zu niedrig veranschlagt sein. Die Entwicklung einer Infloreszenz korreliert mit der Anzahl der Fiederjochs der Laubblätter an einem blühenden Trieb. Blütenstände werden nur an solchen Trieben gebildet, deren Laubblätter überwiegend aus mindestens 4-5 Blättchenpaaren zusammengesetzt sind. Da im zweiten Lebensjahr befindliche Pflanzen nur Blätter mit einem Fiederjoch bilden, dürfte das Adultstadium mit großer Wahrscheinlichkeit nicht vor dem vierten Lebensjahr erreicht werden.

Die unterirdischen Ausläufer können eine Länge von bis zu 1,5 m erreichen. Sie wachsen zunächst plagiotrop, richten sich später am distalen Ende auf, durchstoßen die Erdoberfläche und bilden einen oberirdischen vegetativen oder generativen Trieb. Durch diese Fähigkeit können sie neue Standorte erobern (Guerilla-Strategie; vgl. LOVETT DOUST & LOVETT DOUST 1982), sind gegenüber Sandverwehungen toleriert werden (ŁUKASIEWICZ 1985). Die Ausläufer sind in regelmäßigen Abständen sprossbürtig bewurzelt. Die Wurzelanlagen entspringen nicht direkt an einem Knoten, sondern leicht unterhalb (Unterknotenwurzler). Die Position der Nodien markiert jeweils ein zweizipfliges schuppenförmiges Blatt, in dessen Achsel mehrere Kospen stehen. Ein Teil der Knospen kann noch im gleichen Jahr austreiben und so zur weiteren Verzweigung des Sprosssystems beitragen. Einige achselständige Knospen ruhen jedoch und werden als Innovationsknospen für die nächste Vegetationsperiode zurückgehalten. Die Ausläufer können mehrere Jahre alt werden, sie beginnen aber schätzungsweise nach dem vierten Lebensjahr abzusterben. Dadurch fragmentiert das Sprosssystem, und es kommt zur Entstehung von Dividuen.

Fertile Triebe entstehen nie am distalen Ende eines im aktuellen Jahr gebildeten Ausläufers, sondern entspringen immer direkt an älteren Ausläufern, ohne zunächst eine größere Strecke plagiotrop zu wachsen. Die Blütenstände der fertilen Triebe entspringen aus den Achseln der Laubblätter des unteren bzw. mittleren Sprossbereichs. Mit Hilfe der Blattranken finden sowohl die vegetativen als auch die fertilen Triebe Halt an der umgebenden Vegetation, wie z. B. den Dünengräsern *Ammophila arenaria* und *x Calammophila baltica*, und können so als Spreizklimmer aufrecht wachsen. Fehlen geeignete „Stützpflanzen“ in der Umgebung, liegen die oberirdischen Triebe der Strand-Platterbse häufig dem Boden an, weil das in der Sprossachse vorhandene Festigungsgewebe allein zumeist nicht ausreicht, um einen aufrechten, freitragenden Wuchs zu gewährleisten.

3.4 Reproduktion und Diasporologie

Cochlearia danica. Das Dänische Löffelkraut ist eine monokarpische Art, die sich ausschließlich generativ vermehrt. Die Blüte von *C. danica* zeigt den typischen Bau der Brassicaceen-Blüte (vier Kelchblätter, vier Kronblätter, sechs Staubblätter in zwei alternierenden Kreises, oberständiger Fruchtknoten). Im Knospenzustand überragen die Kelchblätter die Kronblätter deutlich. Wenn die Kronblätter ihre volle Länge erreicht haben, ist die Narbe schon empfangsbereit, während die Antheren noch geschlossen sind (Proterogynie). Die Staubbeutel befinden sich in diesem frühen Blütenstadium noch unterhalb des Griffels. Ca. 1-2 Tage später haben sich die Antheren geöffnet und sind durch Längenwachstum der Filamente in den Bereich der noch empfangsbereiten Narbe gerückt, wodurch Selbstbestäubung möglich wird. Autogamie wurde bereits von CRANE & GAIRDNER (1923) festgestellt. Die von FOCKE (1916) aufgestellte Vermutung, dass zur erfolgreichen Samenentwicklung Insektenbestäubung nötig ist, konnte nicht bestätigt werden. Trotz intensiver Beobachtungen am natürlichen Standort in Salzwiesen sowie an kultivierten Pflanzen im Botanischen Garten Kiel gelang es nicht, blütenbesuchende Insekten zu ermitteln. Die Samenbildung von Pflanzen, die mit feinmaschigen Netzen vor der Anthese verhüllt wurden, unterschied sich weder in quantitativer noch in qualitativer Hinsicht von der Diasporenentwicklung bei unverhüllten Pflanzen.

Auch nach der Bestäubung bleiben die Kronblätter für kurze Zeit noch beweglich, die Blüte schließt sich nachts sowie bei hoher Luftfeuchtigkeit. Schließlich vertrocknet aber der Griffel, und die Staubblätter fallen ab. Der Fruchtknoten vergrößert sich, die Kron- und Kelchblätter bleiben zunächst noch erhalten. In einem weiteren Entwicklungsstadium werden zuerst die Kronblätter abgeworfen, später auch die Kelchblätter. Die voll entwickelte Schötchenfrucht ist durch die Reste des getrockneten Griffels kurz bespitzt. Die Zeitspanne zwischen der Bestäubung und der Dissemination beträgt durchschnittlich $37,6 \pm 2,6$ Tage (SD, n = 16).

Je Fruchtknoten sind zwei bis zehn Samenanlagen vorhanden, am häufigsten wurden acht gezählt, am zweithäufigsten sechs. Die Anzahl der gebildeten Samen/Anzahl der vorhandenen Samenanlagen ähneln sich auffallend. Mit starker Näherung kann aus den errechneten Werten geschlussfolgert werden, dass sich aus ca. $\frac{3}{4}$ aller Samenanlagen Samen entwickeln. Da in der Regel aus jeder Blüte eine Frucht hervorgeht, kann ein kräftiges Individuum mit reicher Parakladientwicklung bis zu ca. 1000 fertile Samen bilden. Dieses hohe reproduktive Potential dürfte, neben anderen Faktoren, eine wichtige Ursache für das relativ zügige Vorschreiten der binnenländischen Kolonisation von Autobahnrandern sein. Die eiförmigen Samen sind die Diasporen, ihr Tausendkorngewicht beträgt 6,4 mg. Ein Teil der Samen löst sich bereits beim Abspringen der beiden Fruchtklappen, während einige Samen für kurze Zeit noch am Funiculus befestigt bleiben. Die Diasporen zeigen in ihrer strukturellen Organisation keine unmittelbaren Anpassungen an eine spezifische Ausbreitungsweise, zumeist fallen die Samen ohne Einwirkung äußerer Kräfte zu Boden (Semachorie). In den episodisch überfluteten Salzwiesen der Nord- und Ostsee können die auf der Bodenoberfläche befindlichen Diasporen zusätzlich durch Wellendynamik ausgebreitet werden (Hydrochorie). Auf den anthropogen geschaffenen Standorten an den Rändern von Autobahnen besitzt Anemochorie die größte Bedeutung. Durch Wind, insbesondere den Fahrtwind der Autos, werden die leichten Samen der Art aufgewirbelt und weiter ausgebreitet. Dieser Ausbreitungstyp wurde auch bei anderen Straßenrandhalophyten beobachtet (vgl. SCOTT & DAVISON 1985) und ist eine wesentliche Ursache für die erfolgreiche Besiedlung weiter Strecken des mitteleuropäischen Autobahnnetzes. An Autobahnen spielt vermutlich auch die ungewollte Ausbreitung mit Bodenmaterial eine Rolle (Rhyphochorie). So wird an Autobahnen in Baden-Württemberg im Rahmen der Straßenpflege am Fahrbahnrand angespültes

Erdmaterial regelmäßig entfernt und an solchen Autobahnrandern wieder ausgebracht, wo durch Niederschlagswasser Erdmaterial weggespült wurde (BREUNIG, pers. Mitt.). Im Erds substrat enthaltene Diasporen können auf diese Weise ausgebreitet werden.

***Eryngium maritimum*.** Die Stranddistel wird in der Literatur schon seit langem als monokarpische Art ausgewiesen (BUCHENAU 1875, HEGI 1926, AICHELE & SCHWEGLER 2000, JÄGER & WERNER 2005). Im Rahmen der eigenen Untersuchungen konnte aber nachgewiesen werden, dass *E. maritimum* eine polykarpische Art ist, die sich über viele Jahre generativ vermehren kann. Die von einigen Autoren erwähnte vegetative Reproduktion (FRISENDAHL 1926, WOŁK 1973) konnte nicht bestätigt werden. Die ungestielten Einzelblüten sitzen in der Achsel von dreigeteilten Tragblättern auf dem Boden einer köpfchenförmigen Partialfloreszenz. Auf der Oberfläche des Fruchtknotens sind bereits in diesem Entwicklungszustand die unregelmäßig angeordneten Emergenzen zu erkennen, die sich später an der Frucht zu stachelförmigen Auswüchsen entwickeln. Die fünf zugespitzten Kelchblätter alternieren mit den blass-violetten Kronblättern, die ein markantes *lobulum inflexum* aufweisen (SCHMITZ & FROEBE 1986), das auch bei anderen Arten der Gattung *Eryngium* vorhanden ist (vgl. TROLL 1926). Zwischen zwei Kronblättern steht ein Staubblatt auf Lücke. Im präfloralen Stadium sind die violett gefärbten Filamente stark eingekrümmt, und die noch geschlossenen Staubbeutel befinden sich innerhalb eines von zwei Kronblättern gebildeten Hohlraumes, den die Antheren erst während des Erblühens durch Streckungswachstum der Filamente verlassen. Die violett gefärbten Staubbeutel öffnen sich extrors, die grün-gelb gefärbten Narben sind zu diesem Zeitpunkt noch nicht rezeptiv. Genau wie *E. campestre* (vgl. KIRCHNER 1888, SCHULZ 1888) zeigt also auch *E. maritimum* Protandrie. Die beiden Griffel werden ca. 3-5 Tage nach dem Öffnen der Antheren rezeptiv, durchlaufen ein Längenwachstum und ändern ihre Farbe nach hell-violett. Insgesamt schreitet die Aufblühfolge in einer köpfchenförmigen Partialfloreszenz in akropetaler Richtung voran. Das Griffelpolster sondern Nektar ab, der u.a. Hummeln und Schmetterlinge anlockt. Die Zeitspanne zwischen dem Öffnen der Staubbeutel und der Dissemination beträgt im Mittel $78,6 \pm 6,2$ Tage (SD, n = 46).

Aus nahezu allen Blüten der Enddolde sowie den Parakladien erster und zweiter Ordnung im oberen Infloreszenzbereich entwickeln sich im Spätsommer bzw. Frühherbst reife Früchte. Diese verfärben sich braun und bleiben nach Abschluss der Reifung noch einige Zeit am kegelförmigen Boden der Partialfloreszenz haften. Eine Frucht besteht aus zwei Merikarprien, die sich entlang einer glatten Fugenfläche voneinander trennen; das für Doldenblütler typische Karpophor fehlt bei *E. maritimum*. Die Diasporen sind die Teilfrüchte, an denen sich die persistierenden, spitzstacheligen Kelchblätter befinden. Eine Enddolde bringt durchschnittlich $75,2 \pm 18,1$ Diasporen (SD, n = 50) hervor, während in den Parakladien erster Ordnung im Mittel $51,5 \pm 15,8$ Diasporen (SD, n = 54) gebildet werden. In den Parakladien zweiter Ordnung werden im Durchschnitt schließlich nur noch $34,6 \pm 13,3$ Diasporen (SD, n = 40) gebildet; wie bereits in Kap. 4.4 erwähnt, entwickeln sich in den Bereicherungstrieben dritter Ordnung keine Diasporen mehr. Ein Individuum, das zum ersten Mal blüht und nur eine Infloreszenz ausbildet, kann ca. 200-300 Diasporen entwickeln. Ältere Individuen, die reich verzweigt sind und bis zu 30 Infloreszenzen bilden, können pro Jahr bis zu ca. 9000 Diasporen hervorbringen. Eine so reiche Merikarprienbildung ist aber selten, die meisten Individuen bilden pro Jahr nicht mehr als ca. 1500 Teilfrüchte.

Während der Dissemination fallen die Diasporen zu Boden (Ballochorie). Windausbreitung (Anemochorie) tritt dann auf, wenn der trockene Fruchtstand mit noch daran befindlichen Früchten abbricht und von Herbststürmen verweht wird (Bodenroller). Eine große Bedeutung für die Neubesiedlung von Standorten hat die Ausbreitung mit Meerwasser (Hydrochorie, vgl.

CLAUSING & al. 2000). PREUSS (1911) und RIDLEY (1930) wiesen nach, dass die Diasporen auch nach mehrwöchigem Aufenthalt in Salzwasser ihre Keimfähigkeit beibehalten. Die Beschaffenheit der Diasporenoberfläche (stachelförmige Emergenzen, spitzstachelige Kelchblätter) spricht zunächst für Epizoochorie. Tatsächlich wurde dieser gelegentlich vermutete Ausbreitungstyp (z. B. HALVORSEN 1982, KADEREIT & al. 2005) aber bis jetzt noch nicht konkret bewiesen und dürfte in Anbetracht der linearen Habitate entlang der Meeresküsten sowie nur weniger in Frage kommender Vektoren (Wildkaninchen?) auch nur eine geringe Wahrscheinlichkeit besitzen. Möglicherweise wurde die phänotypische Anpassung an Epizoochorie von phylogenetischen Vorfahren „geerbt“, die dem Mediterrangebiet entstammen, in dem sich ein Mannigfaltigkeitszentrum der Untergattung *Eryngium* befindet (WÖRZ 2004).

***Lathyrus japonicus*.** Die Strand-Platterbse ist eine polykarpische Art. Die Bedeutung der generativen Reproduktion besteht vor allem in der Neubesiedlung von Standorten. Wenn ein Habitat erfolgreich besiedelt wurde, kommt der vegetativen Vermehrung durch Ausläufer eine weitaus höhere Bedeutung zu als der generativen Reproduktion durch Diasporen. An den natürlichen Standorten der Art treten deshalb nur selten isoliert wachsende Pflanzen auf, die eindeutig als Individuum erkennbar sind. Häufig bildet *L. japonicus* lockere bis dichte Bestände oberirdischer Triebe, die jeweils an verschiedenen unterirdischen Ausläufern entspringen können und bei denen es sich häufig um lose Aggregate von Dividuen handelt.

Die Blütenbiologie wurde bereits ausführlich von KNUTH (1898) und ASMUSSEN (1993) abgehandelt. Die stets zwittrigen Blüten sind protandrisch, die Narben werden erst dann rezeptiv, wenn die Cuticula der Stigmaoberfläche durch blütenbesuchende Insekten (i. d. R. Hummeln) beschädigt worden ist. Zu Beginn der Anthese weist die Fahne eine purpurrote Färbung auf, während die Flügel und das Schiffchen zumeist heller gezeichnet sind. In diesem Stadium ist die Fahne noch über die Flügel gewölbt. Nach der Bestäubung ändert sich die Blütenfarbe nach violett, und die Fahne richtet sich auf. Schließlich verwelken die Petalen und zeigen während dieses Vorgangs eine hellviolette Färbung. Bereits zu diesem Zeitpunkt verlängert sich der grün gefärbte Fruchtknoten, an dessen Oberfläche sich bereits schwach die Position der entstehenden Samen abzeichnet. Ca. 4 Wochen nach der Bestäubung hat die Hülsenfrucht ihre endgültige Größe erreicht, ist aber weiterhin noch grün gefärbt. In den nächsten 2 Wochen färbt sich die Hülse braun. Die zunächst noch turgeszenten Fruchtwände trocknen und nehmen eine ledrige Konsistenz an. Nicht aus jeder Blüte geht eine Frucht hervor. Eine Infloreszenz besteht aus 6-11 Blüten, im Durchschnitt aus $8,3 \pm 1,4$ (SD, n = 130). Ein Fruchtstand enthält 2-9 Hülsen, im Durchschnitt $4,6 \pm 1,8$ (SD, n = 130). Je Karpell sind 6-10 Samenanlagen vorhanden, das arithmetische Mittel beträgt $8,2 \pm 0,8$ (SD, n = 145). In einer Hülse werden 0-9 Samen gebildet, durchschnittlich $4,3 \pm 1,7$ (SD, n = 145).

Zur Dissemination, die ca. 6-7 Wochen nach der Bestäubung stattfindet (Durchschnitt: $49,7 \pm 5,4$ Tage; SD, n = 12), öffnen sich die Hülsen infolge zunehmender Austrocknung der Fruchtwand (Xerochasia). Die beiden Fruchtklappen rollen sich jeweils spiralig auf, dabei werden die Samen (= Diasporen) freigesetzt, an denen sich gelegentlich Überreste des Funiculus bzw. der Plazenta befinden können. Wie bei anderen Arten der Gattung *Lathyrus* fallen die Diasporen als Folge ihres relativ hohen Gewichts, das zwischen 23 und 51 mg schwankt (Durchschnitt: $37,1 \pm 4,2$ mg, SD, n = 343) ohne Einwirkung äußerer Kräfte zu Boden (Ballochorie). Im Frühherbst reifende Hülsen öffnen sich häufig nicht mehr, weil die in dieser Jahreszeit herrschende hohe Luftfeuchtigkeit ein Austrocknen der Fruchtwände und damit den xerochasischen Öffnungsmechanismus verhindert. In diesen Fällen bleiben die Samen in der Frucht eingeschlossen und werden erst dann frei, wenn die als Ganzes herabgefallene Hülse am Boden zersetzt wird. Der wichtigste Ausbreitungsmechanismus ist Hydrochorie;

wegen ihrer wasserundurchlässigen Testa können die Samen lange auf der Meeresoberfläche schwimmen und auch entfernte Küstenhabitats neu besiedeln.

3.5 Keimversuche

***Cochlearia danica*.** Die Samen des Dänischen Löffelkrauts weisen nach der Dissemination eine mehrwöchige Dormanz auf, sie bilden im Boden während dieser Zeit eine vorübergehende Samenbank (*transient seed bank*). Nach Ablauf der Dormanz laufen die Samen relativ schnell auf. Die Dormanz kann nicht durch Kälteeinwirkung gebrochen werden; diese Ergebnisse stehen im Gegensatz zu KOCH (1996), der *C. danica* als kältepositiv reagierende Art bezeichnet. Der Verlauf der Keimung hängt vom Salzgehalt des Substrats ab. In destilliertem Wasser laufen die Samen relativ schnell auf, die kumulative Keimrate betrug schon nach 5 Tagen 100%. Eine vollständige Keimung aller Samen wurde bei den salzhaltigen Lösungen nicht erreicht; bei Beendigung des Experimentes lag die kumulative Keimrate in der 60 mM Lösung bei 94%, in der 240 mM Lösung bei 95% und in der 600 mM Lösung bei 93%. Die Samen des Dänischen Löffelkrauts erreichen also eine hohe Keimrate auch in Kochsalzlösungen, die annähernd der Salzkonzentration von ozeanischem Meerwasser entsprechen. Diese Befunde sagen aber nichts darüber aus, ob sich die aus den Keimlingen hervorgehenden Jungpflanzen unter den entsprechenden Bedingungen in ihren Habitats auch etablieren könnten. Für ein erfolgreiches Wachstum und das Erreichen des Adultstadium dürfte an den Standorten der Art das Aussüßen durch Niederschlagswasser essenziell sein.

***Eryngium maritimum*.** Die Diasporen sind nach der Dissemination nicht keimfähig, sie weisen eine lange Dormanz auf, die unter natürlichen Bedingungen mindestens ein halbes Jahr andauert. Während dieser Zeit bilden die Diasporen im Boden eine ausdauernde Samenbank (*persistent seed bank*). Aus 120 Diasporen, die im Herbst 2002 aufgesammelt und in Topfkulturen im Freiland ausgesät wurden, entwickelten sich im Frühling 2003 insgesamt 36 Keimlinge. Ein Jahr später (2004) keimten in dieser Kultur 11 Diasporen, und ein weiteres Jahr (2005) später wurden schließlich noch 2 neue Keimlinge registriert, die aus dem im Herbst 2002 ausgebrachten Saatgut entstanden waren. Die Keimrate im ersten Jahr liegt damit bei 30% und die Gesamtkeimrate bei 41%. Offensichtlich ist ein großer Teil der von *E. maritimum* gebildeten Diasporen also steril. Eine Ursache für die lange Dormanz könnte in der sklerenchymatischen Beschaffenheit des dickwandigen Perikarps begründet sein, durch das nicht genügend Feuchtigkeit dringen kann, um die Keimung in Gang zu setzen. Allerdings wurde die Keimung auch nach Anritzen des Perikarps mit Sandpapier nicht beschleunigt.

***Lathyrus japonicus*.** Auch die Samen der Strand-Platterbse zeigen eine Dormanz, die mehrere Jahre andauern kann. Während dieser Zeit bilden die Samen im Boden eine ausdauernde Samenbank (*persistent seed bank*). Die Dormanz wird hauptsächlich durch die Wasserundurchlässigkeit der Testa verursacht. Im Laborexperiment mit im Juli 2006 aufgesammelten Diasporen wurde ermittelt, dass die Samen auch nach 14 Wochen noch völlig unversehrt in einer 0,24 M Kochsalzlösung (entspricht 14,0 g NaCl L⁻¹) schwammen. Erst nach mechanischer Beschädigung oder Zersetzung der Samenschale kann der eingeschlossene Embryo durch Wasseraufnahme quellen und die Keimung stattfinden. Wie bereits erwähnt, besitzt die generative Vermehrung durch Samen eine weit geringere Bedeutung, als die vegetative Reproduktion durch Ausläufer.

3.6 Jahreszeitliche Rhythmik

***Cochlearia danica*.** Wie bereits von FOCKE (1875) herausgefunden wurde, ist das Dänische Löffelkraut eine winterannuelle Pflanzenart. Die Lebensdauer eines Individuums beträgt weniger als ein Jahr. Dies gilt sowohl für die natürlichen Habitats in Salzwiesen, als auch für die sekundären Standorte an Autobahnen. Angaben, nach denen die Art als zwei- oder gar dreijährig ausgewiesen wird (z. B. WEIHE 1972, SCHULTZE-MOTEL 1986, KUMMER 2002, WEICHERDING 2006), können nicht bestätigt werden. Die beobachtete Phänologie stellt auch die von WATKINSON & DAVY (1985) vorgetragene These in Frage, nach der in Salzwiesen nur sommerannuelle Arten auftreten. Erste Keimlinge von *C. danica* wurden in Salzwiesen der Nord- und Ostsee bereits gegen Ende August bzw. Anfang September festgestellt. Die Samenkeimung erstreckt sich am natürlichen Standort bis etwa Mitte September. Diese Beobachtungen bestätigen FOCKE (1916), der für den Keimungszeitraum der Art den Spätsommer angibt. Am untersuchten Autobahnstandort im Süden Schleswig-Holsteins wurden ebenfalls Mitte September Keimlinge gefunden. Im Juvenilstadium, das nahtlos an das Keimlingsstadium anschließt, wird durch die Ausbildung weiterer Blätter oberhalb des Primärblattes die charakteristische Rosette entwickelt, mit der die Pflanzen den Herbst und den Winter überdauern. Das Juvenilstadium ist das längste Stadium im Lebenszyklus eines Individuums, es dauert standortsabhängig ca. 6-8 Monate. Mit der Anthese der Blüten im Bereich der Hauptfloreszenz wird schließlich das Adultstadium erreicht. In Salzwiesen der Nord- und Ostsee wurden erste blühende Individuen ab der zweiten Aprilhälfte festgestellt. Die Zeit der Vollblüte liegt am natürlichen Standort etwa in der Mitte des Monats Mai. Bereits während der Vollblüte beginnen die unteren Rosettenblätter abzusterben. Die Diasporenreifung dauert nach der Bestäubung ca. 5-6 Wochen. Im Laufe dieser Zeit bildet sich die Schötchenfrucht heraus. Die Dissemination beginnt in Salzwiesen gegen Ende Mai im Bereich der Hauptfloreszenz, während die Früchte im Bereich der Parakladien noch heranreifen. Die meisten Diasporen sind gegen Ende Juni ausgestreut, nur bei wenigen Individuen dauert die Samenausbreitung bis in die erste Julihälfte hinein an. Im Verlauf der Diasporenreifung vertrocknen die Pflanzen immer mehr. Wenn die Dissemination schließlich abgeschlossen ist, sind die Pflanzen vollständig abgestorben.

***Eryngium maritimum*.** Die Hauptzeit der Keimung beginnt Ende April, wobei an stark besonnten Standorten gelegentlich auch schon Anfang April Keimlinge beobachtet werden können. Selten können auch im Sommer Keimlinge der Art angetroffen werden. Wenige Keimlinge wurden noch zu Beginn des Monats Oktober gefunden. Die Laubblätter juveniler und adulter Pflanzen treiben gegen Anfang des Monats April aus. Ein Laubblatt hat eine Lebensdauer von ca. 8-12 Wochen, nach denen es allmählich vertrocknet und durch neue Blätter ersetzt wird. Bis zur Mitte des Monats September werden Laubblätter neu gebildet, die aber nicht mehr vollständig ausdifferenzieren. Mitte Oktober sind die meisten Blätter schließlich eingezogen. Erste blühende Pflanzen können ab Mitte Juli angetroffen werden, die Zeit der Vollblüte liegt in der ersten Augushälfte. In den Parakladien höherer Ordnung treten auch später noch Blüten auf, aus denen sich aber keine Diasporen entwickeln. Vereinzelt wurden Blüten gegen Ende des Monats Oktober an Individuen beobachtet, deren Laub zu diesem Zeitpunkt bereits vollständig vertrocknet war. Fruchtende Pflanzen treten ab der zweiten Septemberhälfte auf. Die zu diesem Zeitpunkt freigesetzten Diasporen stammen aus der Enddolde, die in den Parakladien höherer Ordnung entwickelten Diasporen werden bis weit in den November hinein ausgestreut. Die wenigen Früchte, die sich dann noch am Fruchtstand befinden, können im Spätherbst bzw. Winter nach dessen Loslösung vom Rhizom als „Bodenroller“ ausgebreitet werden.

Lathyrus japonicus. Am natürlichen Standort wurden Keimlinge der Strand-Platterbse ab Anfang Mai beobachtet. Die Keimlinge setzten ihr Wachstum, teilweise unter Austreiben der Kotyledonarknospen, bis Mitte September fort und zogen dann ein. Herbstkeimung konnte im Untersuchungsgebiet nicht beobachtet werden, ist für *L. japonicus* aber aus der Literatur bekannt (vgl. BRIGHTMORE & WHITE 1963). Tatsächlich fehlt bei Samen mit noch nicht ausgehärteter Testa die Dormanz (CHINNASAMY & BAL 2003), deshalb könnte Herbstkeimung theoretisch bei Samen auftreten, die der mehrjährigen Diasporenbank entstammen. Es ist jedoch fraglich, ob in diesem Fall die Kürze der noch verbleibenden Vegetationsperiode ausreicht, um genügend Assimilate für ein Überleben im Winter und ein neues Austreiben im nächsten Jahr zu bilden. Die Sprossausläufer juveniler und adulter Pflanzen durchbrechen an thermisch begünstigten Standorten bereits in der zweiten Märzhälfte die Erdoberfläche, an den übrigen Standorten häufig erst ab Mitte April. Wenige Tage nachdem die Sprossausläufer oberirdisch sichtbar wurden, entfaltet sich die erste Blattoberfläche. Von diesem Zeitpunkt an werden bis zum Herbst im distalen Sproßbereich ständig neue Blattanlagen entwickelt, während die basalen Laubblattoberflächen im Laufe der Vegetationsperiode verwelken. Vereinzelt wurden noch Anfang November Sprosse mit jungen Blattoberflächenanlagen beobachtet. Erst durch die Einwirkung andauernder Kälte im Herbst kommt das Wachstum der Sprosse zum Erliegen, und die oberirdisch sichtbaren Teile der Pflanzen sterben schließlich ab. Erste Blüten von *L. japonicus* können bereits in der ersten Hälfte des Monats Mai beobachtet werden. Die Zeit der Vollblüte erstreckt sich von Anfang Juni bis Mitte Juli. Vereinzelt können bis Ende September noch Blüten angetroffen werden. Dies gilt besonders für Pflanzen, die nicht offen exponiert niederliegend wachsen, sondern als Spreizklimmer zwischen mehr oder weniger dichten Beständen von Dünengräsern. Diese späten Blüten zeigen aber i. d. R. trotz des Vorhandenseins intakter Reproduktionsorgane keinen Samenansatz. Die Dissemination beginnt gegen Ende Juni, wenn sich die ersten Hülsen öffnen. Die Hauptzeit der Dissemination erstreckt sich bis Ende August bzw. Anfang September. Später reifende Hülsen öffnen sich häufig nur unvollständig oder gar nicht mehr, so dass die fertilen Samen in der Frucht eingeschlossen bleiben.

3.7 Naturschutz

***Cochlearia danica*.** Das Dänische Löffelkraut wird in keinem Bundesland als gefährdet betrachtet. Diese Einschätzung dürfte vor allem in Anbetracht der außerordentlichen Arealexpanسیون entlang von Autobahnen berechtigt sein, als deren Folge die binnenländischen Populationen die natürlichen Vorkommen in Küstensalzwiesen inzwischen übertreffen. Aus naturschutzfachlicher Sicht sind die Vorkommen an Autobahnen aber anders zu bewerten, als das Auftreten von weiteren Straßenrandhalophyten, wie z. B. *Senecio inaequidens* oder *Dittrichia graveolens*, deren Anwesenheit in Mitteleuropa rein anthropogen bedingt ist. Im Unterschied zu diesen Arten handelt es sich bei *C. danica* zum einen um eine in Deutschland heimische Art, deren natürliche Biotope, die Küstensalzwiesen, als gefährdet eingeschätzt werden (RIECKEN & al. 1994). Zum anderen dürfte es ungewiss sein, ob die binnenländische Arealerweiterung tatsächlich irreversibel ist. Wie am Beispiel anderer halotoleranter Arten sekundärer Binnensalzstellen deutlich wurde (vgl. GARVE & GARVE 2000), kann nach einer Phase des massenhaften Auftretens ein totaler Zusammenbruch bis hin zum Erlöschen erfolgen. Im Fall von *C. danica* ist eine Veränderung der Standortseigenschaften an Autobahnrandern denkbar, weil in Anbetracht zu erwartender deutlich milderer Winter („*global warming*“) und der Korrelation zwischen Streusalzmenge und Wintertemperaturen (STOTTELE 1995) zur Verhinderung von Glatteisbildung auf Autobahnen in Zukunft vermutlich weniger Tausalz ausgebracht werden muss, als in den letzten Jahrzehnten. Dadurch dürfte der Konkurrenzvorteil der Halotoleranz an Straßenrandern immer weniger zum Tragen kommen. Um herauszufinden, ob *C. danica* an Autobahnen unter diesen Bedingungen von Glykophyten verdrängt werden würde, sind weitere Untersuchungen notwendig.

***Eryngium maritimum*.** Die Gefährdungssituation der Stranddistel wird im deutschen Küstenraum bundeslandbezogen unterschiedlich eingeschätzt. Während die Bestände der Art in Niedersachsen und Schleswig-Holstein als gefährdet betrachtet werden (Rote Liste Kategorie 3; GARVE 2004, MIERWALD & ROHMAN 2006), gilt *E. maritimum* in Mecklenburg-Vorpommern sogar als stark gefährdet (Rote Liste Kategorie 2; VOIGTLÄNDER & HENKER 2005). Wichtige Gefährdungsursachen für die Stranddistel im deutschen Küstenraum sind Tourismus, Standorts-Nutzungswandel, Extinktion bzw. Habitatzerstörung durch *Rosa rugosa*, Küstenschutzmaßnahmen sowie Herbivorie. Während den ersten vier Faktoren eine große Bedeutung zukommt, spielt Verbiss durch Tiere (Wildkaninchen) nur an einigen Standorten eine Rolle. Für die Populationen an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins muss eine Überalterung konstatiert werden, die häufig durch Standortnutzungswandel verursacht wird. In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts befanden sich reiche Vorkommen auch auf Salzgrünland, das von Rindern extensiv beweidet wurde (vgl. EBERLE 1979). Individuen, die heute an Standorten mit geschlossener Vegetationsdecke wachsen, kennzeichnen einst offene Bereiche, an denen die Sukzession inzwischen fortgeschritten ist. Die Diasporen der hier vorkommenden Pflanzen können in der Regel nicht mehr zur Populationsverjüngung beitragen, weil die Etablierung der Keimlinge durch eine dichte Streuschicht verhindert wird. Durch die Wiederaufnahme der Beweidung an ausgewählten Standorten könnten offene Mikrohabitate geschaffen werden, die für die Keimlingsetablierung wichtig sind.

***Lathyrus japonicus*.** Auch die Gefährdungssituation der Strand-Platterbse wird im deutschen Küstengebiet bundeslandbezogen unterschiedlich eingeschätzt. Die wenigen Vorkommen in Niedersachsen sind konstant und keiner feststellbaren Bedrohung ausgesetzt (Rote Liste Kategorie R, GARVE 2004). In Schleswig-Holstein wird die Strand-Platterbse zwar als gefährdet betrachtet (Rote Liste Kategorie 3), MIERWALD & ROHMAN (2006) weisen jedoch darauf hin, dass sich die Bestände in diesem Gebiet nach starken Rückgängen in der

Vergangenheit mittlerweile stabilisiert haben. In Mecklenburg-Vorpommern wird *L. japonicus* als rückläufig eingeschätzt, aber als aktuell noch nicht gefährdet. Für dieses Bundesland stuften VOIGTLÄNDER & HENKER (2005) *L. japonicus* in die Vorwarnliste ein. Zu den wichtigsten Gefährdungsfaktoren für die Art gehören in Deutschland Tourismus und Küstenschutz. Durch Trittschäden können die Bestände der Strand-Platterbse lokal stark geschädigt werden, vitale Populationen finden sich vor allem in solchen Gebieten, aus denen der Mensch konsequent ausgegrenzt wird (z. B. Truppenübungsplätze, Naturschutzgebiete). Durch Küstenschutzmaßnahmen wird die natürliche Dynamik an Meeresküsten behindert und auf diese Weise die Schaffung neuer Primärstandorte für die Strand-Platterbse verhindert. Im Unterschied zur Stranddistel kann sich die Strand-Platterbse wegen ihrer Fähigkeit zur Ausläuferbildung aber auch in Sukzessionsstadien mit weitgehend geschlossener Vegetationsdecke ausbreiten. Der Schutzbedarf ist im Vergleich zu *E. maritimum* also deutlich niedriger anzusetzen.

4. Literatur

- AG GEOBOTANIK MECKLENBURG-VORPOMMERN (2005): <http://geobot.botanik.uni-greifswald.de/sammlungen/index.htm> [Dezember 2005].
- AICHELE, D. & H.-W. SCHWEGLER (2000): Die Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. 3. 2. Aufl. – Kosmos, Stuttgart. 576 S.
- ASMUSSEN, C. B. (1993): Pollination biology of Sea Pea, *Lathyrus japonicus*: floral characters and activity and flight patterns of bumblebees. – Flora **188**: 227-237.
- BREUNIG, T. (2007): Das Dänische Löffelkraut (*Cochlearia danica*) – eine Küstenpflanze erobert das Binnenland. – Pflanzenpresse **15**: 26-28.
- BRIGHTMORE, D. & P. H. F. WHITE (1963): *Lathyrus japonicus* WILLD. – Journal of Ecology **51**: 795-801.
- BUCHENAU, F. (1875): Weitere Beiträge zur Flora der ostfriesischen Inseln. – Abhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen **4**: 217-277.
- CLAUSING, G., K. VICKERS & J. W. KADEREIT (2000): Historical biogeography in a linear system: genetic variation of Sea Rocket (*Cakile maritima*) and Sea Holly (*Eryngium maritimum*) along European coasts. – Molecular Ecology **9**: 1823-1833.
- CRANE, M. B. & A. E. GAIRDNER (1923): Species-crosses in *Cochlearia*, with a preliminary account of their cytology. – Journal of Genetics **13**: 187-200.
- CURLE, C. M., O. E. STABBETORP & I. NORDAL (2006): *Eryngium maritimum*, biology of a plant at its northernmost localities. – Nordic Journal of Botany **24**: 617-628.
- DUNKEL, F.-G. (1987): Das Dänische Löffelkraut (*Cochlearia danica* L.) als Strassenrandhalophyt in der Bundesrepublik. – Floristische Rundbriefe **21**: 39.
- DUNKEL, F.-G., L. MEIEROTT & D. THEISINGER (2001): *Cochlearia danica* L. erreicht Bayern. – Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft **71**: 159-160.
- EBERLE, G. (1979): Unsere Stranddistel. – Berichte des Vereins »Natur und Heimat« und des Naturhistorischen Museums zu Lübeck **16**: 3-24. Sonderdruck, Lübeck.
- ELSEN, T. (1997): Binnensalzstellen an Rückstandshalden der Kali-Industrie. – Naturschutzreport **12**: 63-117.
- EMRICH, P. & W. SCHNEDLER (1999): *Cochlearia danica* L., das Dänische Löffelkraut, auch in Hessen in Ausbreitung. – Hessische Floristische Briefe **48**: 33-36.
- ETZOLD, H. (1983): Eine kontrastreiche, simultane Mehrfachfärbung für pflanzenanatomische Präparate. – Mikrokosmos **72**: 213.
- FOCKE, W. O. (1916): Zur Kenntnis der nordeuropäischen Arten von *Cochlearia*. – Schriften des Vereins für Naturkunde an der Unterweser **5**: 3-16.
- FRISENDAHL, A. (1926): Biologiska och morfologiska iakttagelser över *Eryngium maritimum* L. – Meddelanden från Göteborgs Botaniska Trädgård **2**: 123-142.
- FUKAREK, F. & H. HENKER (2006): Flora von Mecklenburg-Vorpommern. – Weissdorn-Verlag, Jena. 428 S.
- GARVE, E. (2004): Rote Liste und Florenliste der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen – 5. Fassung, Stand 1.3.2004. – Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen **24**: 1-76.
- GARVE, E. & V. GARVE (2000): Halophyten an Kalihalden in Deutschland und Frankreich (Elsass). – Tuexenia **20**: 375-417.
- GARVE, E. (2007): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen **43**: 1-507.
- GLUCH, W. (1971): Wuchsformstudien an zentraleuropäischen Fabaceen. IV. Die Stauden der Gattungen *Lathyrus* L. und *Vicia* L. – Feddes Repertorium **81**: 539-575.
- GUDER, C., C. EVERS & D. BRANDES (1998): Kalihalden als Modellobjekte der kleinräumigen Florendynamik dargestellt an Untersuchungen im nördlichen Harzvorland. – Braunschweiger Naturkundliche Schriften **5**: 641-665.

- GURUSAMY, C., P. J. DAVIS & A. K. BAL (2000): Seasonal changes in perennial nodules of Beach Pea (*Lathyrus maritimus* [L.] BIGEL.) with special reference to oleosomes. – International Journal of Plant Sciences **161**: 631-638.
- HAEUPLER, H. & R. WISSKIRCHEN (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Ulmer, Stuttgart. 765 S.
- HALVORSEN, R. (1982): Sjeldne og sårbare plantearter i Sør-Norge. V. Strandtistel (*Eryngium maritimum*). – Blyttia **40**: 163-173.
- HÄRDTLE, W. (1984): Vegetationskundliche Untersuchungen in Salzwiesen der ostholsteinischen Ostseeküste. – Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg **34**: 1-142.
- HEGI, G. (1926): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. 5/2. – Hanser, München. 883 S.
- IRMISCH, T. (1859): Ueber *Lathyrus tuberosus* und einige andere Papilionaceen. – Botanische Zeitung (Berlin) **17**: 57-63, 65-72, 77-84.
- JÄGER, E. J. (1968): Die pflanzengeographische Ozeanitätsgliederung der Holarktis und die Ozeanitätsbindung der Pflanzenareale. – Feddes Repertorium **79**: 157-335.
- JÄGER, E. J. (1997): Beiträge zur Wuchsform und Biologie der Gefäßpflanzen des herzynischen Raumes. – Hercynia **30**: 215-216.
- JÄGER, E. J. & K. WERNER (2005): Exkursionsflora von Deutschland. Bd. 4. Gefäßpflanzen: Kritischer Band. 10. Aufl. – Spektrum, München. 980 S.
- KADEREIT, J. W., R. ARAFEH, G. SOMOGYI & E. WESTBERG (2005). Terrestrial growth and marine dispersal? Comparative phylogeography of five coastal plant species at a European scale. – Taxon **54**: 861–876.
- KAUERS, M. & R. THEUNERT (1994): Die Flora von Peine. – Ökologieconsult-Schriften **2**: 1-372.
- KIRCHNER, O. (1888): Flora von Stuttgart und Umgebung. – Ulmer, Stuttgart. 767 S.
- KNUTH, P. (1898): Handbuch der Blütenbiologie. Bd. 2. – Engelmann, Leipzig.
- KOCH, M. (1996): Zur Ausbreitung des Dänischen Löffelkrauts (*Cochlearia danica* L.) als Küstensippe in das Niedersächsische Binnenland. – Floristische Rundbriefe **30**: 20-23.
- KORNECK, D., M. SCHNITTLER & I. VOLLMER (1996): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta et Spermatophyta) Deutschlands. – Schriftenreihe für Vegetationskunde **28**: 21-187.
- KRISCH, H. (1992): Ökologisch-soziologische Artengruppen und Pflanzengesellschaften im Geolitoral der Boddenküste (Ostsee). – Phytocoenologia **19**: 1-28.
- KUMMER, V. (2002): *Cochlearia danica* nun auch in Brandenburg. – Verhandlungen des Botanischen Vereins Berlin-Brandenburg **135**: 17-23.
- LOVETT DOUST, L. & J. LOVETT DOUST (1982): The battle strategies of plants. – New Scientist **95**: 81-84.
- ŁUKASIEWICZ, A. (1985): Die Eigenschaftsvalorisation bei Bestimmung der Lebensformen der Pflanzen am Beispiel psammophiler Gattungen. – Feddes Repertorium **96**: 145-156.
- METZING, D. (2005): Küstenflora und Klimawandel – der Einfluss der globalen Erwärmung auf die Gefäßpflanzenflora des deutschen Küstengebietes von Nord- und Ostsee. – Dissertation an der Math.-Nat.-Fak. der Carl v. Ossietzky-Universität Oldenburg. 439 S.
- MIERWALD, U. & K. ROHMAN (2006): Die Farn- und Blütenpflanzen Schleswig-Holsteins. Rote Liste. Band 1. – Pirwitz Druck, Kiel. 122 S.
- MÖLLER, H. (1975): Soziologisch-ökologische Untersuchungen der Sandküstenvegetation an der Schleswig-Holsteinischen Ostsee. – Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg **26**: 1-166.
- MULLER, F. M. (1978): Seedlings of the north-western European lowland. – Junk, Den Haag. 644 S.
- POSCHLOD, P., D. MATTHIES, D., S. JORDAN & C. MENGEL (1996): The biological flora of Central Europe – an ecological bibliography. – Bull. Geobot. Inst. ETH **62**: 89-108.

- PREUSS, H. (1911): Die Vegetationsverhältnisse der deutschen Ostseeküste. – Kafemann, Danzig. 213 S.
- PÜTZ, N. & I. SUKKAU (2002): Seedling establishment, bud movement, and subterranean diversity of geophilous systems in Apiaceae. – *Flora* **197**: 385-393.
- RAABE, E.-W. (1981): Über das Vorland der östlichen Nordsee-Küste. – *Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg* **31**: 1-118.
- RIDLEY, H. N. (1930): The dispersal of plants throughout the world. – Reeve, Ashford. 744 S.
- RIECKEN, U., E. RIES, & A. SSYMANK (1994): Rote Liste der gefährdeten Biotoptypen der Bundesrepublik Deutschland. – *Schrift.R. f. Landschaftspflege u. Naturschutz* **41**: 5-184.
- ROTH, I. (1961): Histogenese der äquifazialen Blätter einiger Strand- und Dünenpflanzen. – *Flora* **150**: 95-116.
- SCHMIDT, J. (1899): Om ydre Faktorers Indflydelse paa Løvbladets anatomiske Bygning hos en af vore Strandplanter. – *Botanisk Tidsskrift* **22**: 145-165.
- SCHMITZ, J. & H. A. FROEBE (1986): Bestandsaufnahme der Kronblattstrukturen der mitteleuropäischen Umbelliferen und die Frage ihrer taxonomischen Auswertung. – *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* **106**: 337-357.
- SCHULTZE-MOTEL, W. (1986): Gustav Hegi - Illustrierte Flora von Mitteleuropa 4/1, 3. Aufl. – Paul Parey, Berlin, Hamburg. 598 S.
- SCHULZ, A. (1888): Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen. – Theodor Fischer, Kassel. 103 S.
- SCOTT, N. E. & A. W. DAVISON (1985): The distribution and ecology of coastal species on roadsides. – *Vegetatio* **62**: 433-440.
- SEYBOLD, S. (1973): Der Salzschwaden (*Puccinellia distans* (JACQ.) PARL.) an Bundesstraßen und Autobahnen. – *Floristische Rundbriefe* **7**: 70-72.
- STOTTELE, T. (1995): Vegetation und Flora am Straßennetz Westdeutschlands. – *Dissertationes Botanicae* **248**: 1-360.
- TROLL, W. (1926): Über die Staubblattkrümmung der Umbelliferen. – *Flora* **120**: 227-242.
- TROLL, W. (1954): Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. 1. Teil. – Fischer, Jena.
- TROLL, W. 1964: Die Infloreszenzen 1. – 615 S.; Fischer, Jena.
- TURMEL, J.-M. (1947): Multiplication végétative des *Eryngium*. II. Bouturage de l'*Eryngium maritimum* L. – *Bulletin de la Société Botanique de France* **94** : 138-142.
- VITKUS, A. A. (1984): Rost i morfoložičeskie osobennosti kornej i korneviš *Lathyrus maritimus* (Fabaceae). – *Botaničeskij Žurnal* **69**: 648-653.
- VOIGTLÄNDER, U. & H. HENKER, H. (2005): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen Mecklenburg-Vorpommerns. 5. Fassung. – Turo Print, Schwerin. 59 S.
- WATKINSON, A. R. & A. J. DAVY (1985): Population biology of salt marsh and sand dune annuals. – *Vegetatio* **62**: 487-497.
- WEBER, H. E. (1987): Das Dänische Löffelkraut (*Cochlearia danica* L.) dringt neuerdings ins Binnenland vor. – *Natur und Heimat* **47**: 86-87.
- WEBER, H. E. (1995): Flora von Südwest-Niedersachsen und dem benachbarten Westfalen. – Wenner, Osnabrück. 770 S.
- WEICHERDING, F.-J. (2006): Das Dänische Löffelkraut (*Cochlearia danica* L.), eine Küstensippe, neu im Saarland und in Lothringen. – *Abhandlungen der Delattinia* **32**: 157-169.
- WEIHE, K. (1972): Illustrierte Flora. Deutschland und angrenzende Gebiete, 23. Aufl. – Parey, Hamburg, Berlin. 1607 S.
- WESTHOFF, V. (1947): The vegetation of dunes and salt marshes on the Dutch islands of Terschelling, Vlieland and Texel. – Horsts, Gravenhage.

- WESTHUS, W., J. PUSCH & T. VAN ELSSEN (1997): Binnensalzstellen und Salzpflanzen in Thüringen – Versuch einer Bilanz. – Naturschutzreport **12**: 163-169.
- WOŁK, K. (1973): The directive tendency of dispersion of the Sea-holly (*Eryngium maritimum* L.) specimens. – Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences, Série de sciences biologiques **21**: 589-591.
- WÖRZ, A. (2004): On the distribution and relationships of the South-West Asian species of *Eryngium* L. (Apiaceae-Saniculoideae). – Turkish Journal of Botany **28**: 85-92.
- ZAJĄC, A. & M. ZAJĄC (2001): Distribution Atlas of Vascular Plants in Poland. – Jagiellonian University, Cracow. 714 S.

5. Veröffentlichungen

Cochlearia danica L.

BURMESTER, A. & I. STATSMANN (2007): Beiträge zur Biologie und Anatomie von *Cochlearia danica* L. – Berichte der Botanischen Arbeitsgemeinschaft Südwestdeutschlands **7**: zum Druck akzeptiert.

Eryngium maritimum L.

BURMESTER, A. (2007): Zur Bestandssituation von *Eryngium maritimum* L. an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins. – Floristische Rundbriefe **40**: 63-75.

BURMESTER, A. (2008): Beiträge zur Biologie und Anatomie von *Eryngium maritimum* L. – Abhandlungen herausgegeben vom Naturwissenschaftlichen Verein zu Bremen **46/3**: zum Druck akzeptiert.

Lathyrus japonicus Willd.

BURMESTER, A. & N. HERRMANN (2007): Beiträge zur Biologie und Anatomie von *Lathyrus japonicus* Willd. – Abhandlungen herausgegeben vom Naturwissenschaftlichen Verein zu Bremen **46/2**: im Druck.

Beiträge zur Biologie und Anatomie von *Cochlearia danica* L.

ANJA BURMESTER & INGA STATSMANN

Zusammenfassung

Das Dänische Löffelkraut (*Cochlearia danica* L.) ist eine winterannuelle Pflanzenart, die ursprünglich an den Meeresküsten beheimatet ist und seit zwei Jahrzehnten in das zentraleuropäische Binnenland vordringt. In der vorliegenden Arbeit werden mögliche Gründe für die Anwesenheit an Autobahnen und Kalihalden kritisch diskutiert. *C. danica* vermehrt sich durch Autogamie und kann je Individuum bis zu 1000 Samen bilden. Die Samen weisen eine kurze Dormanz auf und keimen auch in salzhaltigem Substrat. Anatomische Besonderheiten im Wurzelaufbau werden diskutiert.

Abstract

The Danish Scurvygrass (*Cochlearia danica* L.) is a winter annual coastal plant species, that occupies the midland of Central Europe since two decades. In the present work possible reasons for the occurrences of *C. danica* at highways and potash-mine dumps are critically discussed. *C. danica* reproduces by autogamy. Each individual can produce up to 1000 seeds. Seeds have a short dormancy and germinate even in salty substrate. Anatomical peculiarities in root construction are discussed.

1 Einleitung

Das Dänische Löffelkraut, *Cochlearia danica* L., ist eine halotolerante Pflanzenart, die ursprünglich in Küstensalzwiesen der Nord- und Ostsee beheimatet ist und dort als Assoziationscharakterart des *Sagino maritima*-*Cochlearietum danicae* R. Tx. et Gillner 1957 betrachtet wird (SCHUBERT & al. 2001). Vor ca. zwei Jahrzehnten begann *C. danica* entlang von Autobahnrandern in das zentraleuropäische Binnenland vorzudringen. In Baden-Württemberg wurde die Art zum ersten Mal 1995 an der Bundesautobahn A 5 zwischen Karlsruhe und Basel beobachtet (BREUNIG 2007).

Bisherige Erwähnungen von *C. danica* in der Literatur enthalten, von wenigen Ausnahmen abgesehen (z. B. FOCKE 1875, WEICHERDING 2006), kaum Angaben zur Biologie der Art. Die Angaben beschränken sich zumeist auf die Meldung neuer Funde, die das weitere Fortschreiten der binnenländischen Arealexansion dokumentieren. Über die Wuchsform, die Individualentwicklung, die Reproduktions- und Ausbreitungsbiologie sowie die jahreszeitliche Rhythmik des Dänischen Löffelkrauts ist nur wenig bekannt. So besteht das Ziel der vorliegenden Arbeit vor allem darin, die vorhandenen Kenntnislücken auf den genannten Gebieten zu schließen. Darüberhinaus sollen anatomische Untersuchungen dazu beitragen, das Wissen über den mikrostrukturellen Bau der Art zu erweitern. Die Ausführungen werden ergänzt um eine Darstellung der gegenwärtig bekannten Verbreitung von *C. danica* in Deutschland sowie eine kritische Diskussion der in der Literatur vermuteten Ursachen des Auftretens an anthropogen geschaffenen Salzstellen im Binnenland. Auf diese Weise soll die vorliegende Arbeit nicht zuletzt auch einen Beitrag zur Klärung des „Halophytenproblems“ (vgl. GUDER & al. 1998, GARVE 1999a) leisten.

2 Material und Methoden

Daten zur Phänologie und Blütenbiologie von *C. danica* wurden am natürlichen Standort der Art in Küstensalzwiesen (Nordsee: St. Peter-Ording, Böhl, MTB 1717/2; Ostsee: Fehmarn, Niobe-Denkmal, MTB 1432/4) in den Jahren 2002-2006 sowie an einem Autobahnstandort in Schleswig-Holstein (Auffahrt zum Parkplatz Roseburg an der Bundesautobahn A 24, MTB 2429/2) in den Jahren 2002-2003 erhoben. Parallel dazu wurden im Botanischen Garten der Christian-Albrechts-Universität Kiel in den Jahren 2002-2006 Pflanzen kultiviert, an denen morphologische, anatomische und ultrastrukturelle Untersuchungen durchgeführt wurden. Die anatomischen Handschnitte wurden nach der von ETZOLD (1983) beschriebenen Methode angefertigt. Zur Ermittlung der Spaltöffnungsdichten wurden von der Blattober- und Unterseite Nagellackabzüge hergestellt und diese Präparate unter dem Mikroskop ausgezählt. Das Keimexperiment wurde bei Raumtemperatur mit Kochsalzlösungen unterschiedlicher Konzentration (60 mM = 3,5 g NaCl/L; 240 mM = 14,0 g NaCl/L; 600 mM = 35,0 g NaCl/L) sowie destilliertem Wasser als Kontrollgruppe in der Zeit vom 05.08-01.09.2006 durchgeführt. Je Konzentrationsstufe wurden 5 mit Filterpapier ausgelegte Petrischalen (Durchmesser: 4,5 cm) mit je 20 Samen bestückt, mit der entsprechenden Flüssigkeit versetzt und während des gesamten Experiments feucht gehalten. Die Kontrolle erfolgte täglich, als Kriterium der Samenkeimung wurde das Sichtbarwerden der Radicula gewertet.

3 Verbreitung

3.1 Gesamtverbreitung

Das Areal der ursprünglich litoral verbreiteten Art erstreckt sich von der Atlantikküste der Iberischen Halbinsel bis in das westliche Nordseegebiet im Bereich Südkandinavien. Das Areal schließt die Britischen Inseln ein. Im Ostseeraum dringt das Dänische Löffelkraut bis in den Finnischen Meerbusen vor, wobei die Küsten des südöstlichen und östlichen Baltikums nicht besiedelt werden. Vor circa drei Jahrzehnten begann *C. danica* im kontinentalen Westeuropa sekundär geschaffene, streusalzbeeinflusste Standorte entlang von Straßenrändern zu erschließen. In Großbritannien wurde die Art an Autobahnen schon 1968 beobachtet (BURTON 1996), der erste Fund an Autobahnen in den Niederlanden datiert aus dem Jahr 1977 (MENNEMA 1986). Inzwischen hat das Dänische Löffelkraut Deutschland in Nord-Süd-Richtung entlang von Autobahnen vollständig durchquert (vgl. Kap. 3.2) und ist mittlerweile auch in der Schweiz nachgewiesen worden (CIARDO & DELARZE 2005). Das Spontanareal darstellende Verbreitungskarten finden sich bei HULTÉN & FRIES (1986) und JALAS & al. (1996).

3.2 Regionalverbreitung in Deutschland

Das Dänische Löffelkraut ist in Salzwiesen der Nord- und Ostseeküste beheimatet. Wie bereits vielfach dokumentiert (siehe Auflistung floristischer Datenquellen am Ende dieses Absatzes), dringt die Art seit einiger Zeit in das zentraleuropäische Binnenland vor. In ihrer Gesamtheit übertreffen die binnenländischen Populationen inzwischen die natürlichen Vorkommen im Bereich der Meeresküsten. Im

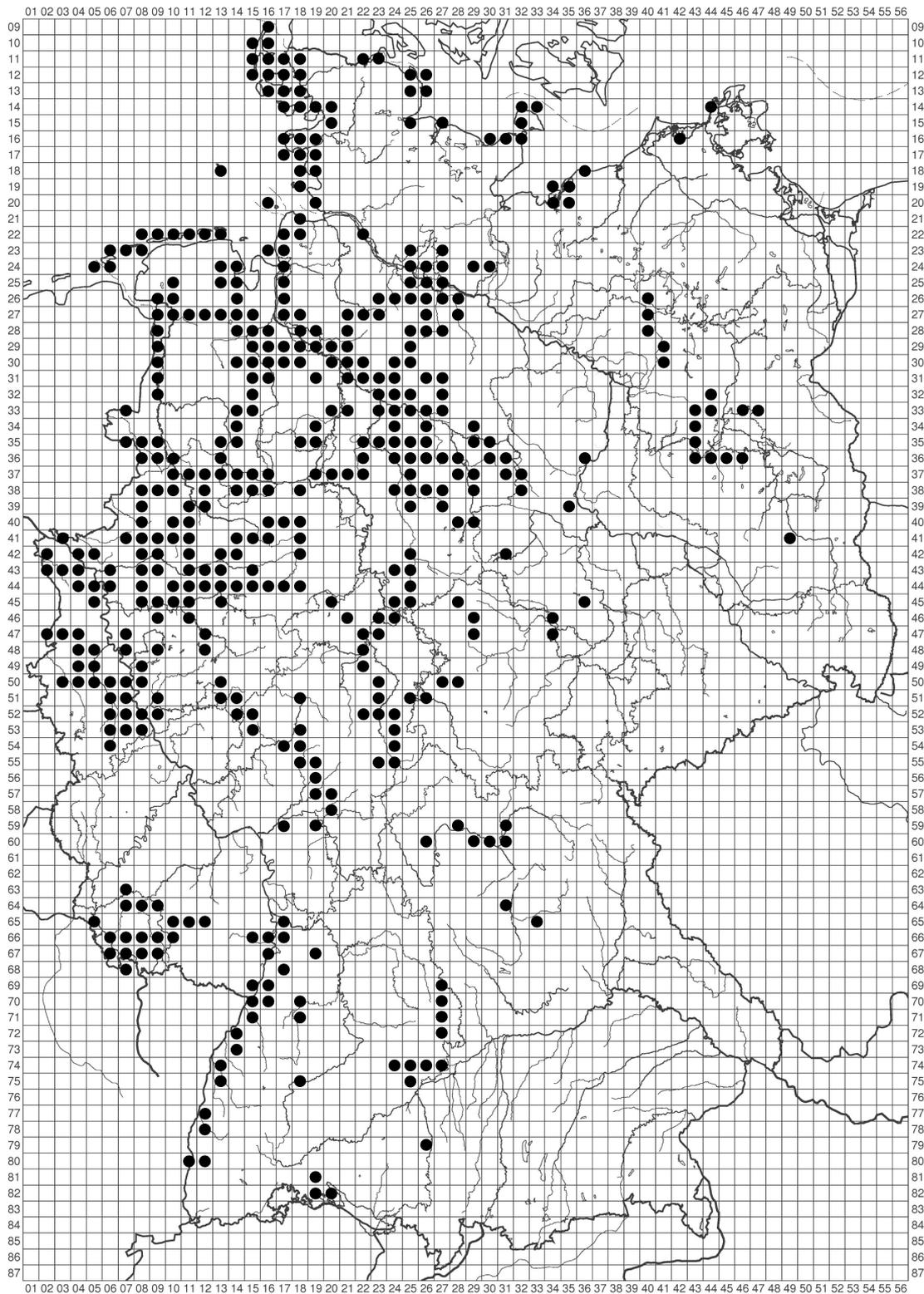


Abb. 1: Verbreitung von *C. danica* in Deutschland. Die Karte widerspiegelt den gegenwärtigen Kenntnisstand und erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Sehr gut bearbeitet sind Niedersachsen (GARVE 2007), Nordrhein-Westfalen (HAEUPLER & al. 2003) und das Saarland (WEICHERDING 2007), während die Art in anderen Bundesländern deutlich weiter verbreitet sein dürfte, als aus der Karte auf Grund mangelhafter Datenlage sichtbar wird.

Binnenland muss unterschieden werden zwischen Vorkommen an Straßenrändern (überwiegend Autobahnen) sowie Rückstandshalden der Kali-Industrie. Untergeordnete Bedeutung hat zur Zeit das Auftreten der Art an Bahnstrecken. Die gegenwärtig bekannte Verbreitung von *C. danica* in Deutschland ist in Abb. 1 dargestellt. Die Verbreitungskarte wurde nach einer umfassenden Auswertung unterschiedlicher Datenquellen entworfen (Fachbücher, Zeitschriftenartikel, Online-Publikationen), die konkrete Fundortangaben zu *C. danica* enthalten: ADOLPHY (2004), AG GEOBOTANIK MECKLENBURG-VORPOMMERN (2005), BIOLOGISCHE STATION WESTLICHES RUHRGEBIET e. V. (2004-2006), BOTANISCHER VEREIN ZU HAMBURG e. V. (2007), BREUNIG (2000, 2007), BÜSCHER (1999), CORDES (1999a, 1999b), DUNKEL (1987), DUNKEL & al. (2001), ELSÉN (1997), EMRICH & SCHNEDLER (1999), FEDER (2000), FRITZSCH & al. (2005), GARVE (1999b, 2007), GARVE & GARVE (2000), GREGOR (1998), GUDER & al. (1998), HAEUPLER & al. (2003), HERDAM (1998a, 1998b, 2001), JAGEL (1999), JOHN (2000), JUNG (2004), KAISER (1999), KAISER & al. (1996), KASPEREK (1999), KLEMM (2004), KOCH (1996, 1997), KORSCH & al. (2002), KULBROCK & KULBROCK (1995), KUMMER (2002, 2003), LIENENBECKER (2000), MÜLLER (1995), E. W. RAABE (1987), U. RAABE (1997), WEICHERDING (2006), WERNICKE (2004), WOLFF & LANG (2000, 2002, 2003). Neufunde aus Nord- und Süddeutschland werden in Tab. 1 aufgeführt.

Tab. 1: Unpublizierte Vorkommen von *C. danica* an Autobahnen bzw. Bundesstraßen in Deutschland. MTB = Messtischblatt

MTB	Fundort	Monat/Jahr	Beobachter
2429	A 24, Parkplatz Roseburg	05/2002	Burmester
2430	A 24, Besenthal	05/2002	Burmester
6719	B 39 bei Sinsheim	04/2006	Breunig
6927	A 7 Würzburg-Ulm, km 761,5	04/2007	Breunig
7027	A 7 Würzburg-Ulm, km 768-768,5	04/2007	Breunig
7127	A 7 Würzburg-Ulm, km 780,5	04/2007	Breunig
7227	A 7 Würzburg-Ulm, km 799,5-800	04/2007	Breunig
7426	A 7 Würzburg-Ulm, km 820,5	04/2007	Breunig
7427	A 7 Würzburg-Ulm, km 819,5	04/2007	Breunig

3.2.1 Vorkommen an Autobahnen

Autobahnen bzw. Autobahnränder sind anthropogen geschaffene Sonderstandorte, die sich nach GRIESE (1998) in ihren Eigenschaften deutlich von der Situation sonstiger Überlandstraßen unterscheiden. Zu nennen sind hier die kontinuierliche Trassenführung an Ortskernen vorbei, die höhere Zahl von Kraftfahrzeugen und deren höhere Fahrgeschwindigkeit sowie der mehrspurige Aufbau aus zwei Richtungsfahrbahnen, die zumeist durch einen Mittelstreifen getrennt sind. Ein weiterer wichtiger Faktor ist der seit Ende der 1950er Jahre auf Bundesautobahnen praktizierte Einsatz von Streusalz im Winter, durch den Autobahnränder über weite Strecken zu konkurrenzarmen Sonderstandorten geworden sind (BROD 1993, STOTTELE 1995). Durch die genannten Eigenschaften bieten Autobahnränder ideale Bedingungen für eine synanthrope Diasporenverfrachtung von halotoleranten Arten, die einmal in den Bereich einer Autobahn gelangt sind und dort eine Gründerpopulation aufbauen konnten. Neben neophytischen Pflanzenarten, wie z. B. *Dittrichia graveolens* (NOWACK 1993) und *Senecio inaequidens* (GRIESE 1996), betrifft dies vor allem das Dänische Löffelkraut.

An einem Autobahnstandort wurde *C. danica* in Deutschland zum ersten Mal im südlichen Niedersachsen im Jahr 1986 beobachtet (DUNKEL 1987). Weitere Erstnachweise für andere Bundesländer sind in Tab. 2 aufgelistet. Bei der Interpretation dieser Daten ist zu beachten,

dass Erstbeobachtungen nicht zwingend gleichbedeutend sein müssen mit dem Jahr des ersten Auftretens. Die Beschreibung von „dichten, quadratmetergroßen Rasen“ (DUNKEL 1987: 39) und „viele Kilometer langen weißen Blütenteppichen“ (WEBER 1987: 86) können als Indiz für eine um mindestens ein Jahr zurückreichende Anwesenheit der Art gewertet werden.

Tab. 2: Dokumentierte Ersthachweise von *C. danica* an Autobahnen in einzelnen Bundesländern.

Bundesland	Jahr der Erstbeobachtung	Quelle
Baden-Württemberg	1995	BREUNIG (2007)
Bayern	1996	DUNKEL & al. (2001)
Brandenburg	2002	KUMMER (2002)
Hessen	1995	RAABE (1997)
Mecklenburg-Vorpommern	2002	KUMMER (2002)
Niedersachsen	1986	DUNKEL (1987)
Nordrhein-Westfalen	1987	WEBER (1987)
Rheinland-Pfalz	1999	BREUNIG (2000)
Saarland	2002	WEICHERDING (2006)

Über die Ursachen des Auftretens von *C. danica* an Autobahnen existieren verschiedene Meinungen. Eine einleuchtende Erklärung wurde von H. Kuhbier (zitiert in WEBER 1995: 387) gegeben, der die Vorkommen von *C. danica* an norddeutschen Autobahnen auf „Mulchen mit Mähgut von den Nordseeinseln“ zurückführt. Weil die Autobahnränder den wechselhalinen natürlichen Habitaten in Salzwiesen ähneln, konnte sich die halotolerante Art nach dem Diasporeneintrag am Straßenrand etablieren und durch das Zusammenwirken mehrerer Faktoren (hohes reproduktives Potential, siehe Kap. 5; Beschaffenheit der Diasporen, siehe Kap. 6; spezifische Standortseigenschaften der Autobahnränder, s. o.) das mitteleuropäische Autobahnnetz erfolgreich kolonisieren. Die Wanderungsgeschwindigkeit der Neubesiedlung wurde dabei von DUNKEL & al. (2001) auf ca. 40 km pro Jahr geschätzt. Nach der von H. Kuhbier vertretenen These wäre die Besiedlungswelle von Norden ausgegangen. Doch auch von Westen drang *C. danica* nach Deutschland vor (vgl. KASPEREK 1999). In den Niederlanden wurde die Art in der ersten Hälfte der 1980er Jahre an einer Autobahn nur wenige Kilometer vor der bundesdeutschen Grenze beobachtet und das weitere Vorrücken nach Deutschland prognostiziert (MENNEMA 1986). Synanthrope Vorkommen des Dänischen Löffelkrauts im niederländischen Binnenland führt MENNEMA (1986) auf ungewollte Diasporenverschleppung mit Sand zurück. Hier ergeben sich gewisse Parallelen zur Situation von *C. danica* in Großbritannien, wo Samen der Art durch Verwendung von im Küstengebiet gewonnenen Kies- und Steinschotters für den Straßenbau ins das Binnenland gelangt sind (WELCH 2001).

Nach einer anderen These werden die Vorkommen von *C. danica* an bundesdeutschen Autobahnen auf motorisierte Nordseeurlauber zurückgeführt (KOCH 1996, KUMMER 2002), die Samen der Art passiv im Reifenprofil in das Binnenland befördert haben. In der Tat kann beispielsweise die Insel Norderney mit Autos befahren werden. Der Umfang der hier pro Jahr im Fährbetrieb übergesetzten Fahrzeuge betrug 1990 ca. 180.000 KfZ-Einheiten, im Jahrzehnt davor eine Anzahl in ähnlicher Größenordnung (REEDEREI NORDEN-FRISIA NORDERNEY, schriftl. Mitt.). Während ihres Aufenthalts auf der Insel könnten die Fahrzeuge durchaus in Kontakt mit Diasporen des Dänischen Löffelkrauts gekommen sein und auf diese Weise zur Ausbreitung beigetragen haben. So naheliegend diese Vermutung ist, erklärt sie aber nicht, warum die binnenländische Arealexpanion erst jetzt und nicht schon viel früher auftrat. Am Beispiel von *Puccinellia distans* wird deutlich, dass Autobahnränder bereits in den frühen

1970er Jahren geeignete Standortbedingungen für halotolerante Arten boten (SEYBOLD 1973).

Inzwischen ist *C. danica* in Deutschland nicht mehr auf Autobahnränder beschränkt, sondern ist auch an anderen Straßen anzutreffen, auf denen im Winter Streusalz ausgebracht wird (LIENENBECKER 2000, JUNG 2004, KORSCH & KOHL 2007).

3.2.2 Vorkommen an Kalihalden

An Rückstandshalden der Kali-Industrie wurde *C. danica* erstmals 1994 in Niedersachsen nachgewiesen (KAUERS & THEUNERT 1994), in Thüringen und Sachsen/Anhalt im Jahr 1995 (WESTHUS & al. 1997, GARVE & GARVE 2000) und in Hessen im Jahr 1996 (EMRICH & SCHNEDLER 1999). Während die weite Verbreitung von *C. danica* an Autobahnen durch die kontinuierliche Vernetzung des Straßensystems erklärt werden kann, ist die Deutung der Vorkommen an Kalihalden als „edaphisch bedingte Habitatinseln“ (GUDER & al. 1998: 641) weitaus schwieriger. Das Auftreten dieser und anderer halotoleranter Arten (z. B. *Apium graveolens*, *Hymenolobus procumbens*, *Scorzonera laciniata*) im Bereich von Kalihalden ist „eines der merkwürdigsten floristischen Phänomene der Gegenwart“ (GARVE 1999b: 171). Während viele natürliche Binnensalzstellen in den letzten Jahrzehnten bezüglich ihres Anteils an Halophyten deutlich verarmten (PUSCH & al. 1997), fand in der ersten Hälfte der 1990er Jahre innerhalb kurzer Zeit eine sprunghafte floristische Bereicherung von Kalihalden in Deutschland statt. Über die Ursachen dieser Erscheinung wurde bereits viel spekuliert, stichhaltige Diskussionen finden sich bei WESTHUS & al. (1997), GUDER & al. (1998) und GARVE (1999a). Als mögliche Gründe für das „Halophytenproblem“ nennen die Autoren u. a. eine bewusste Anpflanzung bzw. Ansaat (Ethelechorie), die unbeabsichtigte Verschleppung mit Bodenmaterial, Ausbreitung durch Vögel (Ornithochorie) sowie Ausbreitung durch Wind (Anemochorie). Mit Bezug auf *C. danica* können nach gegenwärtigem Kenntnisstand die meisten der genannten Ausbreitungsweisen weder eindeutig bestätigt noch ausgeschlossen werden, damit ist auch eine Überlagerung mehrerer Faktoren denkbar.

Die aktive Ausbringung von Samen des Dänischen Löffelkrauts an sekundären Standorten im Binnenland ist in zwei Fällen dokumentiert. Im Jahr 1975 wurden im Rahmen eines Besiedlungsexperimentes an einem künstliche, salzhaltiges Wasser führenden Klärteich bei Salzgitter Samen von *C. danica* ausgebracht. Wie SCHREI & GENUIT-LEIPOLD (1994) berichten, überdauerte das Vorkommen aber nur wenige Jahre. Der zweite dokumentierte Ansalbungsversuch wurde auf dem Gelände einer Kalihalde in Sachsen/Anhalt nördlich von Magdeburg im Jahr 1995 durchgeführt und scheint im Sinne einer dauerhaften Etablierung der Art ebenfalls nicht erfolgreich gewesen zu sein (GARVE & GARVE 2000).

Die Theorie einer ungewollten Diasporenverschleppung mit Bodenmaterial (Rhyphochorie, vgl. GUDER & al. 1998) besitzt einige Wahrscheinlichkeit. Wie GARVE (1999a) ausführt, wurden Anfang der 1990er Jahre im Rahmen von Sanierungsarbeiten Baumaschinen zwischen norddeutschen Kaliwerken ausgetauscht. Beim Transport dieser Maschinen könnten Diasporen des Dänischen Löffelkrauts von mit dieser Art bereits bestandenen zu noch nicht besiedelten Halden gelangt sein. Darüberhinaus könnten die zwischen den Halden pendelnden Lastkraftwagen während ihrer Fahrt über Autobahnen Diasporen von *C. danica* im Reifenprofil aufgenommen haben, weil die Art bereits schon damals zahlreich an Seiten- und Mittelstreifen von Autobahnen vorhanden war. Gegen diese These spricht allerdings das Vorkommen von *C. danica* an abgelegenen Halden, die an kein Wegenetz angebunden sind (GARVE 1999a). In diesen Fällen muss die Möglichkeit einer ungewollten Diasporenverschleppung an der Kleidung von Menschen, beispielsweise im Profil von

Schuhsohlen, in Betracht gezogen werden. Nach GARVE & GARVE (2000) suchten in Niedersachsen von 1982-1992 wiederholt botanisch Interessierte Kalihalden im Rahmen von Kartierungsprojekten auf. Eine intensive floristische Untersuchung der Rückstandshalden Thüringens und Sachsen/Anhalts setzte zu Beginn der 1990er Jahre ein (vgl. ELSEN 1997). Sollten Botaniker ungewollt Förderer oder teilweise sogar Verursacher des „Halophytenproblems“ an Kalihalden sein? Für diese These spricht die von GARVE & GARVE (2000) ermittelte floristische Armut der Kalihalden im französischen Elsass, die nicht im herkömmlichen Exkursionsgebiet nord- und mitteldeutscher Botaniker liegen und im Rahmen bundesdeutscher Kartierungsprojekte auch nicht begangen wurden. Allerdings wiesen sekundäre Binnensalzstellen schon immer einen Grundbestand an Halophyten auf (vgl. HAEUPLER 1969), der häufig durch Vogelausbreitung erklärt wird.

Ornithochorie ist im Zusammenhang mit dem „Halophytenproblem“ eine kontrovers diskutierte Ausbreitungsweise, nach der im Nord- und Ostseegebiet rastende Zugvögel bei ihrem Flug nach Süden im Gefieder bzw. an den Krallen haftende Diasporen von Halophyten bei Zwischenstopps an Binnensalzstellen verlieren (AELLEN 1958). Zwar zeigen die Samen des Dänischen Löffelkrauts keine strukturellen Anpassung an Ornithochorie (vgl. Kap. 6), doch die geringe Diasporengröße und –masse ermöglichen theoretisch einen passiven Transport an der Körperoberfläche von Vögeln. Relativiert wird diese These aber durch die Untersuchungen von WESTHUS & al. (1997), nach denen kein direkter Zusammenhang zwischen dem Artenreichtum einer Kalihalde und der Attraktivität des jeweiligen Haldengeländes für Wat- und Wasservögel existiert. Gegen Ornithochorie spricht weiterhin das Fehlen des Dänischen Löffelkrauts an natürlichen Binnensalzstellen, bei denen es sich zumeist um Feuchtbiotope handelt, die auf Limikolen während ihres Flugs nach Süden eine höhere Anziehungskraft ausüben, als trockene Kalihalden.

Die Bedeutung der Anemochorie für die Besiedlung der Kalihalden mit *C. danica* ist ebenfalls noch ungeklärt. An Autobahnen ist Windausbreitung auf Grund des geringen Diasporengewichts eine wichtige Ausbreitungsart. Die meisten der von *C. danica* besiedelten Halden befinden sich jedoch nicht in unmittelbarer Nähe zu Autobahnen. Der Diasporeneintrag könnte auf singuläre Sturmereignisse mit Westwindrichtung zurückzuführen sein. Ein Indiz dafür ist das gehäufte Auftreten der Art vor allem am Westfuß von Halden (vgl. JOHN 2000).

3.2.3 Vorkommen an Bahnstrecken

Eine geringe Bedeutung besitzen bis zum gegenwärtigen Zeitpunkt die Vorkommen von *C. danica* an Bahnstrecken. Diesbezügliche floristische Funde wurden von LIENENBECKER (2000) und der BOTANISCHEN ARBEITSGEMEINSCHAFT SÜDWESTDEUTSCHLAND E. V. (2006) gemeldet. Ob die Art in Zukunft Standorte auf Bahnschotter ähnlich expansiv besiedeln kann, wie die Ränder von Autobahnen, ist ungewiss. Ein wesentliches Hindernis dabei dürfte die geringere Salzbelastung von Bahnstrecken sein, wodurch die Halotoleranz des Dänischen Löffelkrauts als Konkurrenzvorteil gegenüber Glykophyten nicht oder nur eingeschränkt zum Tragen kommt.

4 Morphologie und Wuchsform

4.1 Keimlingsstadium

Die Kotyledonen sind elliptisch gestaltet, sie werden bis zu 3 mm lang und 1,5 mm breit. Im Gegensatz zur Darstellung in MULLER (1987) weisen die Keimblätter keine sichtbare Aderung auf. Dies gilt ebenso für das Primärblatt, das einen eiförmigen Umriss hat. Das Epikotyl ist stark gestaucht, die Länge des Hypokotyls ist variabel. Dieses Internodium kann an Standorten in Küstensalzwiesen, die eine Streuschicht aufweisen oder mit Treibselgut bedeckt sind, eine Länge von bis zu 4 cm aufweisen. Das Wurzelsystem bei Keimlingen ist bis zur ersten Ordnung verzweigt.

Abb. 2: Juvenilstadien von *C. danica*, verschiedene Altersstufen. **a:** 3 Wochen, **b:** 4 Wochen, **c:** 7 Wochen. Maßstab: 5 mm.

4.2 Juvenilstadium

Wenn weitere Blattorgane oberhalb des Primärblattes ausgegliedert werden, ist das Juvenilstadium erreicht. Die Internodien zwischen den Ansatzstellen der Blätter bleiben stark gestaucht. Auf diese Weise entsteht die charakteristische Blattrosette (Abb. 2, Abb. 3), mit der die Pflanzen den Winter überdauern. Die Spreiten der Rosettenblätter weisen einen nierenförmigen Umriss auf und haben, im Gegensatz zu den Kotyledonen, eine deutliche Nervatur. Die Spreitenfläche eines Rosettenblattes variiert standortsabhängig beträchtlich (vgl. Abb. 4). An einem konkurrenzintensiven Standort in einer bei St. Peter-Ording gelegenen Küstensalzwiese mit einem hohen Deckungsgrad an Gräserstreu wurde an kräftigen Individuen eine durchschnittliche Spreitenfläche von $123,8 \pm 12,3 \text{ mm}^2$ (SD, n = 12)

ermittelt. Dagegen betrug die Spreitenfläche von Individuen auf konkurrenzarmen Standorten in einem anderen Bereich der gleichen Salzwiese im Mittel nur $16,6 \pm 4,0 \text{ mm}^2$ (SD, $n = 12$).

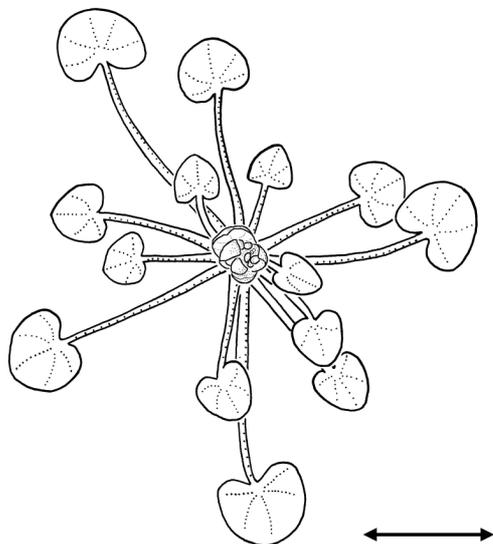


Abb. 3: Blattrosette von *C. danica*, Aufsicht. Maßstab: 1 cm.

4.3 Adultstadium

Im subadulten Zustand werden oberhalb der markanten Rosette Blätter ausgegliedert, die im Umriss nicht mehr nierenförmig, sondern efeuartig gestaltet sind (Abb. 4). Die Internodien zwischen diesen Folgeblättern sind nicht mehr gestaucht, sondern verlängert. Der adulte Zustand wird schließlich mit der Anthese der ersten Blüten erreicht und kann in zwei florale Stadien untergliedert werden. Das erste florale Stadium liegt vor, wenn die die Hauptachse oberhalb der efeuartigen Folgeblätter fortsetzende traubige

Hauptfloreszenz erblüht. Die Aufblühfolge innerhalb der Infloreszenz schreitet in akropetaler Richtung voran. Während sich die unteren Blüten bereits geöffnet haben, befinden sich die oberen Blüten noch im Knospenzustand. Da die Internodien des Blütenstandes noch gestaucht sind, entsteht der Eindruck einer Scheindolde (Abb. 5). Stark gestaucht ist zunächst auch das subflorale Internodium (Grundinternodium), das sich erst später verlängert.

Die in der Achsel der efeuartigen Laubblätter sitzenden Knospen (siehe Abb. 5) treiben in der Regel erst dann aus, wenn die Hauptfloreszenz voll erblüht ist. Zu diesem Zeitpunkt ist die charakteristische Blattrosette häufig schon vertrocknet. Aus den Achselknospen gehen Bereicherungstriebe (Parakladien) hervor, die in traubigen Teilblütenständen enden. Mit der Anthese dieser Cofloreszenzen wird das zweite florale Stadium erreicht. Die Bereicherungstriebe können sich unterhalb der Cofloreszenzen verzweigen, wodurch Parakladien zweiter Ordnung entstehen. Wie bei anderen schötchenfrüchtigen Rosettenpflanzen aus der Familie der Brassicaceae (z. B. *Teesdalia nudicaulis*, vgl. TROLL 1964) überragen die Bereicherungstriebe die Hauptfloreszenz deutlich, die während des zweiten floralen Stadiums bereits abgeblüht ist und sich im Zustand der Fruchtreifung befindet. In Abb. 6 ist der Habitus eines fruchtenden Individuums dargestellt, Abb. 7 zeigt dieses Entwicklungsstadium in schematisierter Darstellung. Generell verläuft die Entwicklung der Parakladien standortsabhängig. In Habitaten, in denen die Individuen erhöhtem Stress ausgesetzt sind (z. B. Nährstoffmangel, Wassermangel, starke Sonneneinstrahlung), werden häufig keine Bereicherungstriebe entwickelt, und es kommt zur Entstehung von Hungerformen. Dagegen bringen die Individuen von *C. danica* auf Standorten mit günstigeren Wachstumsbedingungen in der Regel mehrere Bereicherungstriebe hervor. An kräftigen Pflanzen wurden bis zu neun Parakladien gezählt. Die Hauptfloreszenz sowie die Parakladien erster und zweiter Ordnung unterscheiden sich nicht bezüglich ihrer Anzahl an Blüten bzw. Früchten. Eine traubige Teilfloreszenz besteht aus durchschnittlich $16,1 \pm 4,6$ Blüten (SD, $n = 51$), aus denen sich in der Regel immer Früchte entwickeln.

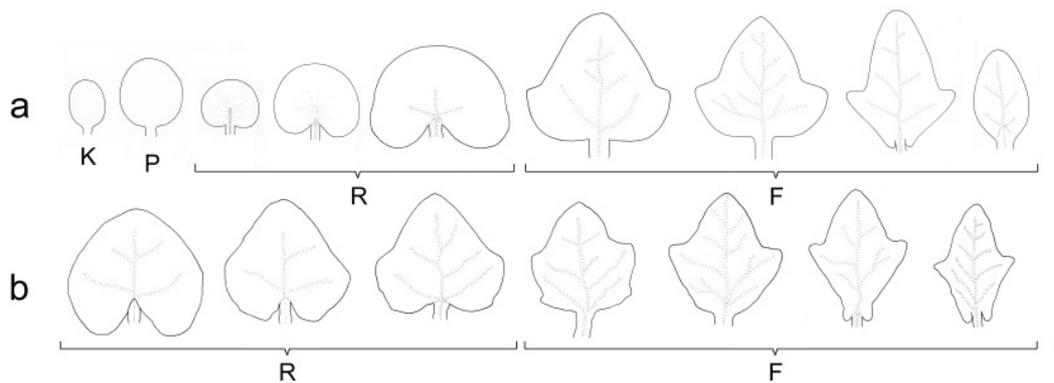


Abb. 4: Blattfolgereihen von *C. danica*. **a:** kultiviertes Individuum, **b:** Individuum von einem konkurrenzintensiven Standort in einer Küstensalzwiese. **K**=Kotyledone, **P**=Primärblatt, **R**=Rosettenblatt, **F**=Folgeblatt. Beachte die deutlich größere Blattfläche in Reihe **b**. Maßstab in Reihe **a:** 5 mm, Reihe **b:** 10 mm.

5 Blüten- und Reproduktionsbiologie

Die Blüte von *C. danica* zeigt den typischen Bau der Brassicaceen-Blüte. Die vier Kelchblätter sind 2,5-3,5 mm lang, grün gefärbt, leicht kapuzenartig zugespitzt und haben gelegentlich einen undeutlichen weißen Hautrand. Die vier Kronblätter sind 3,5-5 mm lang, stets rein weiß gefärbt (nicht blasslila, wie von SCHULTZE-MOTEL [1986] beschrieben), schmal-eiförmig und vorn abgerundet. Die insgesamt sechs Staubblätter sind in zwei alternierenden Kreisen angeordnet, wobei die zwei Filamente des äußeren Kreises stets kürzer sind als die vier Staubfäden des inneren Kreises. Der oberständige Fruchtknoten ist eiförmig gestaltet und leicht zusammengedrückt, die kopfige Narbe befindet sich an der Spitze des kurzen Griffels.

Im Knospenzustand überragen die Kelchblätter die Kronblätter deutlich (Abb. 8 a u. b). Wenn die Kronblätter ihre volle Länge erreicht haben, ist die Narbe schon empfangsbereit, während die Antheren noch geschlossen sind (Proterogynie). Die Staubbeutel befinden sich in diesem Blütenstadium noch unterhalb des Griffels (Abb. 8 c u. d). Ca. 1-2 Tage später haben sich die Antheren geöffnet und sind durch Längenwachstum der Filamente in den Bereich der noch empfangsbereiten Narbe gerückt (Abb. 8 e-g). Auf diese Weise wird Selbstbestäubung möglich. Autogamie wurde bereits von CRANE & GAIRDNER (1923) festgestellt. Die von FOCKE (1916) aufgestellte Vermutung, dass zur erfolgreichen Samenentwicklung Insektenbestäubung nötig ist, konnte nicht bestätigt werden. Trotz intensiver Beobachtungen am natürlichen Standort in Salzwiesen sowie an kultivierten Pflanzen im Botanischen Garten Kiel gelang es nicht, blütenbesuchende Insekten zu ermitteln. Die Samenbildung von Pflanzen, die mit feinmaschigen Netzen vor der Anthese verhüllt wurden, unterschied sich weder in quantitativer noch in qualitativer Hinsicht von der Diasporenentwicklung bei unverhüllten Pflanzen.

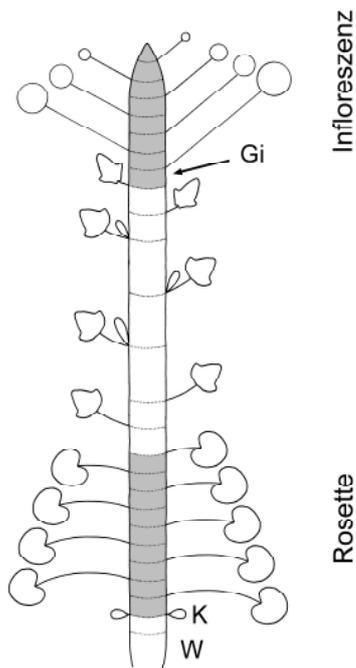


Abb. 5: Erstes florales Stadium, schematische Darstellung. Die grau unterlegten Internodien sind stark gestaucht, auf diese Weise entsteht die Blattrosette bzw. die Scheindolde im Infloreszenzbereich. In der Achsel der efeuartigen Folgeblätter befinden sich Knospen, aus denen später Bereicherungstriebe (Parakladien) hervorgehen können. **Gi**=Grundinternodium, **K**=Kotyledone, **W**=Wurzel.

Auch nach der Bestäubung bleiben die Kronblätter für kurze Zeit noch beweglich, die Blüte schließt sich nachts sowie bei hoher Luftfeuchtigkeit. Schließlich vertrocknet aber der Griffel, und die Staubblätter fallen ab. Der Fruchtknoten vergrößert sich, die Kron- und Kelchblätter bleiben zunächst noch erhalten. In einem weiteren Entwicklungsstadium werden zuerst die Kronblätter abgeworfen, später auch die Kelchblätter (Abb. 8 h-j). Die voll entwickelte Schötchenfrucht (Abb. 8 k) ist 4-5 mm lang, 2-3 mm breit, eiförmig gestaltet und durch die Reste

des getrockneten Griffels kurz bespitzt. Die Zeitspanne zwischen der Bestäubung und der Dissemination beträgt durchschnittlich $37,6 \pm 2,6$ Tage (SD, n = 16).

Tab. 3: Quantitative Daten zum reproduktiven Potential von *C. danica*. Für die Untersuchungen wurden n = 812 Früchte präpariert. Die eingeklammerten Werte sind nicht repräsentativ.

Anzahl Samenanlagen je Fruchtknoten	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Häufigkeit des Auftretens in n = 812	1	3	78	89	187	171	205	64	3
Gesamtzahl vorhandener Samenanlagen in n = 812	2	9	312	445	1122	1197	1640	576	30
Gesamtzahl gebildeter Samen in n = 812	2	6	273	296	847	920	1226	442	25
Quotient: Sa./Sa.-Anl.	(1,00)	(0,67)	0,87	0,67	0,75	0,76	0,74	0,77	(0,83)

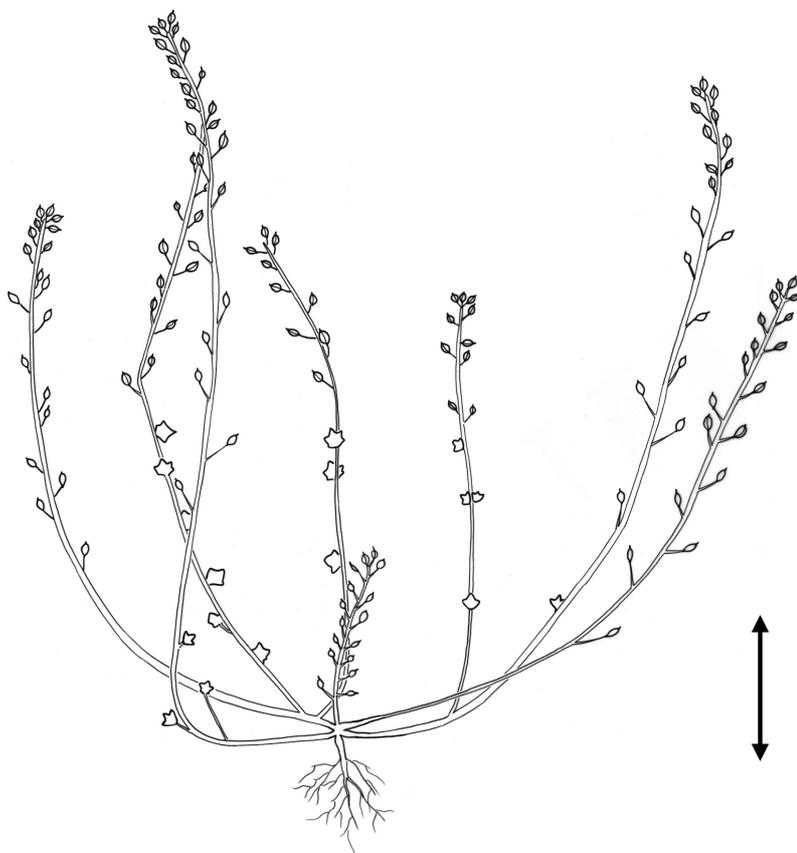


Abb. 6: Habitus eines fruchtenden Individuums mit zahlreicher Parakladienbildung. Maßstab: 5 cm.

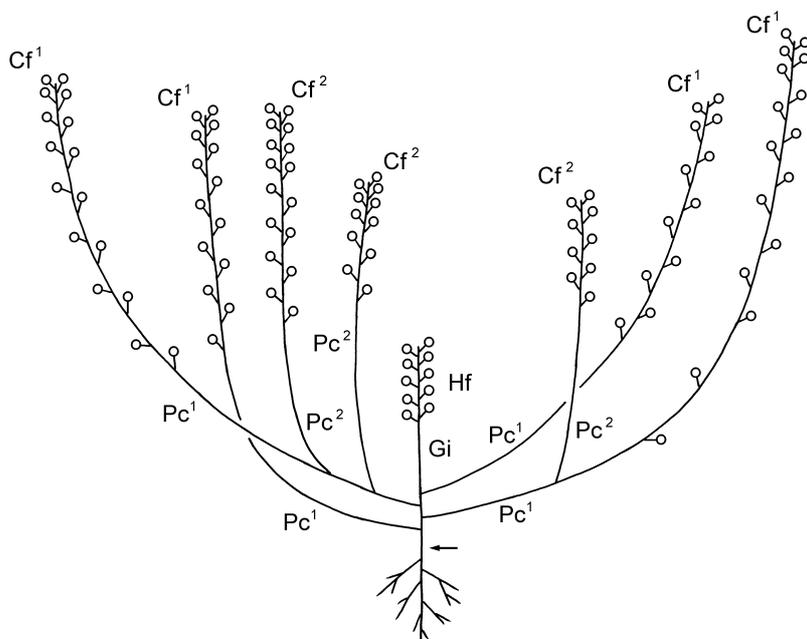


Abb. 7: Schematische Darstellung des Individuums aus Abb. 6. **Cf**=Cofloreszenz n-ter Ordnung, **Gi**=Grundinterodium, **Hf**=Hauptfloreszenz, **Pc**=Parakladium n-ter Ordnung. Der Pfeil deutet auf den Bereich der ehemaligen Blattrosette, die in diesem Entwicklungsstadium bereits vertrocknet ist.

In Tab. 3 sind Angaben zum reproduktiven Potential von *C. danica* zusammenfassend dargestellt. Je Fruchtknoten sind zwei bis zehn Samenanlagen vorhanden, am häufigsten wurden acht gezählt, am zweithäufigsten sechs. Ob die aus Tab. 3 ersichtliche Abweichung von der Normalverteilung eine biologische Ursache hat oder auf einem zu geringen Probenumfang von $n = 812$ beruht, konnte nicht ermittelt werden. Unabhängig davon besteht eine wichtige Erkenntnis zum reproduktiven Potential von *C. danica* darin, dass sich die Quotienten aus „Anzahl der gebildeten Samen/Anzahl der vorhandenen Samenanlagen“ jeweils auffallend ähneln. Mit starker Näherung kann aus diesen Werten geschlussfolgert werden, dass sich aus ca. $\frac{3}{4}$ aller Samenanlagen Samen entwickeln. Da in der Regel aus jeder Blüte eine Frucht hervorgeht, kann ein kräftiges Individuum mit reicher Parakladientwicklung (vgl. Kap. 4.3) bis zu ca. 1000 fertile Samen bilden. Dieses hohe reproduktive Potential dürfte, neben anderen Faktoren, eine wichtige Ursache für das relativ zügige Voranschreiten der binnenländischen Kolonisation von Autobahnrändern sein.

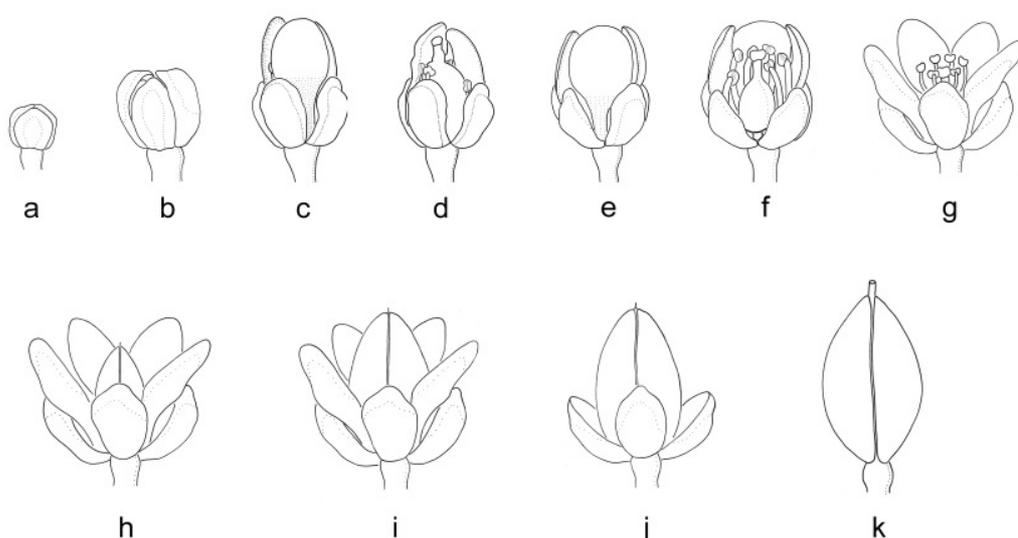


Abb. 8: Blüte und Frucht von *C. danica* in verschiedenen Entwicklungsstadien. Für nähere Erläuterungen siehe Text. Maßstab: 5 mm.

6 Diasporologie

Die eiförmigen Samen (= Diasporen) sind 0,9-1,1 mm lang und 0,5-0,6 mm breit, die Samenschale ist rot bis dunkelbraun gefärbt (zur feinstrukturellen Charakterisierung der Testaoberfläche siehe Kap. 9.2.2). Das Tausendkorngewicht beträgt 6,4 mg. Ein Teil der Samen löst sich bereits beim Abspringen der beiden Fruchtklappen, während einige Samen für kurze Zeit noch am Funiculus befestigt bleiben. Die Diasporen zeigen in ihrer strukturellen Organisation keine unmittelbaren Anpassungen an eine spezifische Ausbreitungsweise, zumeist fallen die Samen ohne Einwirkung äußerer Kräfte zu Boden (Semachorie). In den episodisch überfluteten Salzwiesen der Nord- und Ostsee können die auf der Bodenoberfläche befindlichen Diasporen zusätzlich durch Wellendynamik ausgebreitet werden (Hydrochorie). Auf den anthropogen geschaffenen Standorten an den Rändern von Autobahnen besitzt Anemochorie die größte Bedeutung. Durch Wind, insbesondere den Fahrtwind der Autos, werden die leichten Samen der Art aufgewirbelt und weiter ausgebreitet. Dieser Ausbreitungstyp wurde auch bei anderen Straßenrandhalophyten beobachtet (vgl. SCOTT & DAVISON 1985) und ist eine wesentliche Ursache für die erfolgreiche Besiedlung weiter Strecken des mitteleuropäischen Autobahnnetzes. Hier spielt vermutlich auch die ungewollte Ausbreitung mit Bodenmaterial eine Rolle (Rhyphochorie). So

wird an Autobahnen in Baden-Württemberg im Rahmen der Straßenpflege am Fahrbahnrand angespültes Erdmaterial regelmäßig entfernt und an solchen Autobahnrändern wieder ausgebracht, wo durch Niederschlagswasser Erdmaterial weggespült wurde (BREUNIG, pers. Mitt.). Im Erds substrat enthaltene Diasporen können auf diese Weise ausgebreitet werden. Eine andere Ausbreitungsart, die im Kontext des „Halophytenproblems“ generell diskutiert wird (vgl. Kap. 3.2.2), für *C. danica* aber noch nicht belegt wurde, ist Ornithochorie.

7 Experimentelle Befunde zur Keimungsökologie und Juvenilentwicklung

Keimversuche mit *C. danica* wurden von FOCKE (1875), BAKKER & DE VRIES (1992) und KOCH (1996) durchgeführt. In Übereinstimmung mit diesen Autoren wurde ein mehrwöchige Dormanz festgestellt, d. h. die Samen der Art sind nach der Dissemination nicht sofort keimfähig. Nach Ablauf der Dormanz bleiben die Samen längerer Zeit vital. Bei Zimmertemperatur trocken aufbewahrtes Saatgut behält seine Keimfähigkeit bis zu zwei Jahre, nach der Aussaat laufen auch diese Samen innerhalb weniger Tage auf.

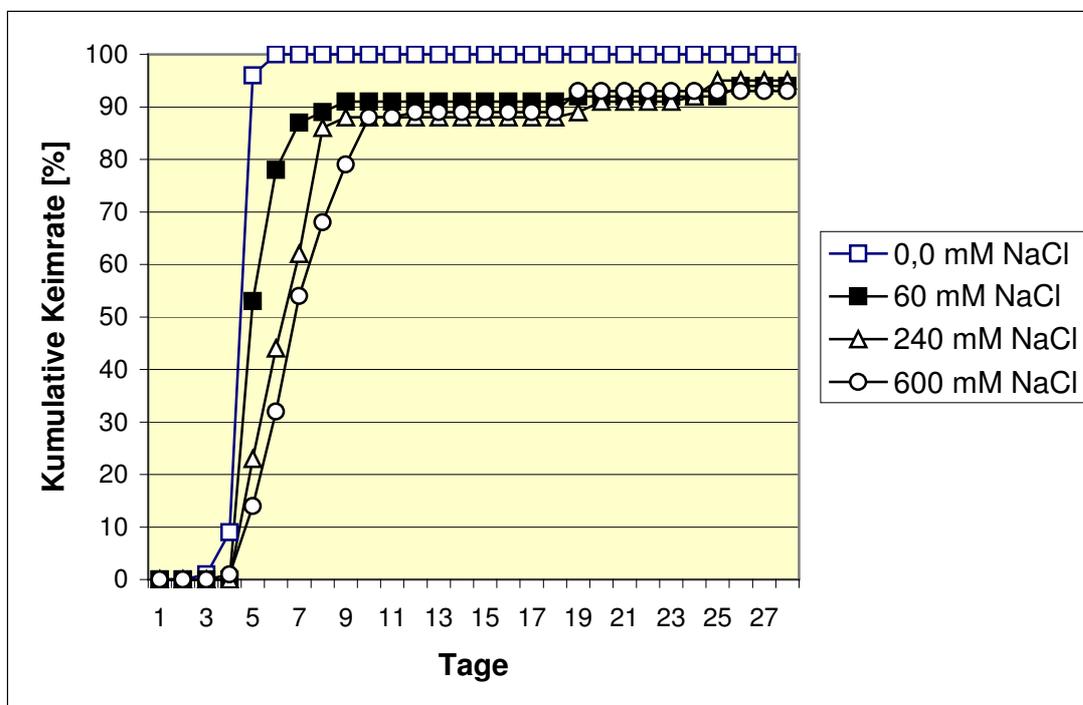


Abb. 9: Kumulative Keimraten von *C. danica* in Kochsalzlösungen verschiedener Konzentrationen bzw. in destilliertem Wasser.

Das Dänische Löffelkraut besiedelt in Deutschland ausschließlich salzbeeinflusste Habitate. Um die Bedeutung des Umweltfaktors Salz auf die Samenkeimung zu untersuchen, wurde ein Keimexperiment mit Kochsalzlösungen verschiedener Konzentrationen durchgeführt. Wie aus Abb. 9 ersichtlich ist, wirkt sich ein hoher Kochsalzgehalt hemmend auf die kumulative Keimrate aus. Wie die meisten Halophyten (vgl. WOODDELL 1985) ist *C. danica* zur Samenkeimung nicht auf die Anwesenheit von Kochsalz angewiesen, sondern toleriert lediglich ein salzhaltiges Substrat. Damit kann die Art als fakultativer Halophyt bezeichnet werden. Aus Abb.

9 wird die Verzögerung der Samenkeimung mit steigender Salzkonzentration sichtbar. In destilliertem Wasser laufen die Samen relativ schnell auf, die kumulative Keimrate beträgt schon nach 5 Tagen 100%. Eine vollständige Keimung aller Samen wird bei den salzhaltigen Lösungen nicht erreicht; bei Beendigung des Experimentes lag die kumulative Keimrate in der 60 mM Lösung bei 94%, in der 240 mM Lösung bei 95% und in der 600 mM Lösung bei

93%. Die Samen des Dänischen Löffelkrauts erreichen also eine hohe Keimrate auch in Kochsalzlösungen, die annähernd der Salzkonzentration von ozeanischem Meerwasser entsprechen. Diese Befunde sagen aber nichts darüber aus, ob sich die aus den Keimlingen hervorgehenden Jungpflanzen unter den entsprechenden Bedingungen in ihren Habitaten auch etablieren könnten. Für ein erfolgreiches Wachstum und das Erreichen des Adultstadium dürfte an den Standorten der Art das Ausüßen durch Niederschlagswasser essenziell zu sein.

Um herauszufinden, ob die Samen kältepositiv reagieren, wurden Diasporen unmittelbar nach der Dissemination in Topfkulturen ausgesät (Substrat: feuchter Sand). Drei Töpfe, die mit jeweils 100 Diasporen bestückt waren, wurden über zwei Wochen bei 4°C aufbewahrt, während drei weitere, ebenfalls mit je 100 Samen bestückte Töpfe als Kontrollgruppe unter Freilandbedingungen gehalten wurden. Die Keimung setzte bei beiden Gruppen gleichermaßen ca. 4 Wochen nach der Aussaat ein. Beide Ansätze unterschieden sich nicht bezüglich der Keimrate. Nach unseren Untersuchungen kann *C. danica* also nicht, im Gegensatz zu KOCH (1996), als kältepositiv reagierende Art bezeichnet werden.

Auf die Etablierung von Jungpflanzen im Herbst hat Kälte in der Regel keinen limitierenden Einfluss. Wie bereits von FOCKE (1916) festgestellt, sind juvenile Pflanzen gegen Kälte unempfindlich. Nach unseren Beobachtungen verzögert sich lediglich das Wachstum, und irreparable Schäden treten zumeist auch durch Barfrost nicht auf. Deshalb dürfte es nicht möglich sein, geographische Verbreitungslücken von *C. danica* in Deutschland mit Frostempfindlichkeit zu erklären, wie zuletzt von LIENENBECKER (2000) postuliert. Werden allerdings im Herbst bei Zimmertemperatur kultivierte Pflanzen bei frostiger Witterung ins Freiland versetzt, sterben sie innerhalb kurzer Zeit ab.

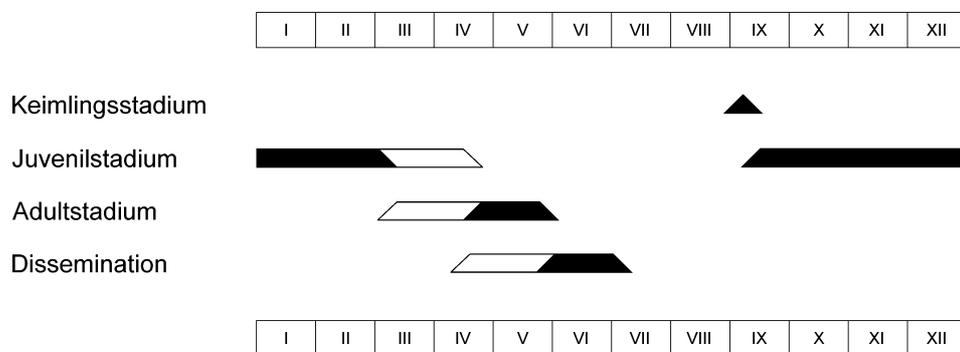


Abb. 10: Jahreszeitliche Rhythmik von *C. danica*. Die Phänologie ist standortsabhängig, an Autobahnen in Süddeutschland blüht und fruchtet die Art einige Wochen zeitiger als in Küstensalzwiesen der Nord- und Ostsee.

8 Jahreszeitliche Rhythmik

Wie bereits von FOCKE (1875) herausgefunden wurde, ist das Dänische Löffelkraut eine winterannuelle Pflanzenart. Die Lebensdauer eines Individuums beträgt weniger als ein Jahr. Dies gilt sowohl für die natürlichen Habitats in Salzwiesen, als auch für die sekundären Standorte an Autobahnen. Angaben, nach denen die Art als zwei- oder gar dreijährig ausgewiesen wird (z. B. WEIHE 1972, SCHULTZE-MOTEL 1986, KUMMER 2002, WEICHERDING 2006), können nicht bestätigt werden. Die beobachtete Phänologie stellt auch die von WATKINSON & DAVY (1985) vorgetragene These in Frage, nach der in Salzwiesen nur sommerannuelle Arten auftreten. Die jahreszeitliche Rhythmik des Dänischen Löffelkrauts ist graphisch in Abb. 10 dargestellt.

Keimlingsstadium: Erste Keimlinge von *C. danica* wurden in Salzwiesen der Nord- und Ostsee bereits gegen Ende August bzw. Anfang September festgestellt. Die Samenkeimung erstreckt sich am natürlichen Standort bis etwa Mitte September. Diese Beobachtungen bestätigen FOCKE (1916), der für den Keimungszeitraum der Art den Spätsommer angibt. Am Autobahnstandort Rosenberg im MTB 2429 (vgl. Kap. 2) wurden ebenfalls Mitte September Keimlinge gefunden. An Autobahnen im Saarland beobachtete WEICHERDING (2006) Samenkeimung bereits gegen Ende August.

Juvenilstadium: Das Juvenilstadium beginnt mit der Ausgliederung weiterer Blattorgane oberhalb des Primärblattes und schließt zeitlich nahtlos an das Keimlingsstadium an. Im Juvenilstadium wird die charakteristische Blattrosette entwickelt, mit der die Pflanzen den Herbst und den Winter überdauern. Das Juvenilstadium ist das längste Stadium im Lebenszyklus eines Individuums, es dauert standortsabhängig ca. 6-8 Monate.

Adultstadium: Mit der Anthese der Blüten im Bereich der Hauptfloreszenz wird das Adultstadium erreicht. In Salzwiesen der Nord- und Ostsee wurden erste blühende Individuen ab der zweiten Aprilhälfte festgestellt. Die Zeit der Vollblüte liegt am natürlichen Standort etwa in der Mitte des Monats Mai. An Autobahnstandorten in Süddeutschland beginnt die Blütezeit der Art einige Wochen zeitiger. So beobachtete WEICHERDING (2006) blühende Individuen von *C. danica* bereits Ende März und BREUNIG (2007) im milden Winter des Jahres 2007 sogar schon Anfang März. Bereits während der Vollblüte beginnen die unteren Rosettenblätter abzusterben.

Dissemination: Die Diasporenreifung dauert nach der Bestäubung ca. 5-6 Wochen (vgl. Kap. 5). Im Laufe dieser Zeit bildet sich die Schötchenfrucht heraus. Die Dissemination beginnt in Salzwiesen gegen Ende Mai im Bereich der Hauptfloreszenz, während die Früchte im Bereich der Parakladien noch heranreifen. Die meisten Diasporen sind gegen Ende Juni ausgestreut, nur bei wenigen Individuen dauert die Samenausbreitung bis in die erste Julihälfte hinein an. Im Laufe der Diasporenreifung vertrocknen die Pflanzen immer mehr. Wenn die Dissemination schließlich abgeschlossen ist, sind die Pflanzen vollständig abgestorben.

9 Anatomie und Ultrastruktur

9.1 Anatomische Merkmale

9.1.1 Laubblatt

Das dorsiventral strukturierte, amphistomatische Laubblatt weist keine anatomischen Besonderheiten auf und soll deshalb nur verbal beschrieben werden. Die obere und untere Epidermis sind einschichtig und weisen eine dünne Cuticula auf. Das Mesophyll besteht aus einem zweischichtigen Palisadenparenchym mit deutlich längsgestreckten Zellen sowie einem locker gepackten Schwammparenchym mit unregelmäßig kugelförmigen bis ovalen Zellen. In das Mesophyll eingebettet sind geschlossen kollaterale Leitbündel ohne Sklerenchymkappe. Die Leitbündel werden von einer chlorophyllfreien Parenchym Scheide umgeben.

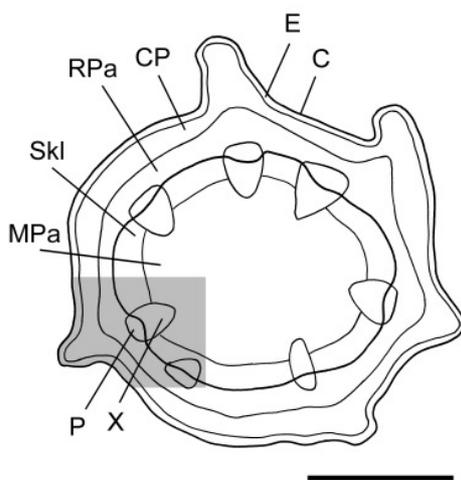


Abb. 11: Sprossquerschnitt, schematische Darstellung. Der grau unterlegte Bereich ist in Abb. 12 detailliert dargestellt. **C**=Cuticula, **CP**=Chlorenchym, **E**=Epidermis, **MPa**=Markparenchym, **P**=Phloem, **RPa**=Rindenparenchym, **Ski**=Sklerenchym. **X**=Xylem. Maßstab: 500 μm .

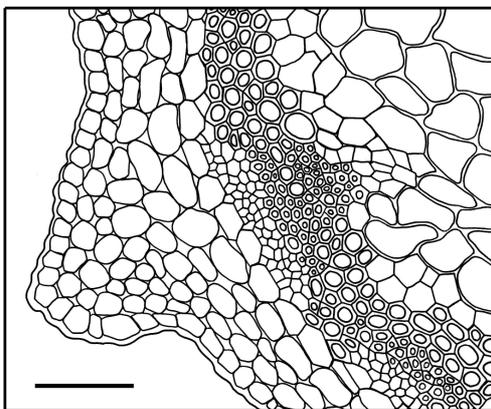


Abb. 12: Sprossquerschnitt, zelluläre Darstellung. Maßstab: 100 μm .

9.1.2 Sprossachse

Die Sprossachse ist nicht kreisrund gestaltet, sondern weist im Querschnitt fünf Ausbuchtungen auf (Abb. 11 und Abb. 12). Die äußerste Zellschicht ist die Epidermis, deren Außenwände leicht verdickt sind und der eine Cuticula aufgelagert ist. In unregelmäßigen Abständen befinden sich Stomata, deren Schließzellen mit dem Niveau der Epidermiszellen abschließen. Subepidermal erstreckt sich ein mehrschichtiges Chlorenchym. Die Zellen dieses Assimilationsgewebes weisen häufig eine längsgestreckt-sechseckige Form auf. In zentripetaler Richtung schließt sich das weitgehend chlorophyllfreie Gewebe des primären Rindenparenchyms an, auf das der Leitbündelring folgt. Dieser besteht aus zumeist acht offen kollateralen

Leitbündeln. Lignifizierte Zellen flankieren das Xylem beidseitig. Dieses sklerenchymatische Gewebe lässt sich zum einen als sekundäres Xylem ohne Gefäße, zum anderen als lignifiziertes, medulläres, im interfaszikulären Kambium gebildetes Gewebe interpretieren (vgl. METCALFE & CHALK 1957). Das Markparenchym im Zentrum des Querschnitts ist durch sehr große Zellen mit dünnen, unregelmäßig geformten Wänden charakterisiert. Zellgröße und Anzahl der interzellulären Hohlräume nehmen zur Peripherie hin ab.

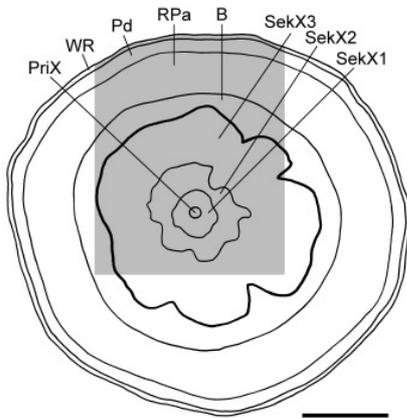


Abb. 13: Wurzelquerschnitt, schematische Darstellung. Der grau unterlegte Bereich ist in Abb. 14 detailliert dargestellt. **B**=Bast, **Pd**=Periderm, **PriX**=primäres Xylem, **RPa**=Rindenparenchym, **SekX**=sekundäres Xylem, **WR**=Wurzelrinde. Maßstab: 500 µm.

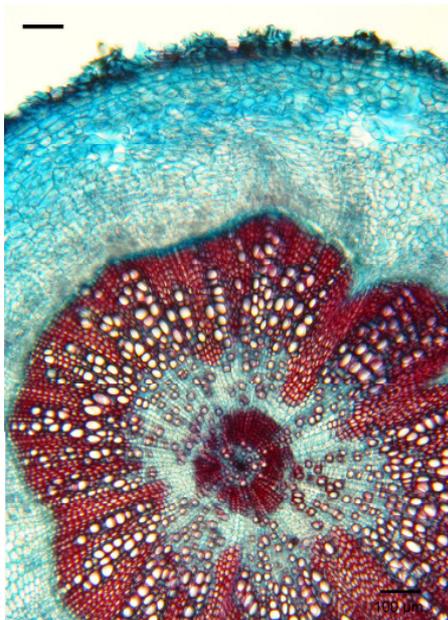


Abb. 14: Wurzel, zelluläre Darstellung. Maßstab: 100 µm.

9.1.3 Wurzel

In Abb. 13 ist ein Wurzelquerschnitt schematisch dargestellt, Abb. 14 zeigt einen Teil des Querschnitts in fotorealistischer Wiedergabe. Das sekundäre Dickenwachstum der dargestellten Wurzel ist bereits fortgeschritten, denn die Rhizodermis ist überwiegend schon abgestoßen. Das Abschlussgewebe bildet ein vier bis fünf Zellreihen mächtiges Periderm, dessen Zellen stark abgeflacht sind. Das Rindenparenchym setzt sich aus zwei Teilen zusammen. Zur Peripherie hin besteht es aus bis zu zehn Schichten locker gepackter Zellen, die teilweise kollabiert sind. An diese schließen sich in zentripetaler Richtung acht bis zehn Reihen Zellen an, die zumeist einen annähernd rechteckigen Grundriss haben und in radialen Reihen angeordnet sind. Der Bast (= sekundäres Phloem) erreicht eine Mächtigkeit von

ebenfalls ca. zehn Zelllagen. Innerhalb dieses Gewebes kann zwischen Siebröhren, Geleitzellen und parenchymatischen Zellen unterschieden werden.

Der geschlossene Kambiumzylinder ist bis zu vier Zelllagen mächtig. In einer ungewöhnlichen Gestalt präsentiert sich das Holz (= sekundäres Xylem). Neben dem primären Xylem, das sich ganz im Zentrum des Querschnitts befindet, lassen sich vom Kambium ausgehend nach innen vier Geweberinge unterscheiden. Das primäre Xylem wird konzentrisch von parenchymatischen Zellen und vereinzelt Gefäßen umgeben (SekX 1). Kreisförmig schließen sich mehrere Reihen vollständig lignifizierter Zellen an, zwischen denen ebenfalls einige Gefäße auszumachen sind (SekX 2). Der dritte Gewebering (SekX 3) ist wie der erste Ring durch Gefäße mit begleitenden unverholzten parenchymatischen Zellen charakterisiert, während das zum Kambiumring hin gerichtete Gewebe (SekX 4) wieder vollständig lignifiziert ist. Die Gefäße dieses Geweberinges liegen in radialen Reihen. Eine Interpretation dieser Erscheinung als Jahresringe scheidet aus, da es sich bei *C. danica* um eine winterannuelle Pflanzenart handelt. Möglicherweise wurden die lignifizierten Geweberinge als Reaktion auf Trockenheitsstress gebildet.

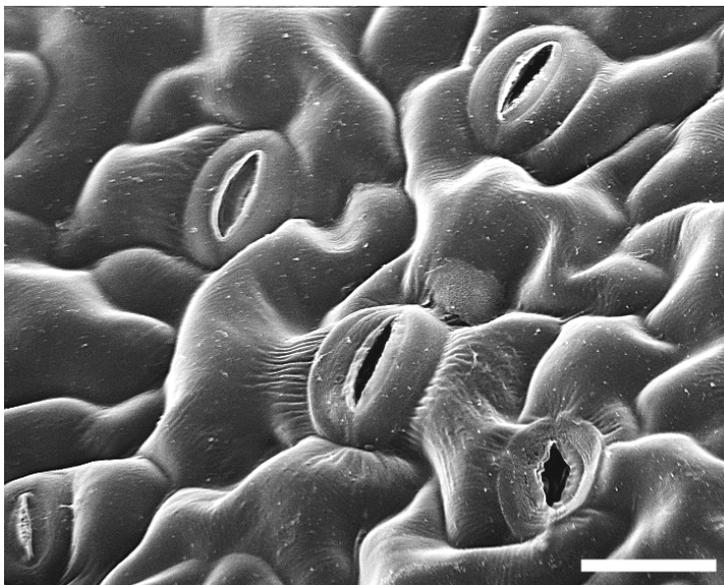


Abb. 15: Blattunterseite von *C. danica*, REM-Aufnahme. Maßstab: 20 µm.

9.2 Ultrastrukturelle Merkmale

9.2.1 Laubblattoberfläche

Abbildung 15 zeigt die Aufsicht auf eine Blattunterseite von *C. danica*. Die Epidermiszellen sind eng miteinander verzahnt, ihre Antiklinen sind unregelmäßig verlappt und eingesenkt. Die Periklinalwände sind leicht emporgewölbt. Epicuticulare Wachse treten in Form kleiner Körnchen als Ergebnis lokaler Wachsabscheidungen auf. Die Spaltöffnungen von *C. danica* können, wie andere Vertreter der Familie der Kreuzblütengewächse (vgl. METCALFE & CHALK 1957), dem Brassicaceen-Typ zugeordnet werden. Die Stomatadichte ist auf der Blattunterseite mit durchschnittlich $225,4 \pm 39,5$ (SD, $n = 59$) je mm^2 deutlich höher als auf der Oberseite, wo im Durchschnitt nur $92,9 \pm 27,1$ (SD, $n = 78$) Spaltöffnungen je mm^2 gezählt wurden.

9.2.2 Testaoberfläche

In Abb. 16 ist eine REM-Aufnahme eines Samens von *C. danica* dargestellt. Die Testazellen sind in ihrer Grundform elongiert-tetragonal bis elongiert-polygonal gestaltet (Terminologie nach BARTHLOTT & EHLER 1977). Die Samenoberfläche ist nicht glatt, sondern warzig-papillös. Die Periklinalwände wölben sich deutlich empor. Jede Testazelle besitzt in ihrer Mitte eine ringförmige, leicht eingesenkte Wulst. Ein direkter Zusammenhang zwischen der Ausbreitungsweise und der Beschaffenheit der Samenschale ist nicht erkennbar. Durch die starke Zerklüftung der Testa wird jedoch eine Oberflächenvergrößerung der Samenschale erreicht, die im Dienste einer schnelleren Wasseraufnahme stehen könnte.

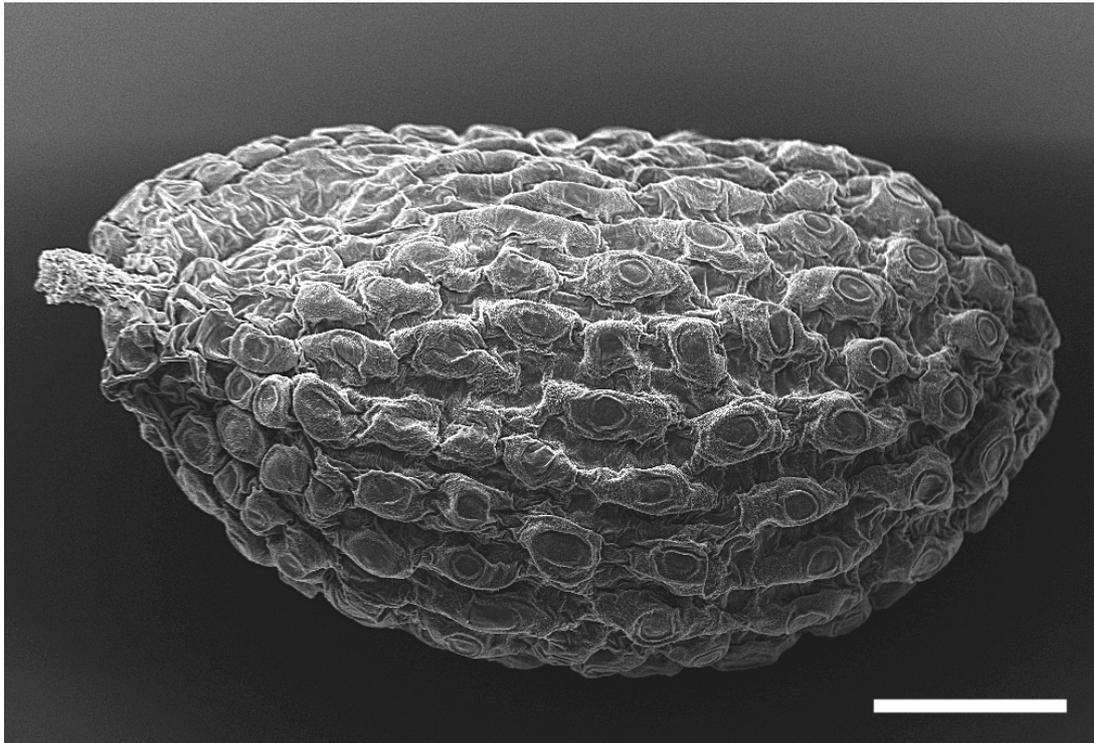


Abb. 16: Samen von *C. danica*, REM-Aufnahme. Maßstab: 200 μm .

10 Naturschutz

Das Dänische Löffelkraut wird in keinem Bundesland als gefährdet betrachtet. Diese Einschätzung dürfte vor allem in Anbetracht der außerordentlichen Arealexpansion entlang von Autobahnen berechtigt sein, als deren Folge die binnenländischen Populationen die natürlichen Vorkommen in Küstensalzwiesen inzwischen übertreffen. Aus naturschutzfachlicher Sicht sind die Vorkommen an Autobahnen aber anders zu bewerten, als das Auftreten von weiteren Straßenrandhalophyten, wie z. B. *Senecio inaequidens* oder *Dittrichia graveolens*, deren Anwesenheit in Mitteleuropa rein anthropogen bedingt ist. Im Unterschied zu diesen Arten handelt es sich bei *C. danica* zum einen um eine in Deutschland heimische Art, deren natürliche Biotope, die Küstensalzwiesen, als gefährdet eingeschätzt werden (RIECKEN & al. 1994). Zum anderen dürfte es ungewiss sein, ob die binnenländische Arealerweiterung tatsächlich irreversibel ist. Wie am Beispiel anderer halotoleranter Arten sekundärer Binnensalztellen deutlich wurde (vgl. GARVE & GARVE 2000), kann nach einer Phase des massenhaften Auftretens ein totaler Zusammenbruch bis hin zum Erlöschen erfolgen. Im Fall von *C. danica* ist eine Veränderung der Standortseigenschaften an Autobahnrandern denkbar, weil in Anbetracht zu erwartender deutlich milderer Winter („global warming“) und der Korrelation zwischen Streusalzmenge und Wintertemperaturen

(STOTTELE 1995) zur Verhinderung von Glatteisbildung auf Autobahnen in Zukunft vermutlich weniger Tausalz ausgebracht werden muss, als in den letzten Jahrzehnten. Dadurch dürfte der Konkurrenzvorteil der Halotoleranz an Straßenrändern immer weniger zum Tragen kommen. Um herauszufinden, ob *C. danica* an Autobahnen unter diesen Bedingungen von Glykophyten verdrängt werden würde, sind weitere Untersuchungen notwendig.

11 Danksagung

Herrn T. Breunig (Karlsruhe) danken wir für die Mitteilung von unpublizierten Funden von *C. danica* in Süddeutschland sowie für Informationen über mögliche Ausbreitungsweisen der Art. Für die Übersendung von Sonderdrucken danken wir S. Demuth (Karlsruhe), Dr. H. Korsch (Themar), Dr. V. Kummer (Potsdam) und F.-J. Weicherding (St. Ingbert). Für schriftliche Auskünfte zum Fährverkehr nach Norderney danken wir F. Meyer (Reederei Norden-Frisia, Norderney).

12 Literatur

- ADOLPHY, K. 2004: http://212.227.245.119/kunden/biostation/global/dbin/nachtrag_zur_flora_des_kreises_mettmann.pdf [Dezember 2006].
- AG GEOBOTANIK MECKLENBURG-VORPOMMERN 2005: <http://geobot.botanik.uni-greifswald.de/sammlungen/index.htm> [November 2006].
- AELLEN, E. 1958: Beitrag zur Kenntnis der Ausbreitung binnenländischer Halophyten durch Vögel. – *Bauhinia* 1: 85-89; Basel.
- BAKKER, J. P., DE VRIES, Y. 1992: Germination and early establishment of lower salt-marsh species in grazed and mown salt marsh. – *Journal of Vegetation Science* 3: 247-252; New York.
- BARTHOLOTT, W. & EHLER, N. 1977: Raster-Elektronenmikroskopie der Epidermis-Oberfläche von Spermatophyten. – 105 S.; Franz Steiner Verlag, Wiesbaden.
- BIOLOGISCHE STATION WESTLICHES RUHRGEBIET e. V. 2004-2006: <http://www.bswr.de/Flora/Fruehjahrensblueher/Fruehjahrensblueher.htm> [Januar 2007].
- BOTANISCHE ARBEITSGEMEINSCHAFT SÜDWESTDEUTSCHLAND e. V. 2006: http://www.botanik-sw.de/texte/Belege_adventiv_2005a.pdf [Januar 2007].
- BOTANISCHER VEREIN ZU HAMBURG e. V. 2007: Einwanderung neuer Arten: Das Dänische Löffelkraut. – <http://www.bg-web.de/botanischerverein/index.htm> [Februar 2007].
- BREUNIG, T. 2000: Eine weitere Art erobert die Autobahn-Mittelstreifen – auf das Dänische Löffelkraut ist zu achten. – *Pflanzenpresse* 1: 12; Karlsruhe.
- BREUNIG, T. 2007: Das Dänische Löffelkraut (*Cochlearia danica*) – eine Küstenpflanze erobert das Binnenland. – *Pflanzenpresse* 15: 26-28; Karlsruhe.
- BROD, H.-J. 1993: Langzeitwirkung von Streusalz auf die Umwelt. – 165 S.; Wirtschaftsverlag NW, Bergisch Gladbach.
- BURTON, R. M. 1996: Danish scurvy-grass *Cochlearia danica* in the London Area. – *The London Naturalist* 75: 133-135; London.
- BÜSCHER, D. 1999: Salztolerante Pflanzen in Mittelwestfalen. – *Braunsch. Geobot. Arb.* 6: 193-200; Braunschweig.
- CIARDO, F. & DELARZE, R. 2005: Observations floristiques sur l'autoroute lémanique: espèces nouvelles, halophiles et rares. – *Saussurea* 35: 83-99; Genève.
- CORDES, H. 1999a: Binnensalzstellen im Bremer Raum früher und heute. – *Braunsch. Geobot. Arb.* 6: 221-232; Braunschweig.

- CORDES, H. 1999b: Verlauf und erste Ergebnisse der Kartierung der Farn- und Blütenpflanzen im Weser-Elbe-Gebiet mit einer Liste der Gefäßpflanzen des Weser-Elbe-Gebietes. – Abh. Naturwiss. Ver. Bremen 44: 257-296; Bremen.
- CRANE, M. B. & GAIRDNER, A. E. 1923: Species-crosses in *Cochlearia*, with a preliminary account of their cytology. – Journ. Genetics 13: 187-200; Cambridge.
- DUNKEL, F.-G. 1987: Das Dänische Löffelkraut (*Cochlearia danica* L.) als Strassenrandhalophyt in der Bundesrepublik. – Florist. Rundbr. 21: 39; Bochum.
- DUNKEL, F.-G., MEIEROTT, L. & THEISINGER, D. 2001: *Cochlearia danica* L. erreicht Bayern. – Ber. Bayer. Bot. Ges. 71: 159-160; München.
- ELSEN, T. 1997: Binnensalzstellen an Rückstandshalden der Kali-Industrie. – Naturschutzreport 12: 63-117; Jena.
- EMRICH, P. & SCHNEDLER, W. 1999: *Cochlearia danica* L., das Dänische Löffelkraut, auch in Hessen in Ausbreitung. – Hess. Florist. Br. 48: 33-36; Darmstadt.
- ETZOLD, H. 1983: Eine kontrastreiche, simultane Mehrfachfärbung für pflanzenanatomische Präparate. – Mikrokosmos 72: 213; Stuttgart.
- FEDER, J. 2000: Bemerkenswerte floristische Funde im Landkreis Emsland (1. Fortsetzung). – Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 26: 69-85; Osnabrück.
- FOCKE, W. O. 1875: Culturversuche mit Pflanzen der Inseln und der Küste. – Abh. Naturwiss. Ver. Bremen 4: 278-282; Bremen.
- FOCKE, W. O. 1916: Zur Kenntnis der nordeuropäischen Arten von *Cochlearia*. – Schr. Ver. Naturk. Unterweser 5: 3-16; Bremerhaven.
- FRITZSCH K., WÖRZ, A., ENGELHARDT, M, HÖLZER, A. & M. THIV 2005: Aktuelle Verbreitungskarten der Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs (FaBlüBaWü). – <http://www.naturkundemuseum-bw.de/stuttgart/projekte/flora> [Februar 2007].
- GARVE, E. 1999a: Neu aufgetretene Blütenpflanzen an salzhaltigen Rückstandshalden in Niedersachsen. – Braunsch. Geobot. Arb. 6: 171-191.
- GARVE, E. 1999b: Zur Flora der Kalihalden in der Region um Hannover. – Ber. Naturhist. Ges. Hannover 141: 197-218; Hannover.
- GARVE, E. 2007: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachsen 43: 1-507; Hannover.
- GARVE, E. & GARVE, V. 2000: Halophyten an Kalihalden in Deutschland und Frankreich (Elsass). – Tuexenia 20: 375-417; Göttingen.
- GREGOR, T. 1998: Fundmeldungen. Neufunde – Bestätigungen – Verluste. – Bot. Natursch. Hessen 10: 181-183; Frankfurt/Main.
- GRIESE, D. 1996: Zur Ausbreitung von *Senecio inaequidens* DC. an Autobahnen in Nordostdeutschland. – Braunsch. Naturkundl. Schr. 5: 193-204, Braunschweig.
- GRIESE, D. 1998: Die viatische Migration einiger neophytischer Pflanzensippen am Beispiel norddeutscher Autobahnen. – Braunsch. Geobot. Arb. 5: 263-270; Braunschweig.
- GUDER, C., EVERS, C. & BRANDES, D. 1998: Kalihalden als Modellobjekte der kleinräumigen Florendynamik dargestellt an Untersuchungen im nördlichen Harzvorland. – Braunsch. Naturkundl. Schr. 5: 641-665; Braunschweig.
- HAEUPLER, H. 1969: Halophytenfluren in Süd-Niedersachsen insbesondere im südlichen Elm-Vorland. – Florist. Rundbr. 3: 59-62; Göttingen.
- HAEUPLER, H., JAGEL, A. & SCHUMACHER, W. 2003: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Nordrhein-Westfalen. – 616 S.; B.o.s.s. Druck und Medien, Kleve.
- HERDAM, H. 1998a: Nachweise zur Flora Sachsen-Anhalts. 2. Mitteilung. – Mitt. florist. Kart. Sachsen-Anhalt 3: 133-143; Halle/Saale.
- HERDAM, H. 1998b: Neufunde und Nachträge zur "Neuen Flora von Halberstadt". 4. Mitteilung. – Abh. Ber. Mus. Heineanum 4: 21-69; Halberstadt.
- HERDAM, H. 2001: Neufunde und Nachträge zur "Neuen Flora von Halberstadt". 5. Mitteilung. – Abh. Ber. Mus. Heineanum 5: 15-87; Halberstadt.

- HULTÉN, E. & FRIES, M. 1986: Atlas of North European Vascular Plants, Vol. 1. – 498 S.; Koeltz, Königstein.
- JAGEL, A. 1999: Beiträge zur Flora Westfalens. – Florist. Rundbr. 33: 27-54; Bochum.
- JALAS, J., SUOMINEN, J. & LAMPINEN, R. 1996: Atlas Florae Europaeae, Vol. 11. – 310 S.; Helsinki University Printing House, Helsinki.
- JOHN, H. 2000: Zur Ausbreitung von Halophyten und salztoleranten Pflanzen in der Umgebung von Kali-Rückstandshalden am Beispiel des FND „Salzstelle bei Teutschenthal-Bahnhof“. – Mitt. florist. Kart. Sachsen-Anhalt 5: 175-197; Halle/Saale.
- JUNG, K.-D. 2004: Neuere bemerkenswerte Funde aus der Flora des Darmstadter Raumes. 14. Folge. – Hess. Florist. Br. 53: 66-69; Darmstadt.
- KAISER, T. 1999: Flora der Salzstandorte des Landkreises Celle in Vergangenheit und Gegenwart. – Braunschw. Geobot. Arb. 6: 237-244; Braunschweig.
- KAISER, T., ELLERMANN, G. & LANGBEHN, H. 1996: Bemerkenswerte floristische Funde und Bestätigungen im Landkreis Celle. – Florist. Not. Lüneb. Heide 4: 3-12; Beedenbostel.
- KASPEREK, G. 1999: Beiträge zur Flora des Rur-Tales (Großlandschaften Eifel, Niederrheinische Bucht und Niederrheinisches Tiefland). Folge 2. – Decheniana 152: 29-35; Bonn.
- KAUERS, M. & THEUNERT, R. 1994: Die Flora von Peine. – Ökologieconsult-Schriften 2: 1-372; Peine.
- KLEMM, G. 2004: Bemerkenswerte Gefäßpflanzenfunde im Vereinsgebiet (III). – Verh. Bot. Ver. Berlin Brandenburg 137: 397-436; Berlin.
- KOCH, M. 1996: Zur Ausbreitung des Dänischen Löffelkrauts (*Cochlearia danica* L.) als Küstensippe in das Niedersächsische Binnenland. – Florist. Rundbr. 30: 20-23; Bochum.
- KOCH, M. 1997: Kurznotiz zur südlichen Ausbreitung des Dänischen Löffelkrauts (*Cochlearia danica* L.) in Nordrhein-Westfalen. – Florist. Rundbr. 31: 136-138; Bochum.
- KORSCH, H., WESTHUS, W. & ZÜNDORF, H.-J. 2002: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Thüringens. – 419 S.; Weissdorn-Verlag, Jena.
- KORSCH, H. & KOHL, M. 2007: Straßenränder als Einwanderungsrouten für Pflanzenarten. – Inform. Florist. Kart. Thüringen 26: 25-29; Jena.
- KULBROCK, G. & KULBROCK, P. 1995: Das Dänische Löffelkraut (*Cochlearia danica* L.) jetzt auch in Ostwestfalen. – Natur u. Heimat 55: 63-64; Münster.
- KUMMER, V. 2002: *Cochlearia danica* nun auch in Brandenburg. – Verh. Bot. Ver. Berlin Brandenburg 135: 17-23; Berlin.
- KUMMER, V. 2003: Beitrag zur Flora des Potsdamer Stadtgebietes. – Verh. Bot. Ver. Berlin Brandenburg 136: 153-202; Berlin.
- LIENENBECKER, H. 2000: Das Dänische Löffelkraut (*Cochlearia danica* L.) nicht nur an Autobahnen. – Natur u. Heimat 60: 127-130. Münster
- MENNEMA, J. 1986: *Cochlearia danica* L. op weg naar de binnenlanden van België en West-Duitsland. – Dumortiera 34/35: 139-142; Meise.
- METCALFE, C. R. & CHALK, L. 1957: Anatomy of the Dicotyledons. Vol. 1. – 724 S.; Clarendon Press, Oxford.
- MULLER, F. M. 1978: Seedlings of the north-western European lowland. – 644 S.; Junk, Den Haag.
- MÜLLER, W. 1995: Zur Flora und Vegetation sekundärer Salzstandorte bei Diekholzen, Landkreis Hildesheim. – Naturkundl. Mitt. Ornithol. Ver. Hildesheim 16: 45-56; Hildesheim.
- NOWACK, R. 1993: Massenvorkommen von *Dittrichia graveolens* (L.) GREUT. (Klebriger Alant) an Autobahnen in Süddeutschland. – Florist. Rundbr. 27: 38-40; Bochum.
- PUSCH, J., BARTHEL, K.-J. & WESTHUS, W. 1997: Naturnahe Binnensalzstellen in Thüringen. – Naturschutzreport 12: 9-62; Jena.

- RAABE, E. W. 1987: Atlas der Flora Schleswig-Holsteins und Hamburgs. – 654 S.; Wachholtz, Neumünster.
- RAABE, U. 1997: Fundmeldungen. Neufunde - Bestätigungen - Verluste. – Bot. Natursch. Hessen 9: 172; Frankfurt/Main.
- RIECKEN, U., RIES, U. & SSYMANK, A. 1994: Rote Liste der gefährdeten Biotoptypen der Bundesrepublik Deutschland. – Schrift.R. f. Landschaftspflege u. Naturschutz 41: 5-184; Bonn, Bad Godesberg.
- SCHREI, J. & GENUIT-LEIPOLD, H. 1994: Zur Flora des Naturschutzgebietes „Heerter See“ in Salzgitter. – Naturschutz Nachrichten 15: 6-19; Salzgitter.**
- SCHUBERT, R., HILBIG, W. & KLOTZ, S. 2001: Bestimmungsbuch der Pflanzengesellschaften Deutschlands. – 472 S.; Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin.**
- SCHULTZE-MOTEL, W. 1986: Gustav Hegi - Illustrierte Flora von Mitteleuropa 4/1, 3. Aufl. – 598 S.; Paul Parey, Berlin, Hamburg.**
- SCOTT, N. E. & DAVISON, A. W. 1985: The distribution and ecology of coastal species on roadsides. – Vegetatio 62: 433-440; Vaduz.
- SEYBOLD, S. 1973: Der Salzschwaden (*Puccinellia distans* (JACQ.) PARL.) an Bundesstraßen und Autobahnen. – Florist. Rundbr. 7: 70-72; Göttingen.
- STOTTELE, T. 1995: Vegetation und Flora am Straßennetz Westdeutschlands. – Dissertationes Botanicae 248: 1-360; Cramer, Berlin, Stuttgart.
- TROLL, W. 1964: Die Infloreszenzen 1. – 615 S.; Fischer, Jena.
- WATKINSON, A. R. & DAVY, A. J. 1985: Population biology of salt marsh and sand dune annuals. – Vegetatio 62: 487-497; Vaduz.
- WEBER, H. E. 1987: Das Dänische Löffelkraut (*Cochlearia danica* L.) dringt neuerdings ins Binnenland vor. – Natur u. Heimat 47: 86-87; Münster.
- WEBER, H. E. 1995: Flora von Südwest-Niedersachsen und dem benachbarten Westfalen. – 770 S.; Wenner, Osnabrück.
- WEICHERDING, F.-J. 2006: Das Dänische Löffelkraut (*Cochlearia danica* L.), eine Küstensippe, neu im Saarland und in Lothringen. – Abh. Delattinia 32: 157-169; Saarbrücken.
- WEIHE, K. 1972: Illustrierte Flora. Deutschland und angrenzende Gebiete, 23. Aufl. – 1607 S.; Parey, Hamburg, Berlin.
- WELCH, D. 2001: Colonisation by *Cochlearia danica* L. along trunk roads in central Scotland from 1996 to 2000. – Watsonia 23: 446-449; London.
- WERNICKE, U. 2004: Fundmeldungen. Neufunde - Bestätigungen - Verluste. – Bot. Natursch. Hessen 17: 145-146; Frankfurt/Main.
- WESTHUS, W.; PUSCH, J.; VAN ELSSEN, T. 1997: Binnensalzstellen und Salzpflanzen in Thüringen – Versuch einer Bilanz. – Naturschutzreport 12: 163-169; Jena.
- WOLFF, P.; LANG, W. 2000: Neunte Nachträge zur „Flora der Pfalz – Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen für die Pfalz und ihre Randgebiete. – Mitt. Pollichia 87: 125-136; Bad Dürkheim.
- WOLFF, P.; LANG, W. 2002: Zehnte Nachträge zur „Flora der Pfalz – Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen für die Pfalz und ihre Randgebiete. – Mitt. Pollichia 89: 85-98; Bad Dürkheim.
- WOLFF, P.; LANG, W. 2003: Elfte Nachträge zur „Flora der Pfalz – Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen für die Pfalz und ihre Randgebiete. – Mitt. Pollichia 90: 245-256; Bad Dürkheim.
- WOODSELL, S.R.J. 1985: Salinity and seed germination patterns in coastal plants. – Vegetatio 61: 223-229; Vaduz.

Anschrift der Autoren:

Dipl.-Biol. Anja Burmester
Am Kardohr 3
D-23669 Timmendorfer Strand

Inga Statsmann
Westring 341
D-24118 Kiel

- Anja Burmester -

Kurzfassung

Im Rahmen einer in den Sommermonaten 2004 durchgeführten Kartierung wurde erstmals der gesamte Bestand von *Eryngium maritimum* an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins quantitativ erfasst. Mehr als die Hälfte des Gesamtbestandes konzentriert sich auf einen Standort. Die beiden größten Vorkommen umfassen zusammen ca. 80% des Stranddistel-Bestandes im untersuchten Gebiet. Der Vergleich einer aktualisierten Verbreitungskarte mit älteren qualitativen Daten ergibt für die letzten Jahrzehnte einen beträchtlichen Rückgang, der sich im Erlöschen der Stranddistel in 25 MTB-Quadranten äußert. Als rezente Gefährdungsursachen werden Tourismus, Standorts-Nutzungswandel, Extinktion bzw. Habitatzerstörung durch *Rosa rugosa*, Küstenschutzmaßnahmen sowie Herbivorie diskutiert.

Abstract

In summer 2004 in the framework of a detailed mapping for the first time all individuals of *E. maritimum* at the coast of the Baltic Sea in Schleswig-Holstein were counted. About 50% of all individuals are concentrated at one site. The two biggest populations comprehend together more 80% of all individuals counted. A new distribution map of *E. maritimum* in Schleswig-Holstein is presented. Compared with older floristic data a tremendous decline took place in the last decades, obvious from the extinction of Sea Holly in 25 quarter ordnance survey maps. Recent causes of threat discussed here are tourism, land use change at sites, extinction and habitat-destruction due to *Rosa rugosa*-scrub, coastal defense and herbivory.

Keywords

Eryngium maritimum L., Sea Holly, Baltic Sea, coastal plant, endangered plant

1. Einleitung

Eryngium maritimum L. gehört in Deutschland zu den gefährdeten Pflanzenarten (Rote Liste Kategorie 2, KORNECK et al. 1996). Das Ziel der vorliegenden Arbeit besteht darin, einen qualitativen und quantitativen Überblick über den Gesamtbestand der Stranddistel an der schleswig-holsteinischen Ostseeküste zu vermitteln. Darüber hinaus sollen historische und rezente Gefährdungsfaktoren analysiert und in ihrer Bedeutung gewichtet werden, um Schutzempfehlungen für die Stranddistelbestände an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins abzuleiten.

2. Methodik

Die Verbreitungsdaten von *Eryngium maritimum* wurden im Jahr 2004 in den Monaten Juli bis September erhoben. Kartiert wurde in allen Gebieten an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins, die in der floristischen Literatur als Standorte für *E. maritimum* aufgeführt werden. Zusätzlich wurden auf lokaler Ebene flächendeckend Auskünfte von hauptberuflichen bzw. ehrenamtlichen Naturschutzbeauftragten zu historischen bzw. rezenten Vorkommen der Stranddistel in „ihrem“ Gebiet erfragt und durch Ortsbegehungen geprüft. Schließlich wurden weite Strecken des Ostseestrandes abgelaufen, wenn dessen Küstenmorphologie potenzielle Stranddistel-Habitate vermuten ließ. An den meisten Standorten wurde mehrfach gezählt, so daß besonders die an kleineren Populationen mit bis zu dreistelliger Individuenzahl ermittelten Summen als nahezu exakt gelten können. Die Fehlerquote bei der Erfassung der beiden größten Populationen mit jeweils vierstelliger Individuenzahl wird auf 3% geschätzt. Die Kartierung in den Naturschutzgebieten wurde im Einverständnis mit den zuständigen unteren Naturschutzbehörden durchgeführt. Zur Erfassung der Vorkommen auf Truppenübungsplätzen wurden Betretgenehmigungen bei den jeweiligen Standortskommandanten beantragt. Die qualitativen Angaben zur Verbreitung von *E.*

maritimum an der schleswig-holsteinischen Nordseeküste beruhen auf eigenen Beobachtungen sowie schriftlichen Mitteilungen der jeweiligen Naturschutzbeauftragten.

3. Ergebnisse

In Abb. 1 sind die quantitativen Ergebnisse der Datenerhebung graphisch dargestellt. Die MTB-Quadranten der Standorte, der administrative Standortstyp sowie die jeweils vorgefundene Anzahl an juvenilen und adulten Individuen können aus Tab. 1 entnommen werden. Eine punktgenaue Lokalisierung der einzelnen Vorkommen wurde beim Landesamt für Natur und Umwelt des Landes Schleswig-Holstein hinterlegt.

Wie Abb. 1 zeigt setzt sich der Gesamtbestand von *E. maritimum* an der schleswig-holsteinischen Ostseeküste aus 26 distinkten Vorkommen zusammen. Es handelt sich dabei um räumlich getrennte Populationen, die nicht ineinander übergehen. Die Größe der einzelnen Populationen variiert beträchtlich. Das reichste Vorkommen (Oehe-Schleimünde) besteht aus 4410 Individuen, während an sechs Standorten jeweils nur ein Individuum anzutreffen ist. Mit einer zweistelligen Individuenzahl warten sieben Populationen auf, während sich die Größe von sieben weiteren Populationen im dreistelligen Bereich bewegt. Die Summe aller an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins gezählten juvenilen und adulten Stranddisteln beläuft sich auf 8702 Individuen. Auf den reichsten Standort im untersuchten Gebiet konzentrieren sich ca. 53% des Gesamtbestandes an *E. maritimum*. Das zweitgrößte Vorkommen (Todendorf/Behrendorf) umfasst ca. 28% des Gesamtbestandes. Damit befinden sich über 80% des gesamten Bestandes von *E. maritimum* an der schleswig-holsteinischen Ostseeküste an lediglich zwei Standorten.

Aufschlußreich ist die prozentuale Verteilung des Stranddistel-Bestandes im Untersuchungsgebiet auf die vier administrativen Standortstypen. Wie aus Tab. 2 ersichtlich wird, befinden sich lediglich 55% des Bestandes an *E. maritimum* innerhalb von Naturschutzgebieten. Circa ein Viertel aller Individuen im Untersuchungsgebiet sind in ohne Auflagen frei zugänglichen Küstenabschnitten anzutreffen, während ca. 22% der Stranddisteln im schleswig-holsteinischen Küstenraum Truppenübungsplätze besiedeln. Die im vom NABU betreuten Artenschutzgebiet Aschauhof anzutreffenden Stranddisteln umfassen weniger als ein Prozent des *E. maritimum*-Bestandes im Untersuchungsgebiet.

Unter populationsbiologischen Aspekten bemerkenswert ist der Vergleich der Anzahl juveniler Individuen mit der Anzahl an Adultpflanzen eines Standorts. Insgesamt übertrifft in 8 Populationen die Individuenzahl der Adulten die Anzahl der Juvenilpflanzen, während in 10 Populationen mehr Jungpflanzen als Adultpflanzen anzutreffen sind. Ein deutliches Überwiegen der Juvenilpflanzen ist nur in wenigen Populationen der Fall. Insgesamt 8 Populationen setzen sich entweder aus Juvenil- oder Adultpflanzen zusammen. Sonderfälle stellen die Standorte Aschauhof und Priwall dar (Standorts-Nr. 7 bzw. 25), auf die in Abschnitt 4.1 näher eingegangen wird.

4. Diskussion

4.1 Die historische Entwicklung des Stranddistel-Bestandes im Untersuchungsgebiet bis zur Gegenwart

Da historische Daten über die Größe der Stranddistel-Populationen im Untersuchungsgebiet bis auf wenige Ausnahmen (REISE 1963, EBERLE 1979) fehlen, ist ein quantitativer Vergleich und damit eine detaillierte Aussage über Entwicklungstendenzen an den einzelnen Standorten

zumeist nicht möglich. Im historischen Rückblick kann die Bestandsentwicklung deshalb größtenteils nur qualitativ bewertet werden.

Die vermutlich erste Erwähnung von *E. maritimum* für das Untersuchungsgebiet, jedoch ohne konkrete Ortsangabe, stammt aus dem 18. Jahrhundert (WIGGERS 1780). In der floristischen Literatur des 19. Jahrhunderts wird die Stranddistel an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins für verschiedene Gebiete dieser Region als eine häufig anzutreffende Art bezeichnet, für die noch keine Gefährdung konstatiert wird (HÄCKER 1856, LABAN 1866, KNUTH 1888). Erste Rückgangstendenzen, die sich im „Verschwinden der Pflanze in der Nähe der Badeorte“ äußern, werden von PRAHL (1890: 102) bemerkt (s. auch Abschn. 4.2.1 u. 4.2.2). Die rückläufige Entwicklung der Bestände im Untersuchungsgebiet setzt sich im 20. Jahrhundert fort. So beobachtete HENNINGS (1876) die Stranddistel im Bereich der Kieler Förde noch an mehreren Stellen, während CHRISTIANSEN et al. (1922) *E. maritimum* im Kieler Umland nur noch auf dem Nehrungshaken Bottsand antrafen. Rückgänge im Bereich der Lübecker Bucht werden von PETERSEN & BURMESTER (1932) erwähnt, das Erlöschen der Stranddistel in weiten Teilen der Eckernförder Bucht vermerkt JÖNS (1953). Die noch von MÖLLER (1975) erbrachten Nachweise der Stranddistel in der Kieler bzw. der nördlichen Lübecker Bucht sind inzwischen ebenfalls als erloschen zu betrachten.

Einen direkten Vergleich historischer Daten mit der aktuellen Situation der Stranddistel an einem Standort ermöglicht eine von REISE (1963) vorgelegte Zahl. Danach wurden zu Beginn der 1960er Jahre am Standort Krummsteert auf der Insel Fehmarn (Standorts-Nr. 19) ca. 7000 Individuen der Stranddistel gezählt. Wie aus Tab. 1 ersichtlich ist, konnten ca. vier Jahrzehnte später an diesem Standort nur noch 181 Individuen von *E. maritimum* nachgewiesen werden, was einem Rückgang um ca. 97% entspricht (siehe Abschnitt 4.2.3). Gänzlich erloschen ist die Stranddistel inzwischen auch im Süden von Fehmarn, wo CHRISTENSEN & WESTDÖRP (1979) noch zwei Vorkommen angetroffen haben. Ein weitere Beleg für die beträchtliche Rückgangstendenz der Stranddistel im Untersuchungsgebiet ist die regressive Populationsentwicklung am Dummersdorfer Ufer (Standorts-Nr. 26). Im Jahr 1960 zählte EBERLE (1979) hier 170 Pflanzen, während BRAUN et al. (1996) knapp 30 Jahre später im Sommer 1996 an diesem Standort nur 12 Individuen vorfanden. Im Rahmen der eigenen Untersuchungen konnten 2004 am Dummersdorfer Ufer nur noch 9 Individuen nachgewiesen werden.

Um der allgemeinen Rückgangstendenz entgegenzuwirken, wurde in jüngster Zeit mehrfach der Versuch unternommen, durch Anpflanzungen erloschene Vorkommen zu revitalisieren bzw. dem Rückgang der Art vorzubeugen. So ist das aktuelle Vorkommen auf dem Priwall (Standorts-Nr. 26), wo die Stranddistel letztmalig in den 1960er Jahren beobachtet wurde, auf eine medienwirksame Anpflanzungsaktion von 140 Stranddistel-Jungpflanzen im Jahr 2004 zurückzuführen (JACOB 2004). In der Eckernförder Bucht wurde die Population am Standort Aschauhof (Standorts-Nr. 7) durch Anpflanzungsmaßnahmen künstlich vergrößert (STEPHAN 2006).

Die gegenwärtige Verbreitung der Stranddistel in Schleswig-Holstein im MTB-Raster ist aus Abb. 2 ersichtlich. Diese Karte stellt eine Aktualisierung der entsprechenden Verbreitungskarte in RAABE (1987) dar, in der als Nachweisgrenze eine Beobachtung nach 1958 zugrunde gelegt wurde und die noch keine Informationen über Rückgangstendenzen enthält. In Abb. 2 ist der massive qualitative Rückgang im Ostseeraum Schleswig-Holsteins, bezogen auf den Zeitraum der letzten fünf Jahrzehnte, deutlich sichtbar. Von den 49 MTB-Quadranten im Ostseegebiet, in denen nach RAABE (1987) Vorkommen der Stranddistel nachgewiesen wurden, sind inzwischen 25 MTB-Quadranten erloschen. Besonders stark

betroffen ist der Landkreis Ostholstein. Im Bereich der Nordseeküste sind dagegen noch keine qualitativen Rückgänge zu verzeichnen, obwohl die Stranddistel-Bestände stellenweise auch dort rückläufig sind (BURMESTER & BEHMANN, in Vorber.).

4.2 Historische und rezente Gefährdungsfaktoren

4.2.1 Verwendung als Blumenschmuck

Erste Hinweise auf eine Verwendung der attraktiven Pflanzen als Blumenschmuck finden sich bei PRAHL (1890). Dieser Autor führt das Verschwinden der Stranddisteln in der Nähe von Badeorten darauf zurück, „weil die Fremden sie vielfach mit nach Hause nehmen“ (PRAHL 1890: 102). Von einer gewerblichen Nutzung der Stranddisteln auf der Insel Sylt durch die Verarbeitung zu Blumenkränzen für Touristen berichtet VOB (1903). Es ist zu vermuten, daß Stranddisteln besonders im 19. Jahrhundert auch im Ostseegebiet als Blumenschmuck verwendet wurden. Dieser Gefährdungsfaktor, der lediglich ein historisches Problem darstellt, das in der Gegenwart keine Rolle mehr spielt, dürfte bereits in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts durch die 1936 erlassene „Verordnung zum Schutz wildwachsender Pflanzen“ an Bedeutung verloren haben (CHRISTIANSEN 1953).

4.2.2 Tourismus

Der Rückgang der Stranddistel im Untersuchungsgebiet ist vor allem aus historischer Perspektive eng mit der touristischen Erschließung der Ostseeestrände Schleswig-Holsteins gekoppelt, die mit der Eröffnung des Seebades Travemünde im Jahr 1802 einsetzte. Erst mit einigen Jahrzehnten Verzögerung entstanden auch im Bereich der Kieler Bucht Seebäder, so z. B. Heiligenhafen (1871), Heikendorf (1870), Laboe (1875), Glücksburg (1872). Bereits bei der Entstehung der Badeorte zeichnete sich ein erstes Konfliktpotenzial zwischen Tourismus und Stranddistel ab. Wie ECKERT (1977) berichtet, galten Vorkommen von *E. maritimum* bei der Erschließung von Seebädern im Bereich der Lübecker Bucht in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts aufgrund der stechenden Laubblätter der Art als Standortsnachteil. Es kann daher nicht ausgeschlossen werden, daß zur Erhöhung der touristischen Attraktivität eines Gebietes Vorkommen der Stranddistel gezielt bekämpft wurden.

Die Übernachtungszahlen in den neu entstandenen Seebädern wuchsen schnell, zum Teil exponentiell. Exemplarisch für andere Orte in der Lübecker Bucht sei die Situation im Seebad Grömitz angeführt, wo im Jahr 1906 insgesamt 677 Urlauber gezählt wurden, während im Jahr 1911 dort schon ca. 4000 Touristen registriert wurden. Nur ein Jahr später (1912) verbrachten bereits über 8000 Urlauber Strandferien in Grömitz (ECKERT 1977). Weitere Rekorde in den Übernachtungszahlen wurden im Dritten Reich und später in den 1950er Jahren während der Wirtschaftswunderzeit erreicht, als das Automobil ein Massenverkehrsmittel wurde. Eine neue Qualität der massentouristischen Erschließung der schleswig-holsteinischen Ostseeküste setzte gegen Ende der 1960er Jahre mit der Errichtung von Ferienzentren ein, z. B. Weißenhäuser Strand, Burgstaken („Bettenburgen, Betonbunker“; PRAHL & STEINICKE 1979: 40), die nicht nur traditionelle Tourismusstrukturen zerstörten, sondern durch großflächigen „Verbrauch“ von Küstenhabitaten auch fatale ökologische Folgen hervorriefen. Dies gilt nicht zuletzt für die Stranddistel, die vor allem dort stark zurückging bzw. gänzlich erlosch, wo sich der Massentourismus besonders intensiv entwickelte, wie z. B. an der Küste des Kreises Ostholstein.

Der unüberwindbare Widerspruch zwischen massentouristischer Erschließung von Küstenabschnitten mit Weißdünenbereichen einerseits und dem Vorkommen vitaler Stranddistel-Populationen andererseits ist in der Biologie und Ökologie der Art begründet. *E.*

maritimum ist ein hochspezialisierter Psammophyt, der im wesentlichen auf Offenhabitats im Bereich der Weißdünen beschränkt ist (BURMESTER, in Vorber.). Genau diese relativ schmalen, zumeist linearen Habitats wirkten auf Touristen schon immer in höchstem Maße attraktiv. Welche Ausmaße die temporäre Umgestaltung des Strand- und Dünenbereichs als Folge touristischer Freizeitaktivitäten im 19. Jahrhundert angenommen hatte, ist den Beschreibungen von DIERS (1986: 139) zu entnehmen, wonach „Strände durch Sandburgenbau in Kraterlandschaften verwandelt wurden“. Dieses Phänomen, das in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts deutlich abnahm (FESENMEYER 1974) und heute weniger ausgeprägt ist, war in extremer Form besonders gegen Ende des 19. und zu Beginn des 20. Jahrhunderts eine verbreitete Erscheinung, die mit großer Wahrscheinlichkeit zur Dezimierung von Stranddistel-Beständen beigetragen haben dürfte. Gegenwärtig sind neben der generell sehr hohen Trittbelastung auch das Anlegen von Lagerplätzen, das Graben von Liegemulden und die Lagerung von Sportgeräten (z. B. Surfbretter) als Faktoren zu benennen, durch die die ursprüngliche Vegetation der Xeroserie stark geschädigt und zurückgedrängt wird. Dies gilt insbesondere für die Stranddistel, die in ihrem Reproduktionsverhalten deutliche Anklänge an eine k-Strategie erkennen läßt (BURMESTER, in Vorber.).

Die indirekte Proportionalität zwischen intensiver touristischer Nutzung eines *Eryngium*-Habitats beherbergenden Küstenabschnitts und der regressiven Populationsentwicklung der Stranddistel bis hin zum Erlöschen ist auch unter Berücksichtigung des administrativen Standorts-Typs offensichtlich. Wie bereits in Abschn. 3 erwähnt, befinden sich mehr als 20% des Gesamtbestandes der Stranddistel im Untersuchungsgebiet auf Truppenübungsplätzen der Bundeswehr, darunter auch bedeutende Teile der zweitgrößten Population (Standorts-Nr. 13). Auf den unzugänglichen Truppenübungsplätzen, deren generelle Bedeutung für den Schutz bedrohter Pflanzenarten Schleswig-Holsteins kürzlich von ROMAHN & KIECKBUSCH (2005) herausgestellt wurde, ist die Stranddistel vor den negativen Auswirkungen touristischer Aktivitäten sicher, was sich u. a. in der Populationsstruktur der beiden Vorkommen auf militärischem Sperrgebiet widerspiegelt (deutliches Überwiegen der Juvenilpflanzen; vgl. Abschn. 4.2.3).

Die individuenreiche Teilpopulation Behrendorf (Standorts-Nr. 13), die unmittelbar an den Truppenübungsplatz Todendorf angrenzt, besiedelt einen Strandwall, der sich auf theoretisch frei zugänglichem Gebiet befindet, mit Hilfe einer provisorischen Einzäunung jedoch vor menschlichem Betreten gesichert wurde. Die Standorte der eine mittlere Größe aufweisenden Populationen bei Grünberg (Standorts-Nr. 12) sowie im Westen und Norden der Insel Fehmarn (Standorts-Nr. 20-22) befinden sich in ohne Auflagen frei zugänglichem Gebiet, bleiben dort aber aufgrund der steinigen Beschaffenheit der jeweiligen Strandabschnitte von massentouristischem Erholungsdruck verschont. Die genannten Beispiele zeigen, dass die Stranddistel nur in solchen für sie geeigneten Küstenhabitats stabile Populationen aufbauen kann, wo der Mensch gänzlich ausgegrenzt wird bzw. wo die Beschaffenheit der Strände nur extensiven Badetourismus aufkommen lässt.

4.2.3 Nutzungswandel der Standorte

Wie bereits erwähnt, kommt die Stranddistel natürlicherweise nahezu ausschließlich in Offenhabitats im Bereich von Weißdünen vor. Durch die Nutzung von strukturreichen, aus Gesellschaften der Hygro- und Xeroserie zusammengesetzten Vegetationskomplexen als extensive Rinderweide ist *E. maritimum* darüberhinaus in der Lage, in Küstennähe auch salzbeeinflusste Grünlandgesellschaften zu besiedeln. Wie Photos von EBERLE (1979: 15) aus

den 1920er Jahren belegen, existierten an derartigen Standorten in Schleswig-Holstein einst Massenvorkommen der Stranddistel, z. B. am Sehlendorfer Binnensee (Standorts-Nr. 14). Durch ihren Habitus waren die Individuen der Art hervorragend gegen die Verbißgefahr durch Weidevieh geschützt. Gleichzeitig profitierte *E. maritimum* von den durch Viehtritt geschaffenen Offenstandorten, an denen sich Jungpflanzen etablieren konnten. Mit der Aufgabe der ertragsschwachen Standorte als extensiv genutzte Weide schloß sich im Zuge der nun folgenden Sukzession die Vegetationsdecke, so daß eine Bestandsverjüngung zunehmend erschwert und schließlich ganz verhindert wurde, während die noch vorhandenen Adultpflanzen im Laufe der Zeit allmählich abstarben bzw. noch absterben werden. So besteht die einst so reiche Population am Sehlendorfer Binnensee derzeit nur noch aus 6 Individuen.

Eine ähnliche Entwicklung zeichnet sich am Standort Oehe-Schleimünde ab (Standorts-Nr. 3), der bis Anfang der 1970er Jahre durch Rinder und Schafe beweidet wurde. Die Folgen der Beweidung wurden jedoch als negativ für die Stranddistel bewertet (ERFURT & DIERSCHKE 1992). Bedeutsam waren in diesem Zusammenhang Trittschäden an *E. maritimum*, die auf Grund eines zu hohen Viehbesatzes auch am Standort Dummersdorfer Ufer (Standorts-Nr. 26) beobachtet wurden (vgl. BRAUN et al. 1996). Obwohl keine Daten aus der damaligen Zeit vorliegen, kann vermutet werden, dass nach Aufgabe der Beweidung die Stranddistel-Bestände im Naturschutzgebiet Oehe-Schleimünde zunächst expandierten und Verjüngung vor allem an den durch Viehtritt geschaffenen Offenstandorten stattfand. Zur Zeit stocken zahlreiche adulte Individuen auf den ehemals beweideten Flächen, tragen dort jedoch nicht mehr zur Bestandsverjüngung bei, da die nahezu geschlossene Vegetationsdecke in Kraut- und Moosschicht mittlerweile einen Deckungsgrad von fast 100% aufweist. Außerhalb des NSG in Richtung des Gutes Oehe befinden sich juvenile Stranddisteln vor allem entlang von Trampelpfaden, die von Sonnenanbetern auf dem Weg zum erfrischenden Bad in der Ostsee genutzt werden.

Ein deutliches Anzeichen für die Überalterung von Beständen pollakanther Arten ist das Überwiegen von Adultpflanzen im Vergleich zu Juvenilpflanzen (siehe Tab. 1), während bei intakten Populationen in der Regel die Juvenilpflanzen zahlenmäßig dominieren (URBANSKA 1992). Unter dieser Perspektive kann für die größte Population im Untersuchungsgebiet am Standort Oehe-Schleimünde mittelfristig eine regressiv Entwicklung prognostiziert werden, die sich bereits im Verhältnis Juvenile/Adulte widerspiegelt. Der enorme Rückgang am früher ebenfalls beweideten Standort Krummsteert (vgl. Abschnitt 4.1) dürfte im wesentlichen ebenso auf die Aufgabe der extensiven Beweidung zurückzuführen sein. Das rezente Überwiegen der Juvenilpflanzen am Krummsteert steht dagegen nicht im unmittelbaren Zusammenhang mit dem Standorts-Nutzungswandel (siehe Abschn. 4.2.5).

Um dem allgemein rückläufigen Trend in der Entwicklung des Stranddistel-Bestandes im Untersuchungsgebiet entgegenzuwirken, sollte die Wiederaufnahme der extensiven Beweidung an ausgewählten Standorten in Betracht gezogen werden, die im Rahmen von Pflegeverträgen realisierbar wäre. Um Extinktion durch Viehtritt zu vermeiden, sollte die Besatzdichte an Weidevieh nicht zu hoch gewählt werden. Bei der Planung derartiger Maßnahmen müssen ferner standortspezifische Gegebenheiten berücksichtigt werden (vgl. BRAUN et al. 1996). Die anthropogen bedingte Erweiterung der *Eryngium*-Standorte könnte als „Ausgleich“ für die durch Küstenschutzmaßnahmen (Abschn. 4.2.5) verlorenen Habitate verstanden werden.

4.2.4 Extinktion und Habitatzerstörung durch *Rosa rugosa* THUNB.

Eine bedeutende Gefahr für *E. maritimum* geht von dem Neophyten *Rosa rugosa* aus. Die negativen Auswirkungen der Kartoffel-Rose auf die Vegetation im Bereich von Küstendünen im allgemeinen und auf *E. maritimum* im besonderen folgen dabei dem von ISERMANN et al. (2005) vorgezeichneten Muster. Durch starke vegetative Vermehrung, die durch unterirdische Ausläufer erfolgt (RAUH 1938), ist *R. rugosa* befähigt, flächendeckende Dominanzbestände zu bilden (BRUUN 2005). Wie ISERMANN (2003) und ISERMANN et al. (2005) ausführen, sinkt in diesen Dominanzbeständen die Phytodiversität beträchtlich, da lichtbedürftige Arten ausgeschattet werden. Dies gilt in vollem Maße für die euphotische Art *E. maritimum*.

Wenn Individuen der Stranddistel von *Rosa rugosa* umwachsen werden, sterben die Pflanzen nach wenigen Jahren ab. Im Untersuchungsgebiet besteht diese unmittelbare Extinktionsgefahr bei fünf Populationen (Geltinger Birk, Weidefeld, Schwansener See, Krusendorf, Heiligenhafen) bzw. für ca. 2% des Stranddistel-Bestandes im Untersuchungsgebiet. An vier weiteren Standorten ist dieses Gefahrenpotenzial durch dichte Bestände der Kartoffel-Rose gegeben, die die dortigen Stranddistel-Vorkommen räumlich zwar noch nicht erreicht haben, sich jedoch schon in unmittelbarer Nähe der *Eryngium*-Wuchsorte befinden (Oehe-Schleimünde [NSG], Todendorf, Behrendorf, Putlos).

Neben der direkten Gefährdung bereits vorhandener Stranddistel-Individuen durch expandierendes *Rosa rugosa*-Gebüsch existiert ein weiteres, ebenfalls von der Kartoffel-Rose ausgehendes Gefahrenpotenzial. Durch ihre flächige Ausdehnung verdrängen die Dominanzbestände dieser Art die ursprüngliche Dünenvegetation, zu der auch *E. maritimum* gehört. Die Besiedlung potenzieller *Eryngium*-Habitate durch *Rosa rugosa* ist aus Sicht der Stranddistel gleichbedeutend mit der Zerstörung dieser Habitate, da diese Standorte für die Etablierung von *Eryngium*-Jungpflanzen fortan nicht mehr zur Verfügung stehen. Eine Entwicklung der Dominanzbestände von *Rosa rugosa* zu arten- und strukturreichen Gebüschtypen wurde bisher noch nie beobachtet (ISERMANN et al. 2005). Auf diese Weise tragen Bestände von *Rosa rugosa* zur Verkleinerung des Lebensraumes der Stranddistel bei.

Wie von JØRGENSEN (1996) ausgeführt, ist die mechanische Bekämpfung der *Rosa rugosa*-Bestände durch bloßes Zurückschneiden nahezu aussichtslos. Lediglich durch das Ausgraben von ganzen Pflanzen bzw. Pflanzenteilen kann die weitere Ausbreitung eines bereits existierenden Bestandes verhindert werden, was jedoch eine sehr arbeitsintensive Maßnahme darstellt und von den Unteren Naturschutzbehörden, wie z. B. im Kreis Rendsburg-Eckernförde, aus finanziellen Gründen abgelehnt wird. Eine andenkbare Alternative wäre hier z. B. eine Arbeitsbeschaffungsmaßnahme für Langzeitarbeitslose. Im Interesse der Stranddistel sollten auf die Anpflanzung der Kartoffel-Rose im Bereich von *Eryngium*-Habitaten (auch potenziellen!) gänzlich verzichtet werden.

4.2.5 Küstenschutzmaßnahmen

Eine weitere Gefährdung, die auch für die Bestände von *E. maritimum* in Mecklenburg-Vorpommern gilt (FUKAREK & HENKER 2006), ist durch Küstenschutzmaßnahmen gegeben. Dieses Problemfeld wird unter Berücksichtigung geodynamischer Aspekte verständlich, nach denen die Ostseeküste Schleswig-Holsteins als Ausgleichsküste bezeichnet werden kann, die durch den Wechsel von Steilufern und Flachküsten charakterisiert ist (KÜSTER 2002). Ein wesentlicher geomorphologischer Prozess an Ausgleichsküsten besteht in der Abtragung der

Steilküsten, der Verfrachtung des erodierten Materials durch Küstenparalleltransport zu den Niederungsgebieten, wo die sandigen Bestandteile des Erosionsgutes in Form von Nehrungen bzw. Nehrungshaken abgelagert werden (KLEWE & STERR 1995). Diese Habitate stellen Rückzugsräume für zahlreiche bedrohte Tier- und Pflanzenarten dar (BEHMANN 1988). Besonders gilt dieses für die Stranddistel, die im Weißdünenbereich von Nehrungen geeignete Lebensbedingungen vorfindet. So besiedeln beispielsweise Teile der reichsten Population in Oehe-Schleimünde (Standorts-Nr. 3) einen derartigen Standort; weitere Beispiele für Stranddistel-Bestände auf Nehrungshaken im Untersuchungsgebiet sind der Bottsand (Standorts-Nr. 11) und der Krummsteert (Standorts-Nr. 18).

Durch bauliche Küstenschutzmaßnahmen greift der Mensch auf vielfache Weise in das natürliche Wechselspiel von Abtragung und Anlagerung ein, um den Lebensraum der im Küstenbereich siedelnden Menschen vor den „zerstörenden Einwirkungen des Meeres zu schützen“ (LÜBBE 1997: 55). Aus Sicht der Stranddistel führen Küstenschutzmaßnahmen zwangsläufig zu einer Verkleinerung des Lebensraumes der Art. Maßnahmen wie die Errichtung von Buhnen sowie die Aufschüttung von Steinwällen und Dämmen zielen darauf ab, die Erosion zu unterbinden. Damit wird jedoch gleichzeitig die Anlandung an anderer Stelle, wie z. B. den Nehrungshaken, beeinträchtigt bzw. gänzlich verhindert. Die natürlichen Habitate der Stranddistel stehen auf Nehrungshaken nur dann in ausreichendem Maße zur Verfügung, wenn diese Nehrungshaken durch Anlandungsvorgänge stetig wachsen. Andernfalls geht ein Großteil der Habitate durch den natürlichen Verlauf der Sukzession, der zu einer Schließung der Vegetationsdecke führt, für die Stranddistel verloren. Offensichtlich ist dies z. B. im NSG Bottsand (Standorts-Nr. 11), wo durch den Bau einer Blockstein-Mole für einen unmittelbar an das NSG grenzenden Sporthafen Anlandungsprozesse unterbunden werden (WOLFRAM 1996) und damit die Schaffung potenzieller Stranddistel-Habitate verhindert wird. Als Gegenbeispiel kann der Krummsteert angeführt werden, der durch Anlandung stetig wächst. Gerade die neu entstandenen Bereiche werden von der Stranddistel besiedelt. Die Bedeutung naturbelassener Küstenbereiche mit Dünenvegetation besteht für die Stranddistel darüberhinaus auch darin, dass durch ungehinderte Sturmflut-Ereignisse die geschlossene Vegetationsdecke nachgelagerter Sukzessionsstadien geöffnet und auf diese Weise für die Besiedlung mit *E. maritimum* zugänglich gemacht werden kann. So wichtig Küstenschutzmaßnahmen für die in Meeresnähe siedelnde Bevölkerung auch sind: für die Stranddistel stellen sie sowohl ein mittel- als auch ein unmittelbares Gefährdungspotenzial dar, da dem Küstenschutz gegenüber den Belangen des Naturschutzes im allgemeinen Priorität eingeräumt wird (PETERSEN 1997).

4.2.6 Herbivorie

Ein Gefährdungsfaktor, der nur lokale Bedeutung hat, ist Herbivorie durch Kaninchen, von der bereits EBERLE (1979) berichtete. Besonders die Laubblätter der Stranddistel, die beim Zerreiben stark nach Möhren riechen, scheinen für Kaninchen eine attraktive Nahrungsquelle zu sein. Der höchste „Beweidungsdruck“ wurde auf dem Bottsand beobachtet, wo die Stranddisteln durch Drahtzäune gegen Verbiß geschützt werden. Verbißschäden wurden im Rahmen der Kartierung auch auf Fehmarn beobachtet (Westermarkelsdorf). Von einer existentiellen Bedrohung der Stranddistel-Populationen im Untersuchungsgebiet durch den Faktor Herbivorie kann jedoch zumindest derzeit nicht gesprochen werden. Im Vergleich zu den oben diskutierten rezenten Gefährdungsfaktoren hat Herbivorie die geringste Bedeutung.

4.3 Ausblick

Wie in den vorangegangenen Abschnitten gezeigt wurde, sind die Stranddistel-Bestände im Untersuchungsgebiet durch verschiedene Faktoren gefährdet. Besonders die kleinen Populationen, die zumeist die letzten Überreste ehemals größerer Vorkommen darstellen, sind akut vom Aussterben bedroht. Da auch die Bestandsstruktur am individuenreichsten Standort auf eine regressive Populationsentwicklung schließen läßt, dürfte die Prognose realistisch sein, dass der Gesamtbestand von *E. maritimum* an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins bei Fortdauer der gegenwärtigen Rahmenbedingungen in den nächsten Jahren weiter rückläufig sein wird. Realisierbare Maßnahmen zur Umkehrung dieser Entwicklungstendenz können aus der Schilderung der Gefährdungsfaktoren abgeleitet werden.

5. Danksagung

Die nachfolgend genannten Personen gaben mir Hinweise zur Situation der Stranddistel in Schleswig-Holstein: Herr M. Altemüller (NSG Krummsteert, NSG Wallnau), Herr Dr. H. Behmann (NSG Bottsand), Herr G. Böhm (NSG Rotes Kliff), Herr R. Borcharding (Schutzstation Wattenmeer), Herr M. Braun (Dummersdorfer Ufer Verein), Herr Dr. K. Brehm (NSG Sorgwohlder Binnendünen), Herr K. Dürkop (NSG Graswarder), Herr E. Eberle (NSG Morsum Kliff), Herr J. Eckard (NSG Noer), Herr P. Harms (NSG Rantum Dünen), Herr H. M. Ingwersen (LSG Archsum), Herr T. Kalmar (Weidefeld), Herr H. Knöll (Halbinsel Holnis), Herr L. Koch (LSG Dünen- und Heidelandschaft Hörnum/Sylt), Herr D. Lorenzen (NSG Geltinger Birk), Herr S. Lorenzen (NSG Nord-Sylt), Herr O. Lunau (NSG Grüner Brink), Frau Dr. S. Lütt (LANU Schleswig-Holstein), Frau I. Mühlenbruch (NSG Schmoel), Herr K. Plaumann (NSG Schwansener See), Herr Dr. M. Risch (Verein Jordsand), Herr U. Schneider (Verein Jordsand), Herr L. Sielmann (NSG Sehlendorfer Binnensee), Herr W.-R. Stephan (ASG Aschau), Frau I. Timmermann-Trosiener (Grömitz), Herr N. Voigt (NSG Weißenhäuser Broek), Herr Dr. V. Wiese (Haus der Natur Cismar), Herr R. Winkler (NSG Kleiner Binnensee), Herr S. Zink (NSG Südlicher Priwall). Bei den genannten Personen bedanke ich mich herzlich!

6. Literatur

- BEHMANN, H. (1988): Der Bottsand – ein Nehrungshaken an der Kieler Außenförde. In: MEIER, O. (Hrsg.): Die Naturschutzgebiete im Kreis Plön und in der Stadt Kiel: 146-164. – Heide.
- BRAUN, M.; LOESER, J.; WAGNER, C. (1996): Dummersdorfer Ufer. Landschaftspflege- und Entwicklungskonzept für eine Hudelandschaft mit Naherholungsplanung. 3. Projekt am Institut für Landschaftspflege und Naturschutz der Universität Hannover. – Hannover.
- BRUUN, H. H. (2005): Biological Flora of the British Isles: *Rosa rugosa* THUNB. ex MURRAY. – J. Ecol. **93**: 441-470.
- CHRISTIANSEN, A.; CHRISTIANSEN, W.; CHRISTIANSEN, W. (1922): Flora von Kiel. – Kiel.
- CHRISTIANSEN, W. (1953): Neue kritische Flora von Schleswig-Holstein. – Rendsburg.
- CHRISTENSEN, E.; WESTDÖRP, J. (1979): Flora von Fehmarn. – Mitt. AG Gebot. Schlesw.-Holst. u. Hamb. **30**: 3-262.
- DIERS, M. (1986): Sandburgenbau. In: HEDINGER, B. (Hrsg.): Saison am Strand. Badeleben an Nord- und Ostsee, 200 Jahre: 139-144. – Herford.
- EBERLE, G. (1979): Unsere Stranddistel. – Sonderdr. Ber. Ver. Natur u. Heimat und des Naturhist. Mus. Lübeck **16**: 3-24.
- ECKERT, G. (1977): Als die Badekarren rollten. Ostseebäder von Travemünde bis Glücksburg. – Hans Christians Verlag, Hamburg. (118 S.)

- ERFURT, H.-J.; DIERSCHKE, V. (1992): Oehe-Schleimünde. Naturschutzgebiet an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins. – Seevögel **13**, Sonderheft 1: 7-104.
- FESENMEYER, R. (1974): Urlauber am Strand. Eine Studie zum Strandverhalten an der Ostsee. – Studienkreis für Tourismus, Starnberg. (91 S.)
- FUKAREK, F.; HENKER, H. (2006): Flora von Mecklenburg Vorpommern. – Jena.
- HÄCKER, G. R. (1856): Lübeckische Flora. – Lübeck.
- HENNINGS, P. (1876): Standortsverzeichnis der Gefäßpflanzen in der Umgebung Kiels. – Kiel.
- ISERMANN, M. (2003): *Rosa rugosa*-shrubland in dry coastal dunes. – Verh. Ges. Ökol. **33**: 146.
- ISERMANN, M.; FRIEDRICH, L.; GRAVE, C.; WAGNER, A. (2005): Species richness in Sea-Buckthorn scrub. In: HERRIER, J.J.; MEES, J., SALMAN, A.; SEYS, J.; VAN NIEUWENHUYSEN, H.; DOBBELAERE, I. (Hrsg.): Proc. “Dunes and Estuaries 2005” Intern. Conference on Nature Restoration Practices in European Coastal Habitats, Koksijde, Belgien: 597-600.
- HENNINGS, P. (1876): Standortsverzeichnis der Gefäßpflanzen in der Umgebung Kiels. – Kiel.
- JACOB, R. (2004): Senator Geißler hilft der Stranddistel. – Lübecker Nachrichten **109**: 18.
- JÖNS, K. (1953): Flora des Kreises Eckernförde. – Jahrbuch der Heimatgemeinschaft des Kreises Eckernförde e.V. 11: 113-234.
- KLIEWE, H.; STERR, H. (1995): Die deutsche Ostseeküste. In: LIEDTKE, H.; MARCINEK, J. (Hrsg.): Physische Geographie Deutschlands: 238-262. – Gotha. (Perthes 559 S.)
- KORNECK, D.; SCHNITTLER, M.; VOLLMER, I. (1996): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Schr.-R. f. Vegetationskunde **28**: 21-187.
- KÜSTER, H. (2002): Die Ostsee. Eine Natur- und Kulturgeschichte. – München.
- LABAN, F. C. (1866): Flora des Herzogthums Holstein, des Fürstenthums Lübeck, der Stadt Lübeck und der Umgebung. – Hamburg.
- LÜBBE, E. (1997): Küstenschutz an der deutschen Ostseeküste aus der Sicht des Bundes. – Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch. **52**: 55-58.
- MÖLLER, H. (1975): Soziologisch-ökologische Untersuchungen der Sandküstenvegetation an der Schleswig-Holsteinischen Ostsee. – Mitt. AG Gebot. Schlesw.-Holst. u. Hamb. **26**: 3-166.
- PETERSEN, K.; BURMESTER, K. (1932): Die Gefäßkryptogamen und Phanerogamen des Dummersdorfer Ufers. In: DENKMALRAT LÜBECK (Hrsg.): Das linke Untertraveufer (Dummersdorfer Ufer): 168-189. – Lübeck.
- PETERSEN, P. (1997): Strategien des Küstenschutzes im Rahmen integrierender Küstenplanung in Schleswig-Holstein. – Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch. **52**: 63-66.
- PRAHL, P. (1890): Kritische Flora der Provinz Schleswig-Holstein, des angrenzenden Gebiets der Hansestädte Hamburg und Lübeck und des Fürstentums Lübeck. – Kiel, Toeche.
- PRAHL, H.-W.; STEINICKE, A. (1979): Der Millionen-Urlaub. Von der Bildungsreise zur totalen Freizeit. – Luchterhand, Darmstadt. (9-276)
- RAABE, E.-W. (1987): Atlas der Flora Schleswig-Holsteins und Hamburgs. – Neumünster.
- RAUH, W. (1938): Über die Verzweigung ausläuferbildender Sträucher mit besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu den Stauden. – Hercynia **1**: 187-231.
- REISE, K. (1963): Botanische Artenliste von Fehmarn. – Jahrbuch des Deutschen Jugendbundes für Naturbeobachtung **3**: 28-33.
- ROMAHN, K. S.; KIECKBUSCH, J. J. (2005): Vorkommen seltener und gefährdeter Pflanzenarten auf Truppenübungsplätzen der Bundeswehr in Schleswig-Holstein und Kurzbeurteilung des Naturschutzwertes der Flächen. – Kieler Notizen **33**: 54-64.
- STEPHAN, W.-R. (2006): Die Stranddistel (*Eryngium maritimum*). Dem Aus für die Stranddistel an der Eckernförder Bucht wurde ein Riegel vorgeschoben! – Jahrbuch

- 2006 der Heimatgemeinschaft Eckernförde, Dänischer Wohld, Hütten, Schwansen: im Druck.
- URBANSKA, K. M. (1992): Populationsbiologie der Pflanzen. – Stuttgart, Jena.
- VOß, M. (1903): Die Stranddistel, *Eryngium maritimum*. – Die Heimat. Monatsschrift des Vereins zur Pflege der Natur- und Landeskunde in Schleswig-Holstein, Hamburg, Lübeck und dem Fürstentum Lübeck **13**: 120.
- WIGGERS, F. H. (1780): Primitiae Florae Holsaticae. – Kiel.
- WOLFRAM, C. (1996): Die Vegetation des Bottsandes. – Mitt. AG Gebot. Schlesw.-Holst. u. Hamb. **51**: 3-111.

Anschrift der Verfasserin:

Dipl.-Biol. Anja Burmester
Am Kardohr 3
23669 Timmendorfer Strand

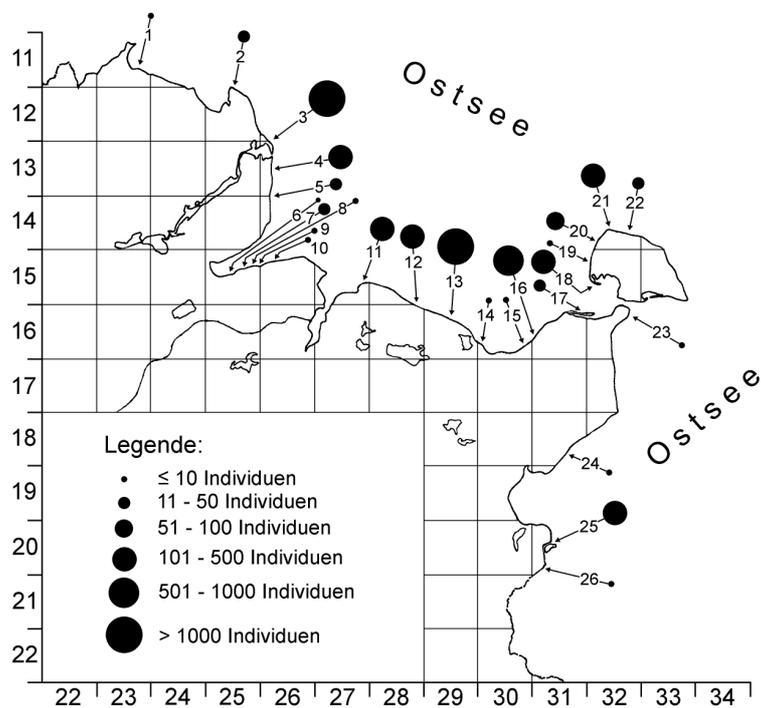


Abb. 1: Rezenter Bestand von *E. maritimum* an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins nach Einordnung in verschiedene Größenklassen.

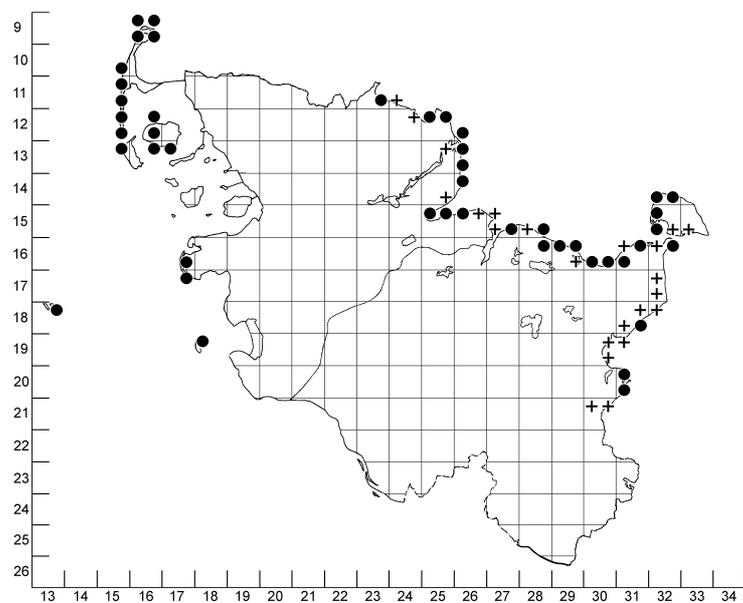


Abb. 2: Verbreitung von *E. maritimum* in Schleswig-Holstein. ● = rezentes Vorkommen, + = erloschenes Vorkommen.

Tab. 1: Wichtige Parameter der Stranddistel-Populationen an der schleswig-holsteinischen Ostseeküste.

Standorts-Nr.	MTB-Daten	Name	Standorts-Typ	Juvenile	Adulte	Gesamt
1	1123/4	Bockholmwik	n NSG	3	7	10
2	1225/1 1225/2	Geltinger Birk	NSG	31	8	39
3	1226/3	Oehe-Schleimünde	n NSG	106	80	186
	1326/1	Oehe-Schleimünde	NSG	2019	2391	4410
4	1326/1 1326/3	Weidefeld	n NSG	70	31	101
5	1326/3	Schwansener See	NSG	19	11	30
	1426/1	Schwansener See	nNSG	9	3	12
6	1525/1	Aschauhof	ASG	19	5	24
7	1525/2	Lindhöft	n NSG	-	1	1
8	1525/2	Lindhof	n NSG	1	-	1
9	1526/1	Noer	n NSG	-	1	1
10	1526/1	Krusendorf	n NSG	1	4	5
11	1527/4	Bottsand	NSG	95	20	115
12	1528/4	Grünberg	n NSG	98	44	142
	1628/2					
13	1629/1	Todendorf	TRÜ	910	467	1377
	1629/2	Behrendorf	n NSG	716	367	1083
14	1630/3	Sehlendorfer Binnensee	n NSG	1	5	6
15	1630/4	Weißenhäuser Broek	NSG	1	-	1
16	1630/4 1631/3	Putlos	TRÜ	295	213	508
17	1631/2	Heiligenhafen	n NSG	22	23	45
18	1532/3	Krummsteert	NSG	98	83	181
19	1532/1	Wallnau	NSG	-	1	1
20	1432/3	Fastensee	n NSG	27	50	77
21	1432/3	Westermarkelsdorf	n NSG	23	78	101
22	1432/4	Teichhof	n NSG	31	13	44
23	1632/2	Großenbrode	n NSG	-	2	2
24	1831/4	Grömitz	n NSG	-	1	1
25	2031/1	Priwall	n NSG	140	-	140
26	2031/1	Dummersdorfer Ufer	NSG	4	5	9
						8653

Tab. 2: Prozentuale Verteilung der Individuen von *E. maritimum* an der schleswig-holsteinischen Ostseeküste auf verschiedene Standortstypen. ASG = Artenschutzgebiet, NSG = Naturschutzgebiet, n NSG = ohne Auflagen frei zugängliches Gebiet, TRÜ = Truppenübungsplatz der Bundeswehr.

Standortstyp	Individuenzahl	Anteil am Gesamtbestand Ostseeküste Schlesw.-Holst.
NSG	4786	55,3%
n NSG	1958	22,6%
TRÜ	1885	21,8%
ASG	24	0,3 %

Beiträge zur Biologie und Anatomie von *Eryngium maritimum* L.

Anja Burmester

Summary: Contributions to the biology and anatomy of *Eryngium maritimum* L. – Sea Holly (*Eryngium maritimum*) is a polycarpic species, that can reach an age up to 20 years at least. Adulte stage is not reached before the 4th year. Advanced individuals can produce up to 9000 diaspores every year, but not all diaspores are fertile. Fertile diaspores keep their germination ability about several years and form a persistent seed bank in soil. The basic morphological organ is a turnip. When overblown with sand, stem can elongate and promote renewing buds to surface of soil again. In this way a rhizome-like structure is formed, but this structure might not be called rhizome sensu stricto. The leaves are characterized by xeromorphic adaptations.

Zusammenfassung: Die Stranddistel (*Eryngium maritimum*) ist eine polykarpische Art, die eine Lebensdauer von mindestens 20 Jahren erreichen kann. Das Adultstadium wird frühestens im vierten Lebensjahr erreicht. Alte Individuen können bis zu 9000 Diasporen jährlich bilden, die aber nicht alle fertil sind. Die fertilen Diasporen behalten ihre Keimfähigkeit über mehrere Jahre und bilden im Boden eine ausdauernde Samenbank. Das Grundorgan ist ein Rübe. Bei Überschüttung mit Sand kann sich die Sprossachse verlängern, um die Erneuerungsknospen wieder in den Bereich der Erdoberfläche zu bringen. Auf diese Weise entsteht eine rhizomartige Struktur, die aber nicht als Rhizom im eigentlichen Sinne zu bezeichnen ist. Die Laubblätter weisen zahlreiche xeromorphe Merkmale auf.

1 Einleitung

Die Stranddistel, *Eryngium maritimum*, besiedelt im deutschen Küstengebiet hauptsächlich junge Weißdünen (FUKAREK 1961, ELLENBERG 1996). Zusammenfassende Darstellungen mit Fokussierung auf einzelne Teilaspekte zur Biologie der Art wurden in der Vergangenheit von verschiedenen Autoren vorgelegt. HALVORSEN (1982), PEDERSEN & HØILAND (1989) und STASIAK (1988) untersuchten vor allem die Ökologie und Soziologie der Stranddistel, während sich CURLE & al. (2006) mit Keimverhalten, Ausbreitung und Demographie beschäftigten. FRISENDAHL (1926), TURMEL (1947) und ŁUKASIEWICZ (1985) untersuchten die Morphologie von *E. maritimum* näher, während sich EBERLE (1979) hauptsächlich mit der Reproduktionsbiologie befasste. Trotz der genannten Studien existieren immer noch Unsicherheiten und widersprüchliche Angaben über die Dauer des Juvenilstadiums und den Lebenszyklus der Art (vgl. AICHELE & SCHWEGLER 2000, CLAUSING & al. 2000, JÄGER & WERNER 2005), eine Analyse der Wuchsform liegt bisher noch gar nicht vor. So soll diese Arbeit vor allem dazu beitragen, die angedeuteten Kenntnislücken zu schließen. Die anatomischen Untersuchungen dienen dazu, das Wissen über den mikrostrukturellen Aufbau der Art zu erweitern. Die Arbeit knüpft an eine Publikation an, in der die Demographie und die Gefährdung von *E. maritimum* an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins abgehandelt wurden (BURMESTER 2006).

2 Material und Methoden

Daten zur Phänologie, Reproduktionsbiologie, Individualentwicklung und Wuchsform wurden an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins in den Jahren 2002-2006 erhoben. Ein Schwerpunkt im Untersuchungsgebiet befand sich im NSG „Bottsand“, einem Nehrungshaken in der Kieler Außenförde (vgl. BEHMANN 1988), das in den Jahren 2003-2005 während der Vegetationsperiode in regelmäßigen Abständen aufgesucht wurde, sowie vereinzelt nochmals im Jahr 2006. Parallel dazu wurde die Keimungsökologie und die Individualentwicklung an Pflanzen untersucht, die im Freiland des Botanischen Gartens der Christian-Albrechts-Universität Kiel aus im Herbst 2002 aufgesammelten Diasporen herangezogen wurden. Weitere morphologische Untersuchungen wurden an Pflanzen durchgeführt, die während einer Exkursion nach Mallorca im April 2006 im Osten der Insel (Cala Millor) beobachtet wurden. Die anatomischen Schnitte wurden nach der von ETZOLD (1983) beschriebenen Methode präpariert.

3 Verbreitung

3.1 Gesamtverbreitung

Das Areal der ausschließlich an Meeresküsten vorkommenden Art erstreckt sich vom südlichen Baltikum über Südwestskandinavien, die Britischen Inseln, Westfrankreich sowie die Iberische Halbinsel bis in das Mediterrangebiet. Auch am Schwarzen Meer ist *E. maritimum* anzutreffen, die Art fehlt aber im südöstlichen Mittelmeergebiet. Einzelne synanthrope Vorkommen befinden sich an der Westküste der USA. Das Gesamtareal wiedergebende Verbreitungskarten wurden von MEUSEL & al. (1978) und HULTÉN & FRIES (1986) vorgelegt.

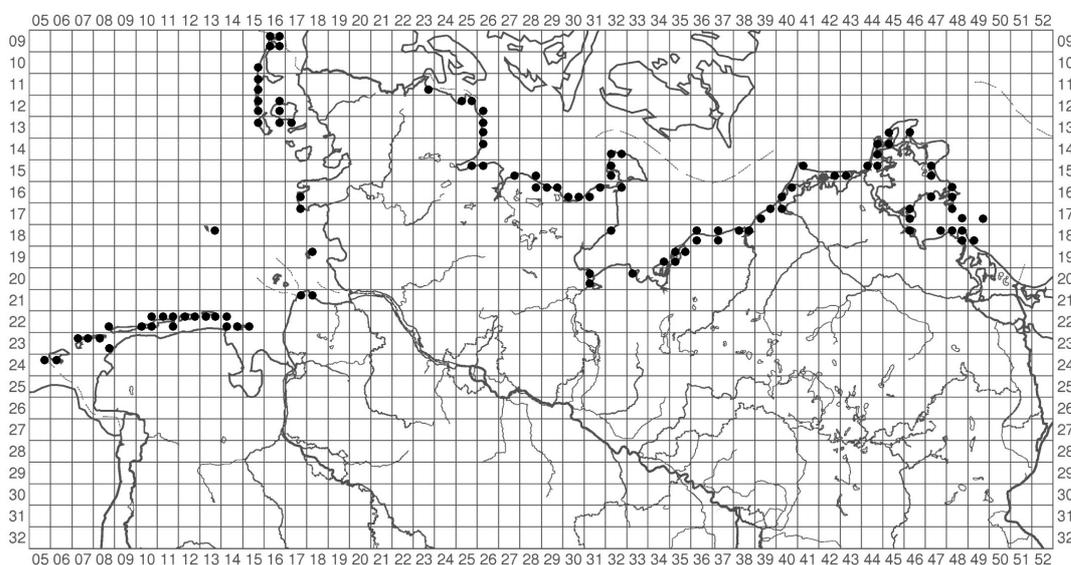


Abb. 1: Verbreitung von *E. maritimum* in Deutschland. Weitere Vorkommen, die nicht in die Karte aufgenommen wurden, befinden sich auf der Nordseeinsel Scharhörn (HELLWIG & KUHBIER 2000).

3.2 Regionalverbreitung

In Abb. 1 ist die gegenwärtig bekannte Regionalverbreitung von *E. maritimum* in Deutschland dargestellt. Die Karte basiert auf FUKAREK & HENKER (2006), GARVE (2007) sowie BURMESTER (2006). Zwei in letztgenannter Arbeit versehentlich falsch lokalisierte

Vorkommen an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins sind nun korrekt ausgewiesen (MTB 1525/1 erloschen; MTB 1831/4 erloschen, statt dessen MTB 1832/1, vgl. DOLNIK & al. 2004).

Große Vorkommen befinden sich an der Nordseeküste im Bereich der Nord- und Ostfriesischen Inseln, an der Festlandsküste existieren im Vergleich dazu nur relativ wenige Fundorte. Ein Grund hierfür dürfte, ähnlich wie bei *Lathyrus japonicus* (vgl. BURMESTER & HERRMANN 2007), im Mangel geeigneter Habitats begründet sein. Größere Vorkommen im Bereich der Ostseeküste befinden sich u. a. auf Nehrungshaken, Strandwällen und Primärdünen in Naturschutzgebieten oder auf Truppenübungsplätzen der Bundeswehr (BURMESTER 2006).

4 Morphologie und Wuchsform

4.1 Anmerkungen zur Bezeichnung des Grundorgans

Das Grundorgan der Stranddistel ist eine Rübe. Wie bei vielen ausdauernden Rübengeophyten (vgl. TROLL 1954) ist auch die Sprossachse von *E. maritimum* im Regelfall stark gestaucht. An Standorten mit starker Substratdynamik können sich allerdings die Internodien der Sprossachse stark verlängern (vgl. TURMEL 1947, ŁUKASIEWICZ 1985). Das Resultat ist eine rhizomartige Struktur (Abb. 2), die aber nicht als Rhizom im eigentlichen Sinne bezeichnet werden sollte, wie es von einigen Autoren praktiziert wird (z. B. WOLK 1973, CURLE & al. 2006). Nach JÄGER & WERNER (2005) ist ein Rhizom zum einen durch seine regelmäßige sprossbürtige Bewurzelung gekennzeichnet, zum anderen durch das kontinuierliche Absterben im rückwärtigen Bereich. Die unterirdisch verlaufende Sprossachse von *E. maritimum* bewurzelt sich aber nicht sprossbürtig und bleibt zeitlebens mit der rübenförmigen Wurzel verbunden.

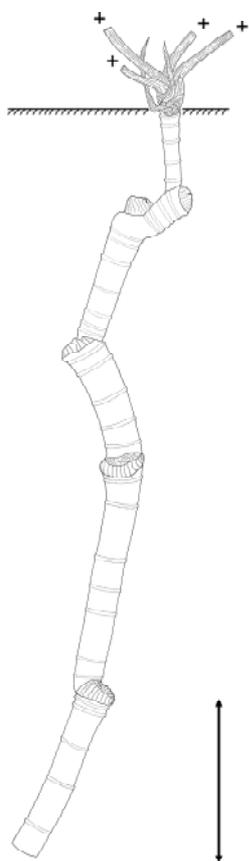


Abb. 2: Unterirdische Sprossachse von *E. maritimum* im Dünengebiet von Cala Millor (Mallorca), April 2006. Wegen permanenter Übersandung haben sich die Internodien stark verlängert und so die Erneuerungsknospen jeweils in die Nähe der Erdoberfläche gebracht. Die abgebildete Sprossachse setzt sich aus den Bildungen von 6 Jahrgängen zusammen, der Anschluss an die rübenförmige Wurzel ist nicht dargestellt. + = Ansatz der Blattspreiten. Maßstab: 10 cm.

4.2 Keimlingsstadium

Die Stranddistel keimt epigäisch. Die ganzrandigen Kotyledonen werden bis zu 1,2 cm lang und ca. 0,5 mm breit. Schon das kurz gestielte Primärblatt zeigt im oberen Drittel die markanten, stachelspitzigen Blattsäbne (s. Abb. 3a), die typisch sind für die Stranddistel. Der Keimling kann im ersten Jahr, außer den Kotyledonen, insgesamt bis zu 5 gestielte Laubblätter entwickeln, oft sind aber nur 3 Laubblätter zu beobachten. Das Hypokotyl kontrahiert sich nach Entfaltung des Primärblatts (vgl. PÜTZ & SUKKAU 2002) und befördert die zwischen den Keimblättern befindliche Erneuerungsknospe im Verlauf der ersten Vegetationsperiode unter die Erdoberfläche. Schon wenige Wochen nach der Keimung reisst die primäre Rinde im oberen Bereich der Wurzel ein (s. Abb. 3a), die Primärwurzel verdickt sich und entwickelt sich zu einer Assimilate speichernden Rübe. Bei im Herbst entstehenden Keimlingen verdickt sich die Primärwurzel kaum bzw. gar nicht mehr. Die nicht stattfindende Assimilateinlagerung

dürfte der Grund für die hohe Mortalitätsrate der Herbstkeimlinge sein, die fast nie die nächste Vegetationsperiode erreichen.

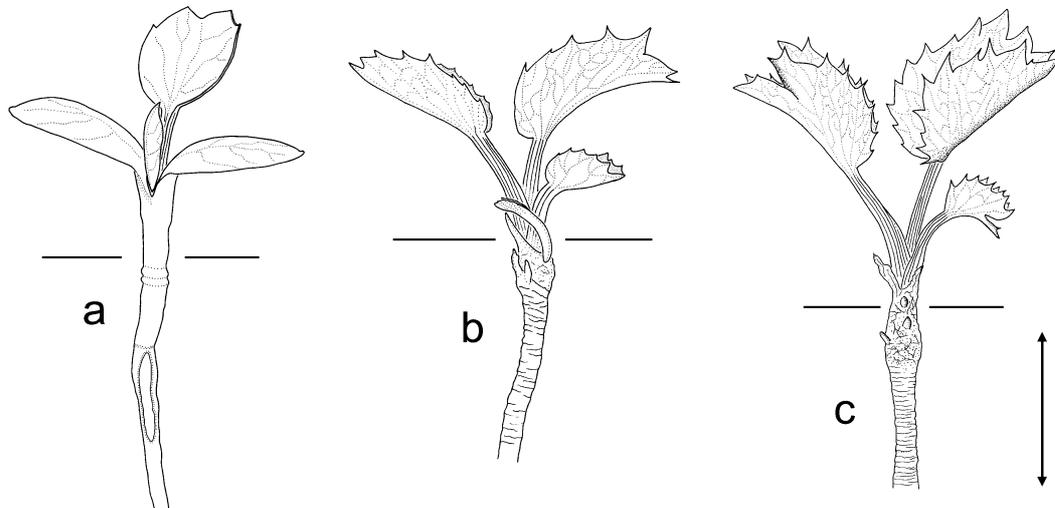


Abb. 3: Keimlings- und Juvenilstadium von *E. maritimum*, jeweils im Mai. **a:** Keimling mit entfaltetem Primärblatt und beginnender Hypokotylkontraktion. Das Dickenwachstum der Wurzel hat begonnen und die primäre Wurzelrinde im oberen Bereich der Rübe gesprengt. **b:** einjähriges Individuum in der zweiten Vegetationsperiode. Die Wurzel hat sich beträchtlich verdickt und im oberen Bereich stark kontrahiert. Die Blätter sind noch nicht gelappt. **c:** zweijähriges Individuum in der dritten Vegetationsperiode. Im basalen Bereich der Sprossachse sind am Übergang zur Rübe Knospen sichtbar, die mehrere Jahre ruhen können. Die Laubblätter sind erstmals gelappt. Maßstab a: 1 cm, b: 2 cm, c: 3 cm.

4.3 Juvenilstadium

Einjährige Pflanzen bilden eine Rosette (Abb. 3b), die sich aus vier bis sechs gestielten Laubblättern zusammensetzt, die an einer unterirdischen Erneuerungsknospe entspringen. Die verdickte Rübe zeigt im oberen Bereich starke Kontraktionen. In der Achsel der Rosettenblätter befinden sich unterirdisch Seitenknospen, die bis zum nächsten Jahr ruhen können und nach dem Absterben der Blätter sichtbar werden (Abb. 3c). Ein Teil dieser Knospen kann aber auch schon bei zweijährigen Individuen austreiben, wodurch bereits im Juvenilstadium mehrköpfige Rüben entstehen. Generell treten bei zweijährigen Pflanzen erstmals gelappte Laubblätter auf, deren Spreite sich nicht mehr vollständig in einer Ebene auffaltet, sondern leicht eingerollt bzw. eingeknickt bleibt. Die Rübe erreicht im oberen Bereich einen Durchmesser von bis zu 0,8 cm. Speichern zweijährige Pflanzen im Verlauf ihrer dritten Vegetationsperiode genügend Assimilate, kann bei geeigneten Standortbedingungen (vor allem geringe Übersandung, s. Kap. 4.4) schon im nächsten Jahr der Übertritt in das Adultstadium stattfinden.

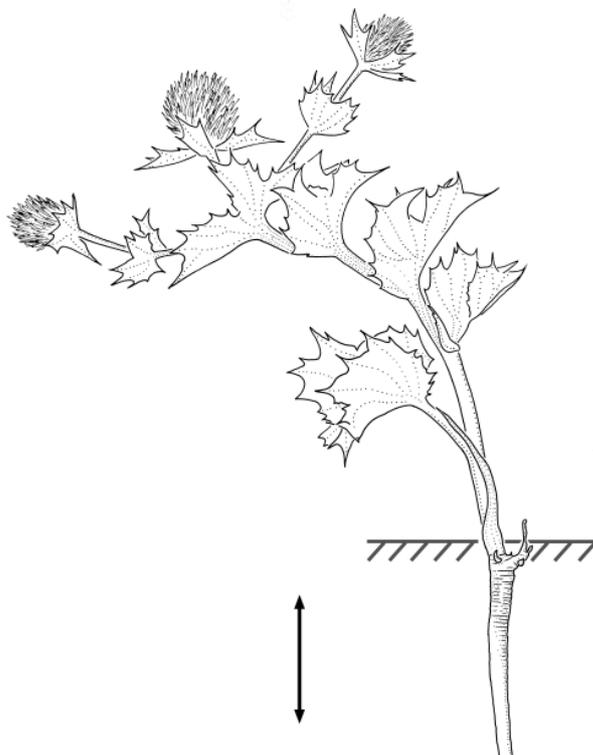


Abb. 4: *Adultstadium von E. maritimum, Erstblüte, Juli 2006. Das hier dargestellte Individuum ist drei Jahre alt und befindet sich in seiner 4. Vegetationsperiode. Die Pflanze entwickelte sich aus einer im Herbst 2002 aufgesammelten und in Topfkultur ausgebrachten Diaspore. Maßstab: 5 cm.*

4.4 Adultstadium

Das Adultstadium wird mit der Entwicklung eines Blütenstandes erreicht (Abb. 4). Wie Langzeitbeobachtungen ergaben, ist das keineswegs schon im zweiten Lebensjahr der Fall (vgl. CLAUSING & al. 2000), sondern frühestens bei dreijährigen Pflanzen, die sich in der vierten Vegetationsperiode befinden. Diese Aussage gilt sowohl für kultivierte Individuen, als auch für Pflanzen am natürlichen Wuchsort. So entstanden aus im Herbst 2002 aufgesammelten und in Topfkulturen ausgesäten Diasporen im Frühjahr 2003 Keimlinge, die die Jahre 2004 und 2005 als Juvenilstadium überdauerten und schließlich im Jahr 2006 zum ersten Mal blühten. Am natürlichen Wuchsort im NSG „Bottsand“ wurden ähnliche Beobachtungen gemacht. Individuen, die im Jahr 2002 gekeimt waren, blühten erstmals 2005. Das Adultstadium wird aber nicht in allen Fällen schon im vierten Lebensjahr erreicht. Die

Dauer bis zum ersten Blühen hängt wesentlich von äußeren Standortfaktoren ab, eine bedeutende Rolle spielt die Substratmobilität. Durch Windverwehungen und Anspülungen von Sand können die Individuen verschüttet werden (vgl. HEGI 1926). Diese Übersandungen kompensieren die Pflanzen, indem sich die Internodien der im Regelfall stark gestauchten Sprossachse strecken (s. Kap. 4.1). Auf diese Weise werden die Erneuerungsknospen wieder in die Nähe der Erdoberfläche gebracht. Die in das Längenwachstum der Sprossachse investierte Biomasse scheint bei juvenilen Pflanzen für die Anlage und Entwicklung einer Infloreszenz zu fehlen und dürfte das Erreichen des Adultstadiums verzögern. So zeigte die morphologische Analyse von regelmäßig übersandeten Individuen im NSG „Bottsand“, dass das Adultstadium in einigen Fällen erst im 6. Lebensjahr erreicht wurde.

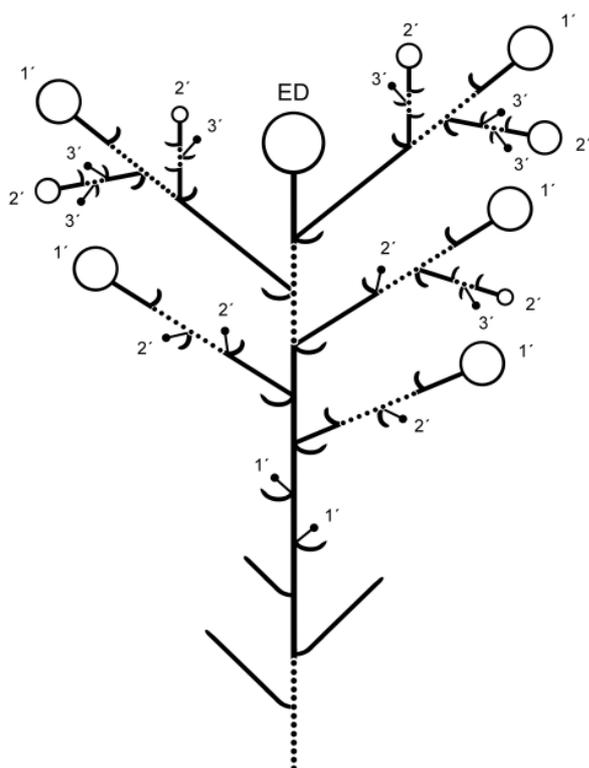


Abb. 5: Schematische Darstellung einer Infloreszenz von *E. maritimum*. Die Blütenstände sind im oberen Bereich bis zur dritten Ordnung verzweigt, die Enddolde (ED) ist am stärksten entwickelt. Durch partielle Internodienstauchung (punktierte Linien) entstehen aus Tragblättern Wirtel, aus deren Achseln Bereicherungstriebe entspringen können. Die offenen Kreise symbolisieren köpfchenförmige Partialfloreszenzen, aus denen fertile Diasporen hervorgehen; der Kreisdurchmesser korreliert mit der Anzahl der jeweils gebildeten Diasporen. 1', 2', 3' = Bereicherungstrieb erster, zweiter, dritter Ordnung.

Der morphologische Aufbau eines Blütenstandes wird aus Abb. 5 deutlich. An der Spitze der Infloreszenz steht eine Enddolde (ED in Abb. 5), die kräftiger entwickelt ist als die übrigen Dolden und diesen in ihrer Blühphänologie deutlich vorangeht. Unterhalb der Enddolde verzweigt sich der Blütenstand. Hier entspringen jeweils aus der Achsel von ungestielten Tragblättern Bereicherungstriebe (Parakladien), die in köpfchenförmigen Partialfloreszenzen enden und sich bis zur dritten Ordnung verzweigen. Die Internodien der Infloreszenzachse sind zwischen den oberen Bereicherungstrieben stark gestaucht. Auf diese Weise entsteht unterhalb der Enddolde ein Wirtel, der sich im Regelfall aus drei Parakladien zusammensetzt. Diese Wirtelbildung wiederholt sich im Bereich der oberen Parakladien, denn auch hier entstehen durch Internodienstauchung Blattwirtel, die aus drei Tragblättern zusammengesetzt sind. Mit großer Regelmäßigkeit ist dabei das Achselprodukt des mittleren Tragblatts am kräftigsten entwickelt, während die Achsel des oberen Tragblatts fast immer leer bleibt.

Fertile Diasporen entwickeln sich im oberen Infloreszenzbereich in der Regel nur in den Parakladien erster und zweiter Ordnung, die Bereicherungstriebe dritter Ordnung bilden nur unvollständige Blüten. Die Parakladien im basalen Infloreszenzbereich verzweigen sich kaum noch, fertile Diasporen werden hier nur in den Bereicherungstrieben der ersten Ordnung

gebildet. Die untersten Parakladien verzweigen sich schließlich gar nicht mehr und bilden nur noch kleine Dolden mit verkümmerten Blüten, aus denen sich keine Diasporen entwickeln. Weil die oberen Parakladien erster Ordnung die Enddolden deutlich überragen und die unteren Parakladien erster Ordnung nur schwach entwickelt sind, weist die Infloreszenz häufig einen annähernd kugelförmigen Umriss auf, was für die Ausbreitung der Diasporen von Bedeutung ist (s. Kap. 6).

Adulte Pflanzen, die zum ersten Mal blühen, bilden stets nur eine Infloreszenz. Generell korreliert die Anzahl der vorhandenen Blütenstände mit dem Alter eines Individuums. Die Anzahl der Blütenstände erhöht sich aber nicht zwangsläufig pro Jahr. Im NSG „Bottsand“ wurden Individuen beobachtet, die an drei aufeinanderfolgenden Jahren nur jeweils eine Infloreszenz entwickelten. Ältere Pflanzen können pro Jahr bis zu 30 Blütenstände bilden. Derartig kräftige Individuen sind aber vergleichsweise selten. Bei der Kartierung der Bestände von *E. maritimum* an der schleswig-holsteinischen Ostseeküste wurde im Jahr 2004 ermittelt, dass mehr als die Hälfte der in diesem Gebiet vorkommenden adulten Stranddisteln nur eine Infloreszenz entwickelten, während ca. 30% der Individuen ≤ 4 Infloreszenzen ausbildeten und nur ca. 15% aller adulten Pflanzen ≥ 5 Blütenstände hervorbrachten.

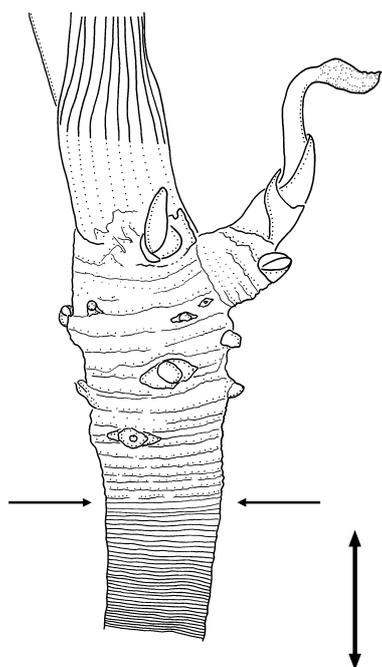


Abb. 6: Sprossbasis einer adulten Pflanze (Erstblüte), September 2006. Die Pfeile zeigen auf den Wurzelhals, der den Übergang zwischen Sprossachse und Rübe markiert. Beide Organe sind in diesem Bereich stark kontrahiert. An den Nodien der unterirdischen Sprossachse stehen Erneuerungsknospen, ein Teil von ihnen treibt bereits aus. Maßstab: 1 cm.

E. maritimum ist eine pollakanthe (= polykarpische) Art. Bei geeigneten Standortbedingungen können sich adulte Individuen über viele Jahre hinweg generativ reproduzieren. Die Stranddistel darf deshalb nicht als monokarpisch bezeichnet werden, wie von BUCHENAU (1875, 1890), HEGI (1926), AICHELE & SCHWEGLER (2000) und JÄGER & WERNER (2005) postuliert. Im Rahmen eigener Untersuchungen wurden im NSG „Bottsand“ zahlreiche Individuen beobachtet, die an fünf aufeinanderfolgenden Vegetationsperioden ohne Vitalitätseinbußen blühten und fruchteten. Ein isoliert wachsendes Individuum, das im NSG „Bottsand“ im

Jahr 1989 das Adultstadium erreichte (BEHMANN, pers. Mittlg.), entwickelte auch im Jahr 2006 in seiner 18. Vegetationsperiode im fertilen Stadium noch unvermindert Blütenstände. Unter Berücksichtigung der Tatsache, dass das Juvenilstadium mindestens drei Jahre dauert, kann für dieses Individuum ein Alter von über 20 Jahren konstatiert werden.

Am Ende einer Vegetationsperiode sind schon die Knospen angelegt, aus denen im nächsten Jahr die Erneuerung erfolgt (Abb. 6). Sie befinden sich, genau wie bei den Juvenilstadien (s. Kap. 4.3), unterirdisch in der Achsel der Rosettenblätter. Ein Teil der Knospen kann einige Jahre lang ruhen. Wenn in einer Vegetationsperiode mehrere Knospen austreiben, verzweigt sich das Sprosssystem. Das ist bei älteren Individuen der Fall und die Voraussetzung für die Entwicklung von mehr als einem Blütenstand. Nach einigen Autoren (FRISENDAHL 1926, WOLK 1973) können sich die aus den Knospen hervorgehenden Verzweigungsprodukte durch Fragmentation älterer Sprossachsenabschnitte verselbständigen. Diese Dividuenbildung, die

als vegetative Reproduktion zu bezeichnen wäre, konnte im Rahmen der Untersuchungen nicht bestätigt werden. Nach eigenen Beobachtungen vermehrt sich *E. maritimum* ausschließlich generativ.

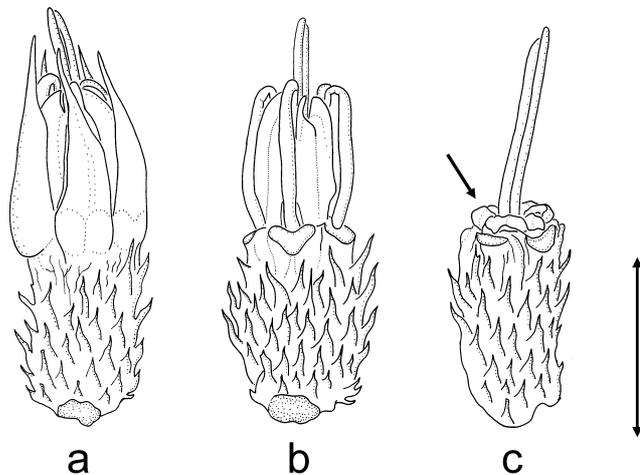


Abb. 7: Blüten von *E. maritimum*. **a:** vollständige Einzelblüte, **b:** Kelchblätter entfernt, **c:** zusätzlich Kron- und Staubblätter entfernt. In diesem Entwicklungsstadium sind die Emergenzen noch häutig. Der Pfeil zeigt auf das Nektar absondernde Griffelpolster. Maßstab: 5 mm.

5 Blüten- und Reproduktionsbiologie

Die ungestielten Einzelblüten sitzen in der Achsel von dreigeteilten Tragblättern auf dem Boden einer köpfchenförmigen Partialfloreszenz. Auf der Oberfläche des Fruchtknotens sind bereits in diesem Entwicklungszustand die unregelmäßig angeordneten Emergenzen zu erkennen, die sich später an der Frucht zu stachelförmigen Auswüchsen entwickeln (s. Abb. 7, vgl. PERDIGO & MOLINAS 1986). Die fünf zugespitzten Kelchblätter (Abb. 8) alternieren mit den blass-violetten Kronblättern, die ein markantes *lobulum inflexum* aufweisen (SCHMITZ & FROEBE 1986), das auch bei anderen Arten der Gattung *Eryngium* vorhanden ist (vgl. TROLL 1926). Zwischen zwei Kronblättern steht ein Staubblatt auf Lücke. Im präfloralen Stadium sind die violett gefärbten Filamente stark eingekrümmt, und die noch geschlossenen Staubbeutel befinden sich innerhalb eines von zwei Kronblättern gebildeten Hohlraumes, den die Antheren erst während des Erblühens durch Streckungswachstum der Filamente verlassen. Die violett gefärbten Staubbeutel öffnen sich extrors, die grün-gelb gefärbten Narben sind zu diesem Zeitpunkt noch nicht rezeptiv. Genau wie *E. campestre* (vgl. KIRCHNER 1888, SCHULZ 1888) zeigt also auch *E. maritimum* Protandrie. Die beiden Griffel werden ca. 3-5 Tage Woche nach dem Öffnen der Antheren rezeptiv, durchlaufen ein Längenwachstum und ändern ihre Farbe nach hell-violett. Insgesamt schreitet die Aufblühfolge in einer köpfchenförmigen Partialfloreszenz in akropetaler Richtung voran.

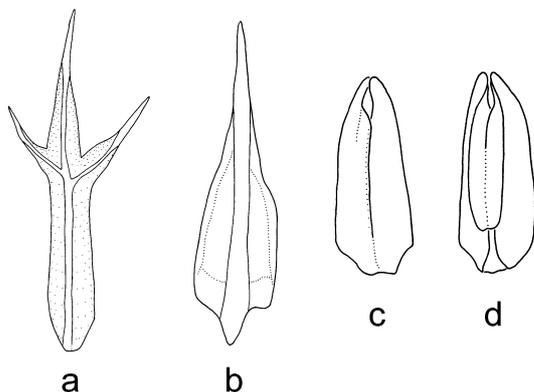


Abb. 8: Tragblatt und Blütenbestandteile. **a:** Tragblatt. **b:** Kelchblatt. **c:** Kronblatt, Rückansicht. **d:** Kronblatt, Vorderansicht. Maßstab **a:** 5 mm; **b, c, d:** 2,5 mm.

Nach Entfernung der Kelch-, Kron- und Staubblätter wird das Griffelpolster sichtbar (Abb. 7). Der an dieser Stelle reichlich abgesonderte Nektar (vgl. EBERLE 1979) lockt vor allem Hummeln an, aber auch Schmetterlinge und Seidenbienen (HEGI 1926, WESTRICH 2001). Die Nektarproduktion setzt nach dem Öffnen der Antheren ein und hält bis zur Bestäubung der Narben an. Die Attraktivität für blütenbesuchende Insekten wird zusätzlich erhöht durch schwache UV-Reflexion der Involukralblätter (KUGLER 1970), die in ihrer Gesamtheit ein Pseudanthium bilden (FROEBE & ULRICH 1978). Nach der Bestäubung ändern die Blüten und damit die köpfchenförmigen Partialfloreszenzen ihre Farbe von auffallend hell-violett nach unscheinbar gelb-grün. Diese Farbänderung zeigt gleichzeitig die nun einsetzende Diasporenreifung an. Bläulich-violett überlaufen sind jetzt nur noch die Blütenstandsachsen sowie die oberen Laubblätter. Die Zeitspanne zwischen dem Öffnen der Staubbeutel und der Dissemination beträgt im Mittel $78,6 \pm 6,2$ Tage (SD, $n = 46$).

6 Diasporologie

Aus nahezu allen Blüten der Enddolde sowie den Parakladien erster und zweiter Ordnung im oberen Infloreszenzbereich entwickeln sich im Spätsommer bzw. Frühherbst reife Früchte. Diese verfärben sich braun und bleiben nach Abschluss der Reifung noch einige Zeit am kegelförmigen Boden der Partialfloreszenz haften. Eine Frucht besteht aus zwei Merikarprien, die sich entlang einer glatten Fugenfläche voneinander trennen; das für Doldenblütler typische Karpophor fehlt bei *E. maritimum*. Die Diasporen sind die Teilfrüchte, an denen sich die persistierenden, spitzstacheligen Kelchblätter befinden (Abb. 9). Eine Enddolde bringt durchschnittlich $75,2 \pm 18,1$ Diasporen (SD, $n = 50$) hervor, während in den Parakladien erster Ordnung im Mittel $51,5 \pm 15,8$ Diasporen (SD, $n = 54$) gebildet werden. In den Parakladien zweiter Ordnung werden im Durchschnitt schließlich nur noch $34,6 \pm 13,3$ Diasporen (SD, $n = 40$) gebildet; wie bereits in Kap. 4.4 erwähnt, entwickeln sich in den Bereicherungstrieben dritter Ordnung keine Diasporen mehr. Ein Individuum, das zum ersten Mal blüht und nur eine Infloreszenz ausbildet, kann ca. 200-300 Diasporen entwickeln. Ältere Individuen, die reich verzweigt sind und bis zu 30 Infloreszenzen bilden, können pro Jahr bis zu ca. 9000 Diasporen hervorbringen. Eine so reiche Merikarprienbildung ist aber selten, die meisten Individuen bilden pro Jahr nicht mehr als ca. 1500 Teilfrüchte.



Abb. 9: Diaspore von *E. maritimum* mit persistierenden Kelchblättern. **a:** Rückseite mit Blick auf stachelförmige Emergenzen. **b:** seitliche Ansicht. **c:** emergenzenfreie Vorderseite (= Verbindungsstelle mit dem zweiten Merikarp). Maßstab: 5 mm.

Während der Dissemination fallen die Diasporen zu Boden (Ballochorie). Windausbreitung (Anemochorie) tritt dann auf, wenn der trockene Fruchtstand mit noch daran befindlichen Früchten abbricht und von Herbststürmen verweht wird (Bodenroller). Eine große Bedeutung für die Neubesiedlung von Standorten hat die Ausbreitung mit Meerwasser (Hydrochorie, vgl. CLAUSING & al. 2000). PREUSS (1911) und RIDLEY (1930) wiesen nach, dass die Diasporen auch nach mehrwöchigem Aufenthalt in Salzwasser ihre Keimfähigkeit beibehalten. Die Beschaffenheit der Diasporenoberfläche (stachelförmige Emergenzen, spitzstachelige Kelchblätter) spricht zunächst für Epizoochorie. Tatsächlich wurde dieser gelegentlich vermutete Ausbreitungstyp (z. B. HALVORSEN 1982, KADEREIT & al. 2005) aber bis jetzt noch nicht konkret bewiesen und dürfte in Anbetracht der linearen Habitate entlang der Meeresküsten sowie nur weniger in Frage kommender Vektoren (Wildkaninchen?) auch nur eine geringe Wahrscheinlichkeit besitzen. Möglicherweise wurde die phänotypische Anpassung an Epizoochorie von phylogenetischen Vorfahren „geerbt“, die dem Mediterrangebiet entstammen, in dem sich ein Mannigfaltigkeitszentrum der Untergattung *Eryngium* befindet (WÖRZ 2004).

7. Keimungsökologie

Die Diasporen sind nach der Dissemination nicht keimfähig, sie weisen eine lange Dormanz auf, die unter natürlichen Bedingungen mindestens ein halbes Jahr andauert. Durch Kälteeinwirkung kann diese Dormanz teilweise aufgehoben werden. Von 60 in feuchtem Sand bei Zimmertemperatur kultivierten Diasporen, die vier Wochen nach ihrer Aussaat 14 Tage lang bei 4°C gelagert wurden, begannen nach weiteren 3 Wochen Kultivierung bei Zimmertemperatur 9 Diasporen zu keimen. In der Kontrollgruppe, die nur bei Raumtemperatur kultiviert wurde, trat während der gesamten Zeit keine Keimung auf. Eine Ursache für die lange Dormanz könnte, wie bereits von FRISENDAHL (1926) vermutet, in der sklerenchymatischen Beschaffenheit des dickwandigen Perikarps begründet sein, durch das nicht genügend Feuchtigkeit dringen kann, um die Keimung in Gang zu setzen. Allerdings wurde die Keimung auch nach Anritzen des Perikarps mit Sandpapier nicht beschleunigt.

Die Diasporen bilden nach der Dissemination im Boden eine mehrjährige Samenbank (persistent seed bank, vgl. POSCHLOD 1991). Aus 120 Diasporen, die im Herbst 2002 aufgesammelt und in Topfkulturen im Freiland ausgesät wurden, entwickelten sich im Frühling 2003 insgesamt 36 Keimlinge. Ein Jahr später (2004) keimten in dieser Kultur 11 Diasporen, und ein weiteres Jahr (2005) später wurden schließlich noch 2 neue Keimlinge registriert, die aus dem im Herbst 2002 ausgebrachten Saatgut entstanden waren. Die Keimrate im ersten Jahr liegt damit bei 30% und die Gesamtkeimrate bei 41%. Ähnliche

Keimraten beobachteten WALMSLEY & DAVY (1997) und CURLE & al. (2006). Offensichtlich ist ein großer Teil der von *E. maritimum* gebildeten Diasporen also steril (vgl. CURLE & al. 2006).

Zur erfolgreichen Etablierung der Keimlinge sind offene Habitate notwendig. Aus diesem Grund sind die Vorkommen von *E. maritimum* fast gänzlich auf junge Weißdünen beschränkt. In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts befanden sich reiche Vorkommen auch auf Salzgrünland, das von Rindern extensiv beweidet wurde (EBERLE 1979). Individuen, die heute an Standorten mit geschlossener Vegetationsdecke wachsen, kennzeichnen einst offene Bereiche, an denen die Sukzession inzwischen fortgeschritten ist. Die Diasporen der hier vorkommenden Pflanzen können in der Regel nicht mehr zur Populationsverjüngung beitragen, weil die Etablierung der Keimlinge durch eine dichte Streuschicht verhindert wird. An solchen Standorten übersteigt die Anzahl der Adulten meistens die Zahl der juvenilen Pflanzen. Die Überalterung der Bestände ließe sich durch gegensteuernde Maßnahmen verhindern (z. B. die Wiederaufnahme der extensiven Beweidung an ausgewählten Standorten, vgl. BURMESTER 2006), mit denen offene Mikrohabitate für die Keimlingsetablierung geschaffen werden.

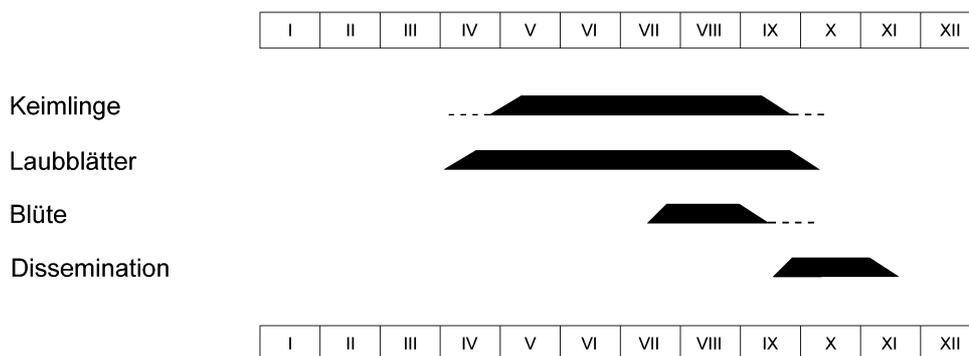


Abb. 10: Jahreszeitliche Rhythmik von *E. maritimum*.

8 Phänologie

Keimlinge. Die jahreszeitliche Rhythmik der Stranddistel ist in Abb. 10 dargestellt. Die Hauptzeit der Keimung beginnt Ende April, wobei an stark besonnten Standorten gelegentlich auch schon Anfang April Keimlinge beobachtet werden können. In Schweden bzw. Norwegen setzt die Keimung dagegen erst Mitte Mai ein (FRISENDAHL 1923, CURLE & al. 2006). In Übereinstimmung mit diesen Autoren wurden im Untersuchungsgebiet auch im Sommer gelegentlich Keimlinge beobachtet. Vereinzelt wurden Keimlinge noch zu Beginn des Monats Oktober gefunden.

Laubblätter. Die Blätter treiben gegen Anfang des Monats April aus. Ein Laubblatt hat eine Lebensdauer von ca. 8-12 Wochen, nach denen es allmählich vertrocknet und durch neue Blätter ersetzt wird. Bis zur Mitte des Monats September werden Laubblätter neu gebildet, die aber nicht mehr vollständig ausdifferenzieren. Mitte Oktober sind die meisten Blätter schließlich eingezogen.

Blüte. Erste blühende Individuen können ab Mitte Juli angetroffen werden, die Zeit der Vollblüte liegt in der ersten Augushälfte. In den Parakladien höherer Ordnung treten auch

später noch Blüten auf (s. Kap. 4.4), aus denen sich aber keine Diasporen entwickeln. Vereinzelt wurden Blüten gegen Ende des Monats Oktober an Individuen beobachtet, deren Laub zu diesem Zeitpunkt bereits vollständig vertrocknet war.

Dissemination. Fruchtende Individuen treten in der zweiten Septemberhälfte auf. Die zu diesem Zeitpunkt freigesetzten Diasporen stammen aus der Enddolde, die in den Parakladien höherer Ordnung entwickelten Diasporen werden bis weit in den November hinein ausgestreut. Die wenigen Früchte, die sich dann noch am Fruchtstand befinden, können im Spätherbst bzw. Winter nach dessen Loslösung vom Rhizom in Form der „Bodenroller“ ausgebreitet werden.

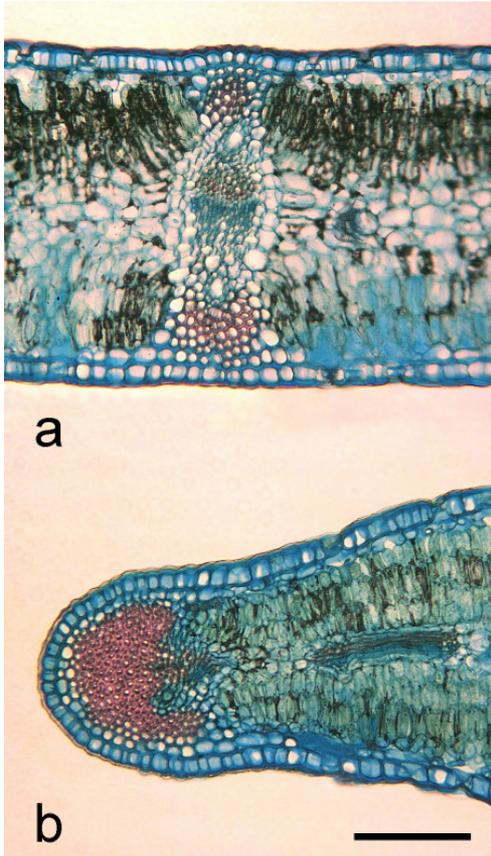


Abb. 11: Blattquerschnitte. **a:** mittlerer Bereich mit Leitbündel. **b:** Randbereich mit Sklerenchymstrang. Maßstab: 200 μm .

9 Anatomie

Das Laubblatt von *E. maritimum* ist xeromorph gebaut (Abb. 11). Die Epidermis hat ober- und unterseits verdickte Außenwände, denen eine dicke Cuticula aufgelagert ist. Unter der Epidermis kann eine Hypodermis entwickelt sein, die aber nicht im gesamten Blattbereich nachgewiesen werden kann. Das Palisadengewebe ist auf der Blattober- und Unterseite jeweils ca. 2-3 Zellreihen mächtig, nach CHERMEZON (1910) können auch bis zu 5 Lagen Palisadengewebe vorhanden sein. Die Leitbündel sind in Schwammparenchym eingebettet und werden ober- und unterseits von Sklerenchym umgeben. Der Blattrand wird durchgängig von Sklerenchym flankiert, das auch die stachelförmigen Blattspitzen bildet. Spaltöffnungen befinden sich in der oberen und unteren Epidermis (amphistomatischer Blattbau), die Stomatadichte

beträgt auf der Oberseite $34,9 \pm 7,6 \text{ mm}^{-2}$ (SD, n = 14) und auf der Unterseite $37,5 \pm 7,1 \text{ mm}^{-2}$ (SD, n = 16).

10 Naturschutz

Die Stranddistel ist eine gesetzlich geschützte Pflanzenart, deren Gefährdungssituation im deutschen Küstenraum bundeslandbezogen unterschiedlich eingeschätzt wird. Während die Bestände der Art in Niedersachsen und Schleswig-Holstein als gefährdet betrachtet werden (Rote Liste Kategorie 3; GARVE 2004, MIERWALD & ROHMAN 2006), gilt *E. maritimum* in Mecklenburg-Vorpommern sogar als stark gefährdet (Rote Liste Kategorie 2; VOIGTLÄNDER & HENKER 2005). Wichtige Gefährdungsursachen für die Stranddistel im deutschen Küstenraum sind Tourismus, Standorts-Nutzungswandel, Extinktion bzw. Habitatzerstörung durch *Rosa rugosa*, Küstenschutzmaßnahmen sowie Herbivorie. Während den ersten vier Faktoren eine große Bedeutung zukommt, spielt Verbiss durch Tiere (Wildkaninchen) nur an einigen Standorten eine Rolle. Eine detaillierte Abhandlung der genannten Faktoren findet sich in BURMESTER (2006).

11 Danksagung

Herrn Dr. H. Behmann (Schönberg) danke ich herzlich für Auskünfte zur Situation der Stranddistel im NSG „Bottsand“ in der Vergangenheit.

12 Literatur

- AICHELE, D. & H.-W. SCHWEGLER (2000): Die Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. 3. 2. Aufl. – Kosmos, Stuttgart. 576 S.
- BEHMANN, H. (1988): Der Bottsand – ein Nehrungshaken an der Kieler Außenförde. In: MEIER, O. (Hrsg.): Die Naturschutzgebiete im Kreis Plön und in der Stadt Kiel: 146-164. – Boyens, Heide. 234 S.
- BUCHENAU, F. (1875): Weitere Beiträge zur Flora der ostfriesischen Inseln. – Abhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen **4**: 217-277.
- BUCHENAU, F. (1890): Die Pflanzenwelt der ostfriesischen Inseln. – Abhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen **11**: 245-264.
- BURMESTER, A. (2006): Zur Bestandssituation von *Eryngium maritimum* L. an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins. – Floristische Rundbriefe **40**: 63-75.
- BURMESTER, A. & N. HERRMANN (2007): Beiträge zur Biologie und Anatomie von *Lathyrus japonicus* Willd. – Abhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen **46/2**: im Druck.
- CHERMEZON, H. (1910): Recherches anatomiques sur les plantes littorales. – Masson, Paris. 313 S.
- CLAUSING, G., K. VICKERS & J. W. KADEREIT (2000): Historical biogeography in a linear system: genetic variation of Sea Rocket (*Cakile maritima*) and Sea Holly (*Eryngium maritimum*) along European coasts. – Molecular Ecology **9**: 1823-1833.
- CURLE, C. M., O. E. STABBETORP & I. NORDAL (2006): *Eryngium maritimum*, biology of a plant at its northernmost localities. – Nordic Journal of Botany **24**: 617-628.
- DOLNIK, C., H. BEHMANN, J. DENGLER, E. HORST, W. JANSEN, W. KEMPE, J. KIECKBUSCH, D. KUNZMANN, S. LÜTT, D. PUTFARKEN, K. ROHMANN, G. STOLLEY & I. TIMMERMANN-TROSIENER (2004): Funde von seltenen, gefährdeten und wenig beachteten Gefäßpflanzen in Schleswig-Holstein. – Kieler Notizen zur Pflanzekunde in Schleswig-Holstein und Hamburg **32**: 103-123.
- EBERLE, G. (1979): Unsere Stranddistel. – Berichte des Vereins »Natur und Heimat« und des Naturhistorischen Museums zu Lübeck **16**: 3-24. Sonderdruck, Lübeck.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Aufl. – Ulmer, Stuttgart. 1095 S.
- ETZOLD, H. (1983): Eine kontrastreiche, simultane Mehrfachfärbung für pflanzenanatomische Präparate. – Mikrokosmos **72**: 213.
- FRISENDAHL, A. (1926): Biologiska och morfologiska iakttagelser över *Eryngium maritimum* L. – Meddelanden från Göteborgs Botaniska Trädgård **2**: 123-142.
- FROEBE, H. A. & G. ULRICH (1978): Pseudanthien bei Umbelliferen. – Beiträge zur Biologie der Pflanzen **54**: 175-206.
- FUKAREK, F. (1961): Die Vegetation des Darß und ihre Geschichte. – Fischer, Jena. 321 S.
- FUKAREK, F. & H. HENKER (2006): Flora von Mecklenburg-Vorpommern. – Weissdorn-Verlag, Jena. 428 S.
- GARVE, E. (2004): Rote Liste und Florenliste der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen – 5. Fassung, Stand 1.3.2004. – Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen **24**: 1-76.

- GARVE, E. (2007): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen **43**: 1-507.
- HALVORSEN, R. (1982): Sjeldne og sårbare plantearter i Sør-Norge. V. Strandtistel (*Eryngium maritimum*). – Blyttia **40**: 163-173.
- HEGI, G. (1926): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. 5/2. – Hanser, München. 883 S.
- HELLWIG, U. & H. KUHBIER (2000): Flora der Farn- und Blütenpflanzen von Scharhörn und Nigehörn. – Seevögel **21**: 19-25.
- HULTÉN, E. & M. FRIES (1986): Atlas of North European Vascular Plants. Vol. 2. – Koeltz, Königstein. 470 S.
- JÄGER, E. J. & K. WERNER (2005): Exkursionsflora von Deutschland. Bd. 4. Gefäßpflanzen: Kritischer Band. 10. Aufl. – Spektrum, München. 980 S.
- KADEREIT, J. W., R. ARAFEH, G. SOMOGYI & E. WESTBERG (2005). Terrestrial growth and marine dispersal? Comparative phylogeography of five coastal plant species at a European scale. – Taxon **54**: 861–876.
- KIRCHNER, O. (1888): Flora von Stuttgart und Umgebung. – Ulmer, Stuttgart. 767 S.
- KUGLER, H. (1970): Blütenökologie. 2. Aufl. – Fischer, Stuttgart. 345 S.
- ŁUKASIEWICZ, A. (1985): Die Eigenschaftsvalorisation bei Bestimmung der Lebensformen der Pflanzen am Beispiel psammophiler Gattungen. – Feddes Repertorium **96**: 145-156.
- MEUSEL, H., E. J. JÄGER, S. RAUSCHERT & E. WEINERT (1978): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Karten. Bd. 2. – Fischer, Jena. 162 S.
- MIERWALD, U. & K. ROHMAN (2006): Die Farn- und Blütenpflanzen Schleswig-Holsteins. Rote Liste. Band 1. – Pirwitz Druck, Kiel. 122 S.
- PEDERSEN, O. & K. HØILAND (1989): Økologiska studier av Strandtorn (*Eryngium maritimum* L.) på Lista, Vest-Agder. – Det Kongelige Norske Videnskabers Selskab Museet Rapport Botanisk Serie **1989-2**: 76-87.
- PERDIGO, M. & M. MOLINAS (1986): Iconographia dels fruits d'algunes espècies del gènere *Eryngium*. II. – Folia Botanica Miscellanea **5**: 9-14.
- POSCHLOD, P. (1991): Diasporenbanken in Böden – Grundlagen und Bedeutung. In: SCHMID, B. & J. STÖCKLIN (Hrsg.): Populationsbiologie der Pflanzen: 15-36. – Birkhäuser, Basel. 351 S.
- PÜTZ, N. & I. SUKKAU (2002): Seedling establishment, bud movement, and subterranean diversity of geophilous systems in Apiaceae. – Flora **197**: 385-393.
- PREUSS, H. (1911): Die Vegetationsverhältnisse der deutschen Ostseeküste. – Kafemann, Danzig. 213 S.
- RIDLEY, H. N. (1930): The dispersal of plants throughout the world. – Reeve, Ashford. 744 S.
- SCHMITZ, J. & H. A. FROEBE (1986): Bestandsaufnahme der Kronblattstrukturen der mitteleuropäischen Umbelliferen und die Frage ihrer taxonomischen Auswertung. – Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie **106**: 337-357.
- SCHULZ, A. (1888): Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen. – Theodor Fischer, Kassel. 103 S.
- STASIAK, J. (1988): *Eryngium maritimum* L. In: JASIEWICZ, A. (Hrsg.): Materiały do poznania gatunków rzadkich i zagrożonych Polski. Cz. I. – Fragmenta Floristica et Geobotanica **33**: 355-368.
- TROLL, W. (1926): Über die Staubblattkrümmung der Umbelliferen. – Flora **120**: 227-242.
- TROLL, W. (1954): Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Bd. 1. – Fischer, Jena. 258 S.
- TURMEL, J.-M. (1947): Multiplication végétative des *Eryngium*. II. Bouturage de l'*Eryngium maritimum* L. – Bulletin de la Société Botanique de France **94** : 138-142.
- VOIGTLÄNDER, U. & H. HENKER, H. (2005): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen Mecklenburg-Vorpommerns. 5. Fassung. – Turo Print, Schwerin. 59 S.

- WALMSLEY, C. A. & A. J. DAVY (1997): Germination characteristics of shingle beach species, effects of seed ageing and their implications for vegetation restoration. – *Journal of Applied Ecology* **34**: 131-142.
- WESTRICH, P. (2001): Zum Pollensammelverhalten der Seidenbiene *Colletes floralis* Eversmann 1852 (Hymenoptera, Apidae). – *Linzer Biologische Beiträge* **33**: 519-525.
- WOŁK, K. (1973): The directive tendency of dispersion of the Sea-holly (*Eryngium maritimum* L.) specimens. – *Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences, Série de sciences biologiques* **21**: 589-591.
- WÖRZ, A. (2004): On the distribution and relationships of the South-West Asian species of *Eryngium* L. (Apiaceae-Saniculoideae). – *Turkish Journal of Botany* **28**: 85-92.

Anschrift der Verfasserin:

Dipl.-Biol. Anja Burmester
Am Kardohr 3
D-23669 Timmendorfer Strand

Abh. Naturwiss. Vereins Bremen	46/2	im Druck	Bremen 2007
--------------------------------	------	----------	-------------

Beiträge zur Biologie und Anatomie von *Lathyrus japonicus* Willd.

ANJA BURMESTER & NICK HERRMANN

Summary: Contributions to the biology and anatomy of *Lathyrus japonicus* WILLD. – *Lathyrus japonicus* Willd. occurs in Germany at the coast of the North- and Baltic Sea. Germination is epigeal. The adult state is not reached before the 4th year. Vegetative propagation by stolons dominates over generative propagation by seeds. Stolons reach an age up to 4 years and decline than, causing the fragmentation of subterranean stem system. Main flowering period is from beginning of June to the middle of July. Vascular bundles are open collateral. Subterranean stolons are characterized by lacunas and a medullary cavity. Medullary cells store starch. The main reasons of threat for the species in Germany are tourism and coastal defense measures.

Zusammenfassung: *Lathyrus japonicus* Willd. kommt in Deutschland an der Küste der Nord- und Ostsee vor. Die Keimung erfolgt epigäisch. Das Adultstadium wird nicht vor dem vierten Lebensjahr erreicht. Die vegetative Vermehrung durch unterirdische Ausläufer überwiegt deutlich die generative Reproduktion durch Samen. Die Ausläufer können vier Jahre alt werden und sterben dann ab, wodurch das unterirdische Sprossystem fragmentiert. Die Zeit der Vollblüte erstreckt sich von Anfang Juni bis Mitte Juli. Die Leitbündel in der Sprossachse sind offen kollateral organisiert. Die unterirdischen Ausläufer weisen charakteristische Lakunen sowie eine Markhöhle auf. Die Zellen des Markparenchyms fungieren als Stärkespeicher. Die bedeutendsten Gefährdungsursachen für *L. japonicus* in Deutschland sind Tourismus und Küstenschutz.

1 Einleitung

Lathyrus japonicus Willd. ist eine Pflanzenart, die im deutschen Küstengebiet Weißdünen, junge Graudünen sowie Strandwälle besiedelt. Über einige Aspekte der Biologie der Art existieren bereits recht detaillierte Kenntnisse. So wurde beispielsweise die Blütenbiologie der Strand-Platterbse von KNUTH (1898) und ASMUSSEN (1993) eingehend untersucht, während STILES & DELLOW (1924) sowie CHINNASAMY & BAL (2003) detaillierte Studien zur Karpologie der Art vorlegten. Einzelne Aspekte der Individualentwicklung wurden von BRIGHTMORE & WHITE (1963) und VITKUS (1984) geschildert. Anatomische Untersuchungen, die sich aber fast ausschließlich auf den Bereich der Laubblätter beschränken, wurden u. a. von SCHMIDT (1899), HARSHBERGER (1909) und ROTH (1961) durchgeführt.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit besteht darin, ausgewählte Aspekte der Biologie und Anatomie der Art abzuhandeln, über die bisher nur wenige bis gar keine Kenntnisse existieren. Dazu gehört vor allem eine Analyse der Wuchsform juveniler und adulter Stadien, die Untersuchung bislang nicht berücksichtigter reproduktionsbiologischer Faktoren sowie eine detaillierte Beschreibung der jahreszeitlichen Rhythmik der Art. Die anatomischen Untersuchungen zielen hauptsächlich darauf ab, die Kenntnisse über den Bau der Sprossachse zu erweitern. Den Ausführungen voran geht eine Darstellung der Regionalverbreitung von *L. japonicus* in Deutschland.

2 Material und Methoden

Bei der Benennung der Art richten wir uns nach FERNALD (1932), BALL (1968) und BÄSSLER (1973), nach denen die Sippe *Lathyrus maritimus* konspezifisch ist mit *Lathyrus japonicus*. Nach dieser Sichtweise stellt der in HAEUPLER & WISSKIRCHEN (1998) aufgeführte Name *L. maritimus* (L.) Bigelow ein Synonym dar. In Deutschland tritt nur die Unterart *L. japonicus* WILLD. ssp. *maritimus* (L.) P. W. Ball auf (JÄGER & WERNER 2005).

Daten zur Regionalverbreitung von *L. japonicus* an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins wurden in den Jahren 2004-2007 während einer Kartierung gefährdeter Küstenpflanzen erfasst (vgl. BURMESTER 2006). Zusätzlich dazu wurden im Rahmen einer von der Erstautorin im Jahr 2004 initiierten schriftlichen Befragung von im schleswig-holsteinischen Küstengebiet der Nord- und Ostsee tätigen hauptberuflichen bzw. ehrenamtlichen Naturschützern Auskünfte zu Vorkommen von *L. japonicus* ermittelt.

Die Wuchsform und die Phänologie der Art wurde im Gebiet der Ostseeküste Schleswig-Holsteins in den Jahren 2004-2006 untersucht. Detaillierte Studien zur Blüten- und Fruchtentwicklung wurden in den Jahren 2005 und 2006 an verschiedenen Wuchsorten in der Eckernförder Bucht durchgeführt. Die Individualentwicklung von Keimlingen und Juvenilstadien wurde hauptsächlich an Pflanzen untersucht, die im Freiland des Botanischen Gartens der Christian-Albrechts-Universität Kiel aus im Herbst 2004 aufgesammelten Samen herangezogen wurden. Für die anatomischen Untersuchungen wurde Pflanzenmaterial aus verschiedenen Bereichen der Ostseeküste Schleswig-Holsteins verwendet. Die angefertigten Handschnitte wurden nach der von ETZOLD (1983) beschriebenen Methode präpariert.

3 Verbreitung

3.1 Gesamtverbreitung

Lathyrus japonicus ist eine zirkumpolar verbreitete Art, die hauptsächlich innerhalb der temperaten, borealen und arktischen Florenzone an den Meeresküsten Eurasiens und Nordamerikas anzutreffen ist. An der Westküste der USA dringt *L. japonicus* darüber hinaus bis in die submeridionale Florenzone vor. Bedeutende binnenländische Vorkommen befinden sich auf dem nordamerikanischen Kontinent im Bereich der Großen Seen. Vermutlich anthropogen bedingt ist das Auftreten der Art in Südamerika (Chile, Argentinien; vgl. BÄSSLER 1973). Das Gesamtareal wiedergebende Verbreitungskarten wurden von MEUSEL & al. (1965) sowie von HULTÉN & FRIES (1986) vorgelegt.

3.2 Verbreitung in Deutschland

In Abb. 1 ist die Verbreitung von *L. japonicus* in Deutschland dargestellt. Um ein möglichst aktuelles Bild wiederzugeben, wurden für den Kartenentwurf nur ab 1980 erhobene Daten berücksichtigt, auf Quellen mit ungesichertem Erfassungszeitpunkt (z. B. RAABE 1987) wurde verzichtet. Die Karte basiert auf Angaben von GARVE (2007), der AG GEBOTANIK MECKLENBURG-VORPOMMERN (2005) und des Landesamtes für Natur und Umwelt Schleswig-Holstein (LÜTT, pers. Mitt.) sowie der in Kap. 2 erwähnten schriftlichen Befragung, eigenen Beobachtungen und neuerer floristischer Literatur (HASSELDIEK 1994, TÜRK 1994, HELLWIG & KUHBIER 2000, KUSSEROW 2006). In letztgenannter Arbeit wurden bereits einzelne Ergebnisse der von der Erstautorin durchgeführten Kartierung (s. Kap. 2) erwähnt. In Tab. 1 sind nur solche Funde für das Gebiet von Schleswig-Holstein aufgeführt, die von KUSSEROW (2006) nicht aufgeführt bzw. unkorrekt lokalisiert wurden.

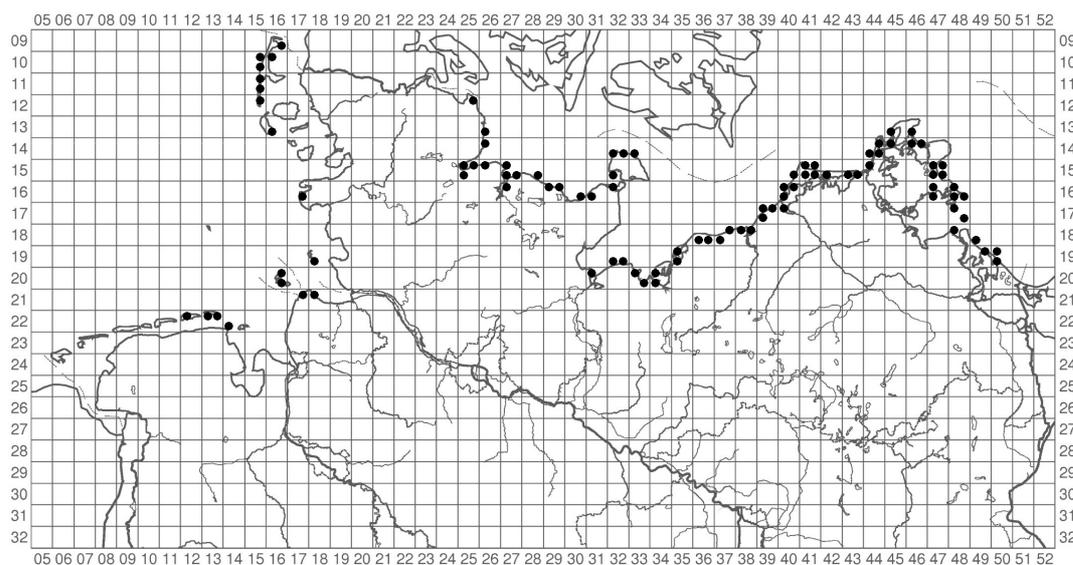


Abb. 1: Verbreitung von *Lathyrus japonicus* in Deutschland.

Wie das Kartenbild in Abb. 1 veranschaulicht liegt der Verbreitungsschwerpunkt von *L. japonicus* in Deutschland im Ostseegebiet. Das gehäufte Auftreten der Art in Mecklenburg-Vorpommern setzt sich an der südlichen Ostseeküste im östlichen Baltikum fort (vgl. ZAJĄC & ZAJĄC 2001). Dagegen fehlt *L. japonicus* in weiten Teilen der deutschen Nordseeküste. Diese Aussage dürfte auch trotz der Tatsache gültig sein, dass vermutlich im Bereich der Nordfriesischen Inseln noch einige Vorkommen existieren, die aber in Abb. 1 auf Grund veralteter Datenlage nicht wiedergegeben wurden.

Tab. 1: Fundorte von *Lathyrus japonicus* in Schleswig-Holstein.

MTB-Daten	Fundort	Bestand	Jahr bzw. Monat/Jahr	Beobachter /Quelle
1216/3	Insel Föhr, Utersum	wenige Pflanzen	1988	Metzing
1225/4	Schellrott, ca. 100 m n Ecke Dänische Straße/ Kronsgaarder Dreht, Düne zwischen Fahrweg und Strand	zahlreich	06/2007	Burmester
1316/2	Insel Föhr, zwischen Goting und Witsum	zahlreich	1999	Metzing
1426/1	Schubystrand, ca. 200 m s des Campingplatzes	wenige Pflanzen	09/2006	Burmester
1432/4	Teichhof, ca. 200 m nw der Siedlung	wenige Pflanzen	10/2004	Burmester
1525/2	Artenschutzgebiet Aschauhof	wenige Pflanzen	09/2004	Burmester/Stephan
1527/1	Bülk, ca. 300 m nw des Leuchtturms	eine Pflanze	06/2005	Burmester
1533/1	Presen, Steilkante oberhalb des Geröllstrandes	wenige Pflanzen	09/2005	Lütt
1630/4 1631/3	Truppenübungsplatz Putlos	zahlreich	09/2004	Burmester

PREUSS (1911) führte das lückenhafte Auftreten der Strand-Platterbse im Nordseegebiet auf den im Vergleich zum Ostseeraum deutlich höheren Salzgehalt der Habitate zurück. Diese Überlegung reicht aber als alleinige Erklärung des Verbreitungsbildes nicht aus. Ein mindestens ebenso bedeutsamer Faktor ist die Küstenmorphologie. So dürfte das Fehlen der Art im Nordseegebiet in großen Teilen der schleswig-holsteinischen und niedersächsischen Festlandsküste im Mangel geeigneter Habitate begründet sein. Wo Primärdünen vorhanden sind, ist die Art zumeist auch anzutreffen, z. B. auf Amrum, Sylt, Eiderstedt und Trischen. Die Ausgleichsküste der südlichen Ostsee weist dagegen mit Nehrungshaken, Strandwällen und Primärdünen im Vergleich zur Nordsee eine deutlich höhere Anzahl geeigneter Habitate auf, die von *L. japonicus* besiedelt werden können.

Im Gegensatz dazu könnte das Fehlen der Art in weiten Teilen der Ostfriesischen Inseln sowie auf Helgoland klimatische Ursachen haben. Die Art tritt nur vereinzelt in Gebieten euatlantischen Klimas mit relativ ausgeglichenen Jahrestemperaturen auf, wie es in den genannten Gegenden herrscht (Ozeanitätsstufe 1; Skala nach JÄGER 1968). Erst in Küstenbereichen, die durch die Ozeanitätsstufe 2 gekennzeichnet sind, ist *L. japonicus* häufiger anzutreffen. Entscheidend könnten hier die niedrigeren Wintertemperaturen sein, an die die Art durch Einlagerung von Oleosomen in das Wurzelsystems spezifisch angepasst ist (GURUSAMY & al. 2000).

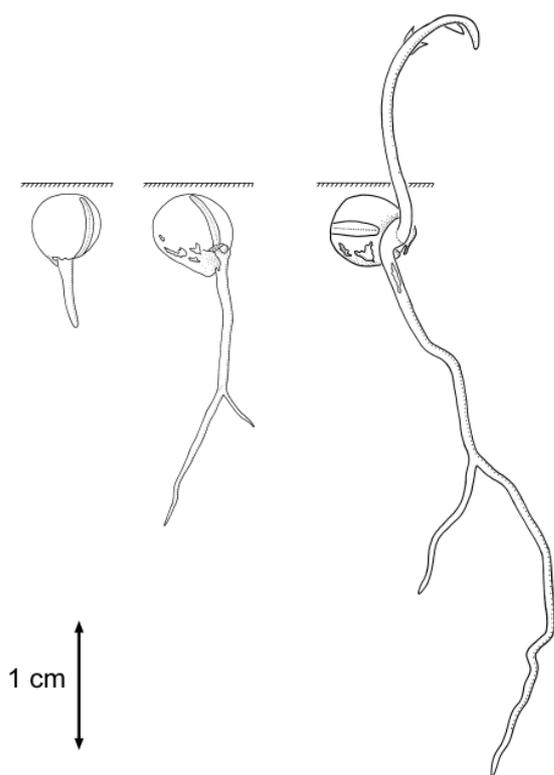


Abb. 2: Frühe Keimlingsstadien von *Lathyrus japonicus*.

4 Morphologie und Wuchsform

4.1 Keimlingsstadium

Die Keimung erfolgt hypogäisch. Keimende Samen wurden am natürlichen Standort bis in 5 cm Tiefenlage beobachtet, gelegentlich keimen die Samen auch auf der Substratoberfläche. Die beiden Kotyledonen sind als Speicherorgane ausgebildet und bleiben im Samen eingeschlossen. Das erste sichtbar werdende Organ des Keimlings ist die Radicula, die die Testa unmittelbar neben dem Hilum durchbricht (s. Abb. 2). Die Keimwurzel orientiert sich

sofort positiv geotrop und verzweigt sich schon vor dem Erscheinen der Plumula bis zur ersten Ordnung. Die Plumula treibt aus durch Streckungswachstum des Epikotyls, das Hypokotyl bleibt gestaucht. Der Primärspross wächst mehr oder weniger aufrecht, gelegentlich auch horizontal dem Erdboden anliegend (vgl. BRIGHTMORE & WHITE 1963). Wie bereits von IRMISCH (1859) bemerkt, befinden sich an den ersten beiden Knoten oberhalb der Kotyledonen Niederblätter. Erst am dritten Knoten, gelegentlich auch erst am vierten, entspringt ein gefiedertes Laubblatt (Abb. 3a). Wie alle weiteren Laubblätter am Keimling weist auch diese Blatffieder nur ein Joch auf. Die Blattranke ist schwach entwickelt und kann besonders im unteren Bereich des Primärsprosses noch phylloid ausgebildet sein (s. Pfeil in Abb. 3a). Im oberen Sprossbereich sind die Ranken besser entwickelt, bleiben aber auch dort stets unverzweigt.

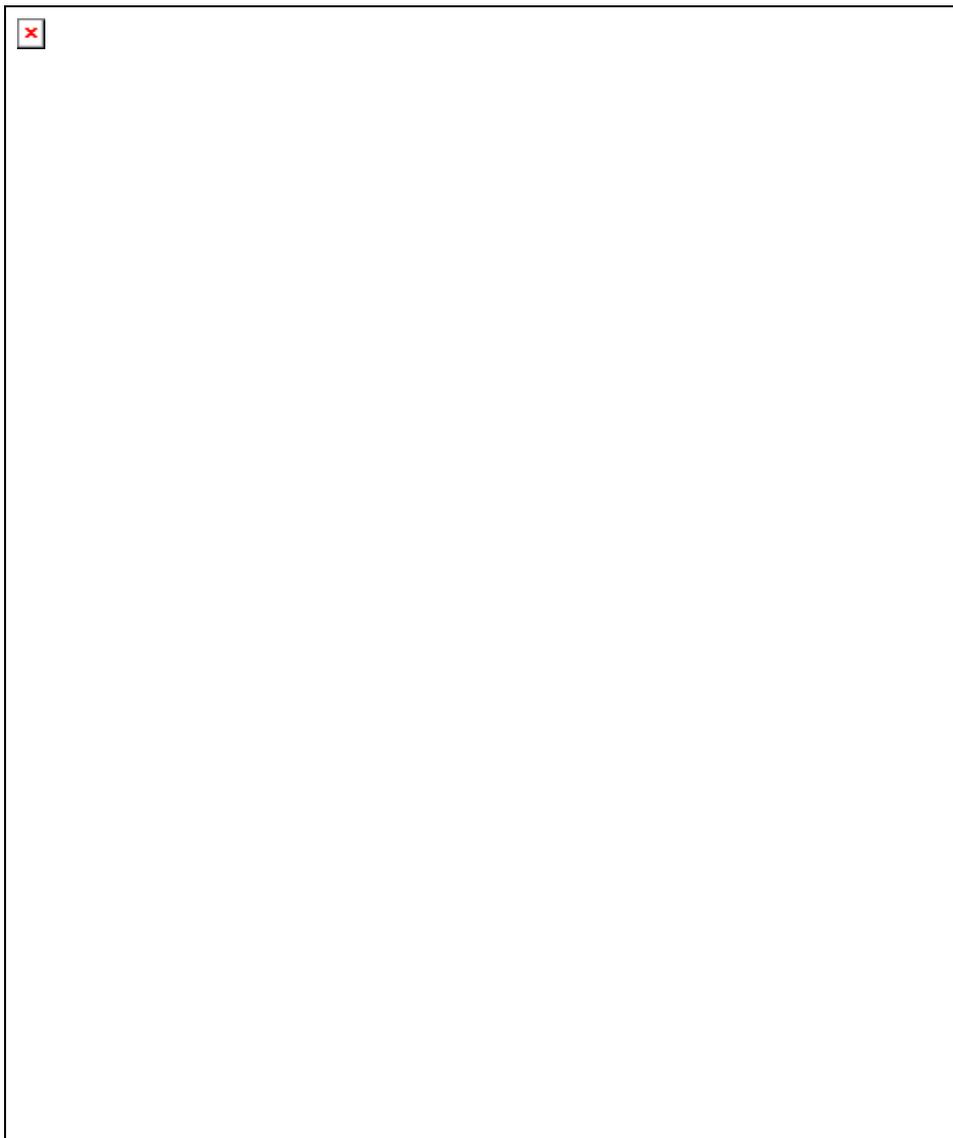


Abb. 3: Keimling von *Lathyrus japonicus*, Juli 2007. a) oberirdischer Bereich, b) Sprossbasis in vergrößerter Darstellung, c) Wurzelsystem. Der Pfeil weist auf eine phylloid ausgebildete Ranke. Maßstab: a = 2 cm, b = 0,5 cm, c = 6 cm.

Während am Primärspross im distalen Bereich ständig neue Blätter ausgegliedert werden, können im basalen Bereich aus der Achsel der Kotyledonen noch im Jahr der Keimung Bereicherungstriebe hervorgehen. Häufig treibt nur eine Kotyledonarknospe aus, während die andere Knospe als Reserve für die nächste Vegetationsperiode zurückgehalten wird (Abb. 3b). Falls beide Kotyledonarknospen ruhen, können im Keimjahr Bereicherungstriebe auch aus der Achsel des unteren Niederblattes hervorgehen (vgl. Kap 4.2). In beiden Fällen bleibt das erste Internodium eines Bereicherungstriebes gestaucht. Das erste Blattorgan ist ein Niederblatt, das sich unter der Erdoberfläche befindet. Das nächste Internodium streckt sich stark. Distal entspringt am nächsten und übernächsten Knoten jeweils ein Schuppenblatt. Erst am übernächsten Knoten bildet sich eine einjochige Laubblattfieder.

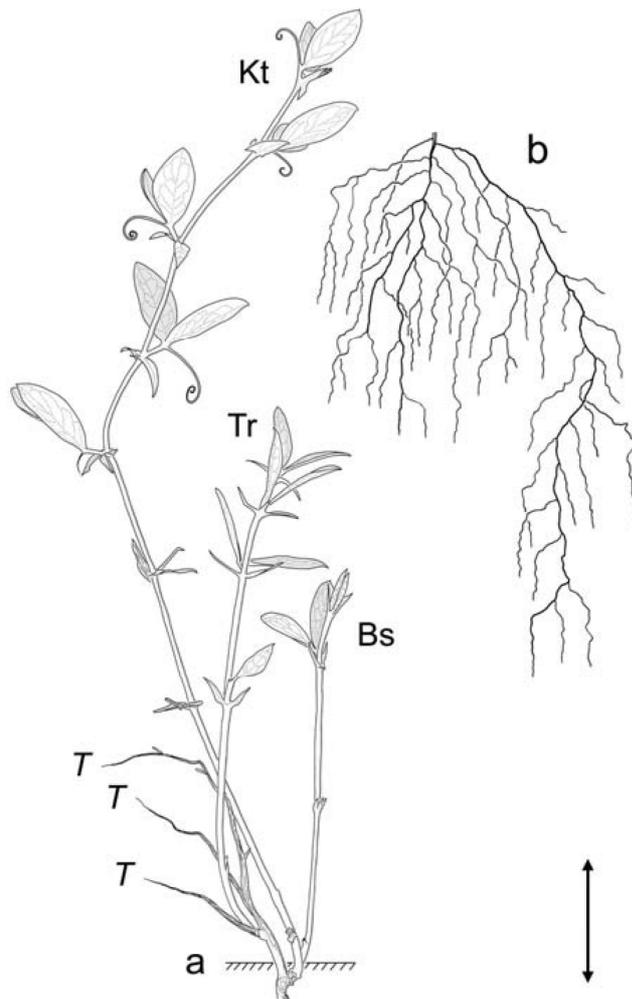


Abb. 4: Einjähriges Individuum von *Lathyrus japonicus*, Juli 2006. a) oberirdischer Bereich, b) Wurzelsystem, T = Überreste vertrockneter Triebe aus dem Vorjahr. Bs = Bereicherungsspross, Kt = Kotyledonartrieb, Tr = Trieb aus Beiknospe. Maßstab: a = 2 cm, b = 4 cm.

Wie bereits von BRIGHTMORE & WHITE (1963) bemerkt, sind die Keimlinge gegen Austrocknung empfindlich. Bis zu einem gewissen Grad können Schäden am Primärspross durch die Entwicklung von Bereicherungstrieben kompensiert werden. Bei länger anhaltender Trockenheit sterben die Keimlinge aber ab, weil ihre Wurzeln noch nicht tief genug in das Substrat reichen. Am Ende der ersten Vegetationsperiode ist das Wurzelsystem bis zur zweiten Ordnung verzweigt und erstreckt sich im Boden bis in eine Tiefe von ca. 15 cm. Die Hauptwurzel unterscheidet sich in Form und Dicke kaum von den Seitenwurzeln (Abb. 3c). Wurzelknöllchen befinden sich an den Seitenwurzeln erster Ordnung und zweiter Ordnung.

4.2 Juvenilstadium

Abb. 4 zeigt eine einjährige Pflanze während ihrer zweiten Vegetationsperiode. Die Struktur der aktuellen Sprosse ähnelt stark dem Primärtrieb eines Keimlings. Basal befinden sich zwei bis drei Niederblätter, distal folgen Laubblattfiedern, die stets einjochig gestaltet sind und unverzweigte Ranken tragen. Der morphologische Bau des Individuums in Abb. 4 wird anhand von Abb. 5 deutlich, in der die Basis des Sprosssystems zur besseren Kenntlichkeit vergrößert in Rückansicht aus einer hinter der Papierebene gelegenen Perspektive dargestellt ist.

Das Individuum in Abb. 4 wies als Keimling im Vorjahr drei oberirdische Triebe auf (T in Abb. 4 und Abb. 5), deren vertrocknete Überreste teilweise noch sichtbar sind. Die Kotyledonarknospen ruhen. Außer dem Primärspross waren zwei Bereicherungstriebe vorhanden, die gemeinsam aus der Achsel eines Niederblattes entsprangen. In dieser Achsel befand sich eine weitere Knospe, aus der im aktuellen Jahr ein Trieb hervorging (Tr in Abb. 4 u. Abb. 5). Eine sich über aufeinanderfolgende Jahre erstreckende Beiknospenbildung aus einer Blattachsel heraus ist von IRMISCH (1859) auch bei anderen Vertretern der Gattung beobachtet worden, z. B. bei *L. pratensis* und *L. tuberosus*. Der am weitesten entwickelte Spross des dargestellten Individuums ist ein Kotyledonartrieb (Kt in Abb. 4 u. Abb. 5), dessen erstes Internodium stark gestaucht ist. Am ersten Knoten befindet sich ein Schuppenblatt, aus dessen Achsel im aktuellen Jahr ein neuer Bereicherungsspross entspringt (Bs in Abb. 4 u. Abb. 5). Distal befinden sich am Kotyledonartrieb (Kt) in der Achsel eines Niederblattes weitere Beiknospen, die noch im aktuellen Jahr austreiben können.

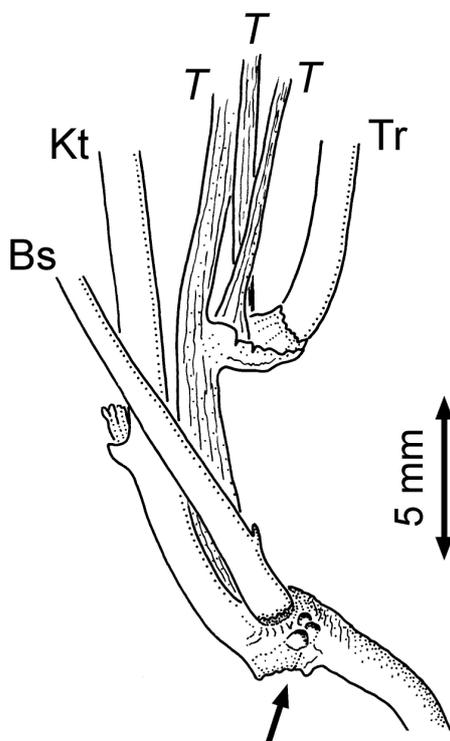


Abb. 5: Sprossbasis des Individuums in Abb. 4, vergrößerte Darstellung aus einer hinter der Zeichenebene gelegenen Perspektive. Für Abkürzungen siehe Unterschrift zu Abb. 4. Der Pfeil weist auf tragblattlose Knospen, aus denen später Ausläufer hervorgehen können.

Sprossausläufer wurden im Rahmen der Untersuchungen erst an einjährigen Individuen am Ende der zweiten Vegetationsperiode festgestellt, während VITKUS (1984) unterirdische Ausläufer bereits an Keimlingen beobachtete. Diese plagiotrop wachsenden Ausläufer, die für *L. japonicus* typisch sind, können an einjährigen Jungpflanzen aus tragblattlosen Knospen hervorgehen, die sich an der Basis des Sprosssystems befinden (siehe Pfeil in Abb. 5) und von

GLUCH (1971) u. a. an Jungpflanzen von *L. linifolius* und *L. pratensis* nachgewiesen wurden. Unterirdische Ausläufer können auch dann entstehen, wenn aus der Achsel von Niederblättern hervorgehende Sprosse zunächst plagiotrop wachsen und sich erst später aufrichten. Ein Merkmal der Ausläufer, die in Kap. 4.3 näher charakterisiert werden, ist die sprossbürtige Bewurzelung. Das auf die persistierende Primärwurzel zurückzuführende Wurzelsystem einjähriger Individuen reicht bis in eine Tiefe von ca. 20-25 cm. Wie im Keimjahr unterscheidet sich die Hauptwurzel kaum von den Seitenwurzeln (s. Abb. 4b).

Das exakte Alter weiterer untersuchter Juvenilstadien war nicht bekannt. Diese Stadien hatten Ausläufer, die eine Länge von bis zu 50 cm erreichten. Die basalen Laubblattfiedern wiesen nur ein Joch auf, während die distalen Blattfiedern aus zwei bis drei Jochen zusammengesetzt waren. Die Hauptwurzel fortgeschrittener Juvenilstadien ist etwas kräftiger entwickelt als die Seitenwurzeln. Das Wurzelsystem ist bis zur dritten Ordnung verzweigt.

4.3 Adultstadium

Nach BRIGHTMORE & WHITE (1963) wird das Adultstadium bereits im dritten Lebensjahr erreicht. Dieses Mindestalter dürfte jedoch zu niedrig veranschlagt sein. Die Entwicklung einer Infloreszenz korreliert mit der Anzahl der Fiederjochs der Laubblätter an einem blühenden Trieb. Nach unseren Beobachtungen werden Blütenstände nur an solchen Trieben gebildet, deren Laubblätter überwiegend aus mindestens 4-5 Blättchenpaaren zusammengesetzt sind. Da im zweiten Lebensjahr befindliche Pflanzen nur Blätter mit einem Fiederjoch bilden, dürfte das Adultstadium mit großer Wahrscheinlichkeit nicht vor dem vierten Lebensjahr erreicht werden.

Wenn die Art einmal einen Standort besiedelt hat, kommt der vegetativen Vermehrung durch Ausläufer eine weitaus höhere Bedeutung zu als der generativen Reproduktion durch Diasporen. An den natürlichen Standorten der Art treten deshalb nur selten isoliert wachsende Pflanzen auf, die eindeutig als Individuum erkennbar sind. Häufig bildet *L. japonicus* lockere bis dichte Bestände oberirdischer Triebe, die jeweils an verschiedenen unterirdischen Ausläufern entspringen können und bei denen es sich zumeist um lose Aggregate von Individuen handelt (s. u.). Ein Teil eines Ausläufersystems ist in Abb. 6 im Wurzelprofil dargestellt. In dieser Abbildung ist der Hauptausläufer durch eine dunkle Schraffur gekennzeichnet. Sein basaler Ursprung ist durch * markiert, auf sein distales Ende weist der Pfeil. Durch anatomische Untersuchungen wurde festgestellt, dass dieser Ausläufer bereits drei Jahre alt ist. Im Vorjahr bildete er zwei oberirdische Triebe, deren vertrocknete Überreste noch vorhanden sind (T in Abb. 6). Im aktuellen Jahr entspringen durch sympodiale Verzweigung aus seitlichen Knospen zahlreiche vegetative Triebe, die sich unterirdisch erneut sympodial verzweigen und weitere vegetative Triebe hervorbringen können. Ein oberirdischer Trieb ist fertil (F in Abb. 6). Einige Triebe weisen anthropogen verursachte Trittschäden auf.

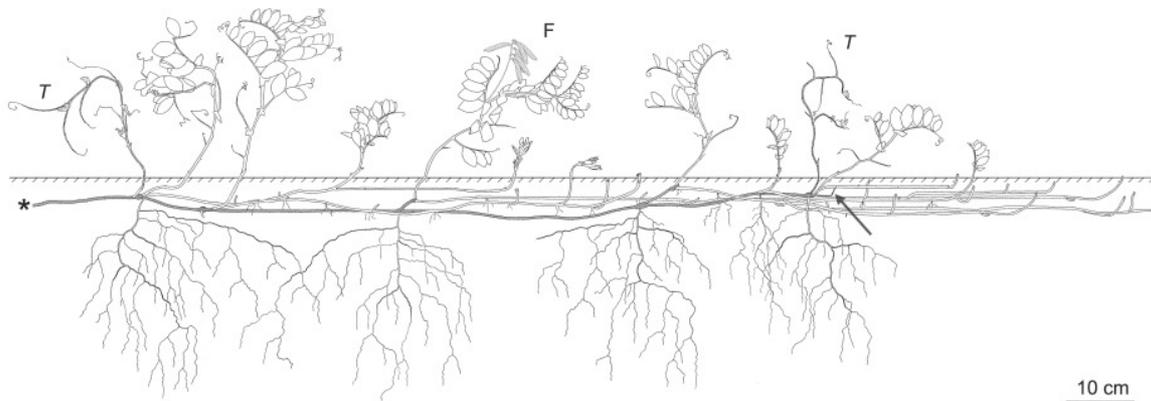


Abb. 6: Teil eines fertilen Ausläufersystems von *Lathyrus japonicus* im Wurzelprofil, Eckernförde, Juli 2006. Der bereits drei Jahre alte Hauptausläufer ist in dunkler Schraffur dargestellt und erstreckt sich zwischen * und dem Pfeil. Aus den Bereichen intensiver Radikation entstehen nach Fragmentation des Hauptausläufers Dividuen. In der Abbildung wurden nicht alle sprossbürtigen Wurzeln wiedergegeben. Einige Triebe weisen anthropogen bedingte Trittschäden auf. *T* = Überreste vertrockneter Triebe aus dem Vorjahr. *F* = fertiler Trieb mit Fruchtstand.

Fertile Triebe entstehen nie am distalen Ende eines im aktuellen Jahr gebildeten Ausläufers, sondern entspringen immer direkt an älteren Ausläufern, ohne zunächst eine größere Strecke plagiotrop zu wachsen. In Abb. 7 ist der oberirdische Teil eines bereits fruchtenden Triebes dargestellt. Die oberirdischen Triebe sind stets unverzweigt. Im Verlauf der Vegetationsperiode sterben die basalen Laubblätter ab, während im distalen Sprossbereich bis zum Herbst ständig neue Blätter angelegt werden. Die Blütenstände der fertilen Triebe entspringen aus den Achseln der Laubblätter des unteren bzw. mittleren Sprossbereichs. Mit Hilfe der Blattranken finden sowohl die vegetativen als auch die fertilen Triebe Halt an der umgebenden Vegetation, wie z. B. den Dünengräsern *Ammophila arenaria* und *Calammophila baltica*, und können so als Spreizklimmer aufrecht wachsen. Fehlen geeignete „Stützpflanzen“ in der Umgebung, liegen die oberirdischen Triebe der Strand-Platterbse häufig dem Boden an, weil das in der Sprossachse vorhandene Festigungsgewebe allein zumeist nicht ausreicht, um einen aufrechten, freitragenden Wuchs zu gewährleisten (s. Kap. 7.2.2).

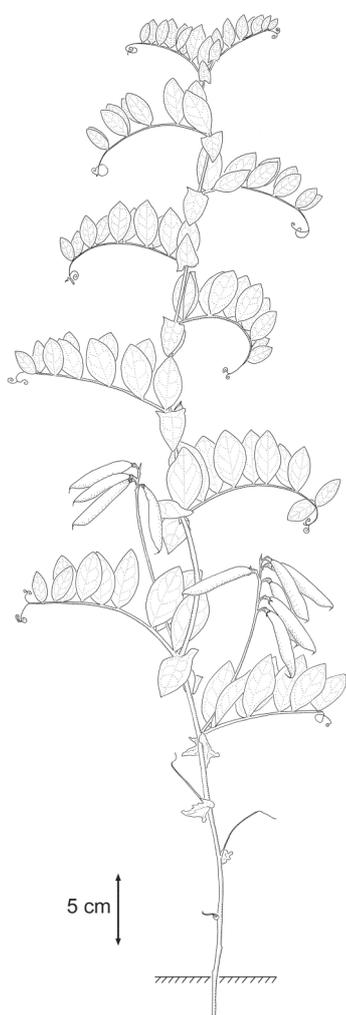


Abb. 7: Oberirdischer Bereich eines fruchtenden Triebes, August 2006. Der aufrechte Wuchs als Spreizklimmer ist nur dann möglich, wenn die Blattranken an umgebender Vegetation Halt finden.

Die unterirdischen Ausläufer können eine Länge von bis zu 1,5 m erreichen. Sie wachsen zunächst plagiotrop, richten sich später am distalen Ende auf, durchstoßen die Erdoberfläche und bilden einen oberirdischen vegetativen Trieb. Durch diese Fähigkeit können zum einen neue Standorte erobert (Guerilla-Strategie; vgl. LOVETT DOUST & LOVETT DOUST 1982), zum anderen Sandverwehungen toleriert werden (ŁUKASIEWICZ 1985). Die Ausläufer sind in regelmäßigen Abständen sprossbürtig bewurzelt. Die Wurzelanlagen entspringen nicht direkt an einem Knoten, sondern leicht unterhalb (Unterknotenwurzler; Abb. 8). Die Position der

Nodien markiert jeweils ein zweizipfliges schuppenförmiges Blatt, in dessen Achsel mehrere Knospen stehen. Ein Teil der Knospen kann noch im gleichen Jahr austreiben und so zur weiteren Verzweigung des Sprosssystems beitragen. Einige achselständige Knospen ruhen jedoch und werden als Innovationsknospen für die nächste Vegetationsperiode zurückgehalten.

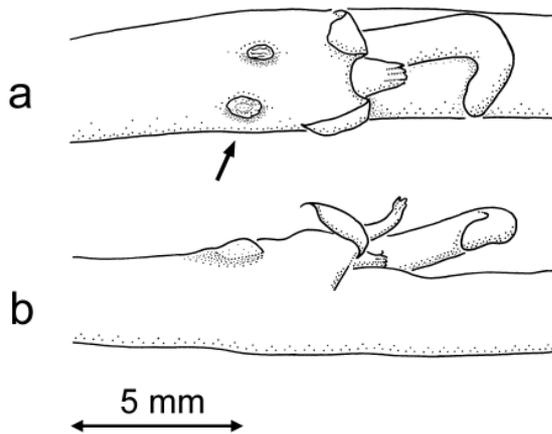


Abb. 8: Unterirdischer Ausläufer von *Lathyrus japonicus*, Juli 2005. a) Aufsicht auf die basale Seite, b) laterale Ansicht. Der Pfeil in a deutet auf eine der sprossbürtigen Wurzelanlagen, die nie direkt am Knoten entspringen, sondern unterhalb (Unterknotenwurzler). Aus der Achsel eines zweizipfligen Tragblattes entspringen mehrere Knospen, die teils noch im aktuellen Jahr austreiben, teils als Innovationsknospen für das nächste Jahr zurückgehalten werden.

Die sprossbürtigen Wurzeln können mehrere Jahre alt werden (vgl. Kap. 7.3), doch nicht aus jeder geht ein stark verzweigtes Wurzelsystem hervor. Intensive Radikation ist vor allem dort zu beobachten, wo auf kleinem Raum mehrere vegetative Triebe entspringen oder wo ein fertiler Trieb gebildet wird. Ältere Ausläufer beginnen schätzungsweise ab dem vierten Lebensjahr abzusterben. Dadurch fragmentiert das Sprosssystem, und aus den durch intensive Wurzelbildung gekennzeichneten Bereichen entstehen schließlich Dividuen.

5 Reproduktionsbiologie und Diasporologie

Die stets zwittrigen Blüten sind protandrisch. Wie bereits von KNUTH (1898) und ASMUSSEN (1993) bemerkt, wird die Narbe erst dann rezeptiv, wenn die Cuticula der Stigmaoberfläche durch blütenbesuchende Insekten (i. d. R. Hummeln) beschädigt worden ist. Zu Beginn der Anthese weist die Fahne eine purpurrote Färbung auf, während die Flügel und das Schiffchen zumeist heller gezeichnet sind. In diesem Stadium ist die Fahne noch über die Flügel gewölbt (Abb. 9a). Nach der Bestäubung ändert sich die Blütenfarbe nach violett, und die Fahne richtet sich auf (Abb. 9b). Schließlich verwelken die Petalen und zeigen während dieses Vorgangs eine hellviolette Färbung. Bereits zu diesem Zeitpunkt verlängert sich der grün gefärbte Fruchtknoten, an dessen Oberfläche sich bereits schwach die Position der entstehenden Samen abzeichnet. Ca. 4 Wochen nach der Bestäubung hat die Hülsenfrucht ihre endgültige Größe erreicht (Abb. 10), ist aber weiterhin noch grün gefärbt. In den nächsten 2 Wochen färbt sich die Hülse braun. Die zunächst noch turgeszenten Fruchtwände trocknen und nehmen eine ledrige Konsistenz an. Nicht aus jeder Blüte geht eine Frucht hervor. Eine Infloreszenz besteht aus 6-11 Blüten, im Durchschnitt aus $8,3 \pm 1,4$ (SD, $n = 130$). Ein Fruchtstand enthält 2-9 Hülsen, im Durchschnitt $4,6 \pm 1,8$ (SD, $n = 130$). Je Karpell sind 6-10 Samenanlagen vorhanden, das arithmetische Mittel beträgt $8,2 \pm 0,8$ (SD, $n = 145$). In einer Hülse werden 0-9 Samen gebildet, durchschnittlich $4,3 \pm 1,7$ (SD, $n = 145$).

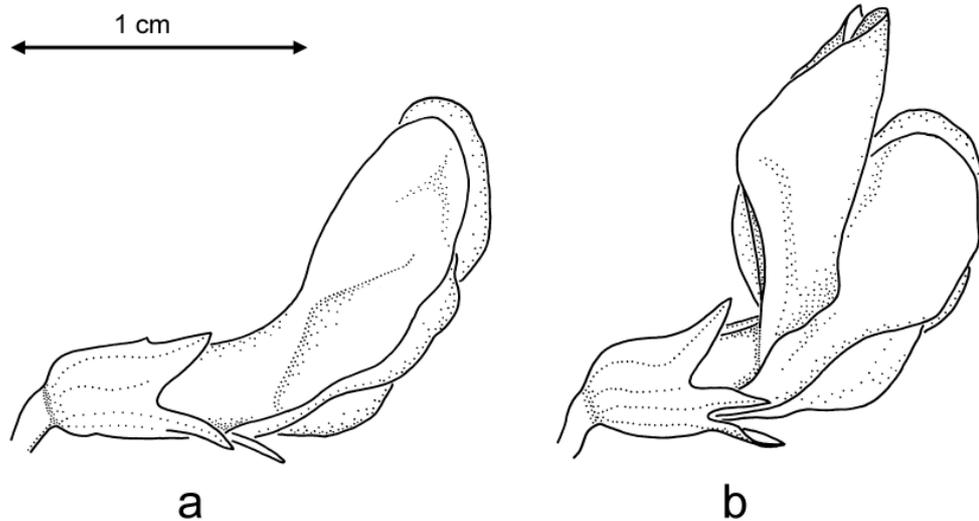


Abb. 9: Blüten von *Lathyrus japonicus* in verschiedenen Stadien, Juni 2006. a) Blüte zu Beginn der Anthese, b) fortgeschrittenes florales Stadium.

Zur Dissemination, die ca. 6-7 Wochen nach der Bestäubung stattfindet (Durchschnitt: $49,7 \pm 5,4$ Tage; SD, $n = 12$), öffnen sich die Hülsen infolge zunehmender Austrocknung der Fruchtwand (Xerochasia). Die beiden Fruchtklappen rollen sich jeweils spiralig auf, dabei werden die Samen (= Diasporen) freigesetzt, an denen sich gelegentlich Überreste des Funiculus bzw. der Plazenta befinden können. Wie bei anderen Arten der Gattung *Lathyrus* (vgl. MÜLLER-SCHNEIDER 1986) fallen die Diasporen als Folge ihres relativ hohen Gewichts, das zwischen 23 und 51 mg schwankt (Durchschnitt: $37,1 \pm 4,2$ mg, SD, $n = 343$) ohne Einwirkung äußerer Kräfte zu Boden (Ballochorie). Im Frühherbst reife Hülsen öffnen sich häufig nicht mehr, weil die in dieser Jahreszeit herrschende hohe Luftfeuchtigkeit ein Austrocknen der Fruchtwände und damit den xerochasischen Öffnungsmechanismus verhindert. In diesen Fällen bleiben die Samen in der Frucht eingeschlossen und werden erst dann frei, wenn die als Ganzes herabgefallene Hülse am Boden zersetzt wird.

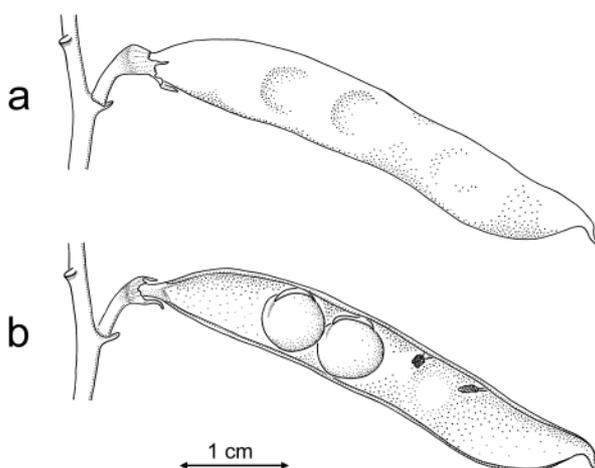


Abb. 10: Früchte von *Lathyrus japonicus*, Juli 2006. a) Aufsicht auf eine Hülse, b) Hülse mit einer entfernten Fruchtklappe mit zwei kugelförmigen Samen und zwei unbefruchteten Samenanlagen.

Die stärke- und eiweißreichen Samen (vgl. Kap. 8) stellen eine attraktive Nahrungsquelle für Tiere dar. Von Ornithochorie, die im Untersuchungsgebiet aber nicht beobachtet wurde, berichten CEDERGREN (1947), BRIGHTMORE & WHITE (1963) und RANDALL (1977). Wenn Vögel die Diasporen im Ganzen verschlucken, können die Samen mit dem Vogelkot wieder ausgeschieden und auf diese Weise ausgebreitet werden. Dagegen dürften Kleinsäuger, die die Samen irreparabel schädigen, kaum einen Beitrag zur Ausbreitung von *L. japonicus* liefern. So wurden bei einem Freiland-Keimversuch im Botanischen Garten Kiel über 90% der ausgebrachten Diasporen im Februar/März 2005 von Mäusen gefressen.

Ein weiterer Ausbreitungsmodus ist Hydrochorie (RIDLEY 1930, HANSEN 1963, FULLER 1987). Die harte Testa ist praktisch wasserundurchlässig (STILES & DELLOW 1924, CHINNASAMY & BAL 2003), und die Samen können mehrere Monate auf der Wasseroberfläche schwimmen. So führt PEARMAN (2002) die Existenz einiger isolierter Vorkommen der Strand-Platterbse im Westen der Britischen Inseln auf aus Nordamerika angespülte Diasporen zurück. Im Laborexperiment mit im Juli 2006 aufgesammelten Diasporen wurde ermittelt, dass die Samen auch nach 14 Wochen noch völlig unversehrt in einer 0,24 M Kochsalzlösung (entspricht 14,0 g NaCl L⁻¹) schwammen.

Die Dormanz der Diasporen von *L. japonicus* wird allein durch die Wasserimpermeabilität der Samenschale bedingt (STILES & DELLOW 1924). Erst nach mechanischer Beschädigung oder Zersetzung der Testa kann der im Samen eingeschlossene Embryo durch Wasseraufnahme quellen und die Keimung erfolgen. Die Keimfähigkeit der Samen kann über mehrere Jahre erhalten bleiben (WALMSLEY & DAVY 1997), sie bilden im Boden während dieser Zeit eine Diasporenbank. Im Keimexperiment mit einer Topfkultur im Freiland entwickelten sich aus 20 im November 2004 ausgebrachten Samen im April 2005 drei Keimlinge. Ein Jahr später (April 2006) gingen aus der gleichen Topfkultur nochmals zwei Keimlinge hervor.

Wie bereits in Kap. 4.3 erwähnt, hat die vegetative Vermehrung durch Ausläufer für das Überdauern der Art an einem Standort eine deutlich höhere Bedeutung als die generative Reproduktion durch Samen. Die Bedeutung der generativen Vermehrung liegt vor allem darin, dass durch die Fernausbreitungsmechanismen der Ornitho- und Hydrochorie gänzlich neue Standorte besiedelt werden können.

6 Jahreszeitliche Rhythmik

Die jahreszeitliche Rhythmik von *L. japonicus* kann am Auftreten von Keimlingen, dem Vorhandensein von Laubblättern an juvenilen und adulten Pflanzen, der Blütezeit sowie der Dissemination beschrieben werden (Abb. 11).

Keimlinge: Keimlinge von *L. japonicus* wurden am natürlichen Standort ab Anfang Mai beobachtet. Die Keimlinge setzten ihr Wachstum, teilweise unter Austreiben der Kotyledonarknospen, bis Mitte September fort und zogen dann ein. Herbstkeimung konnte im Untersuchungsgebiet nicht beobachtet werden, ist für *L. japonicus* aber aus der Literatur bekannt. So berichten BRIGHTMORE & WHITE (1963) von im Herbst aufgelaufenen Keimlingen, die infolge von Sandverwehung der Mutterpflanze aus unvollständig ausgereiften Samen hervorgegangen waren. Tatsächlich fehlt bei Samen mit noch nicht ausgehärteter Testa die Dormanz (CHINNASAMY & BAL 2003). Herbstkeimung könnte theoretisch auch bei Samen auftreten, die der mehrjährigen Diasporenbank entstammen. Es ist

jedoch fraglich, ob in diesem Fall die Kürze der noch verbleibenden Vegetationsperiode ausreicht, um genügend Assimilate für ein Überleben im Winter und ein neues Austreiben im nächsten Jahr zu bilden.

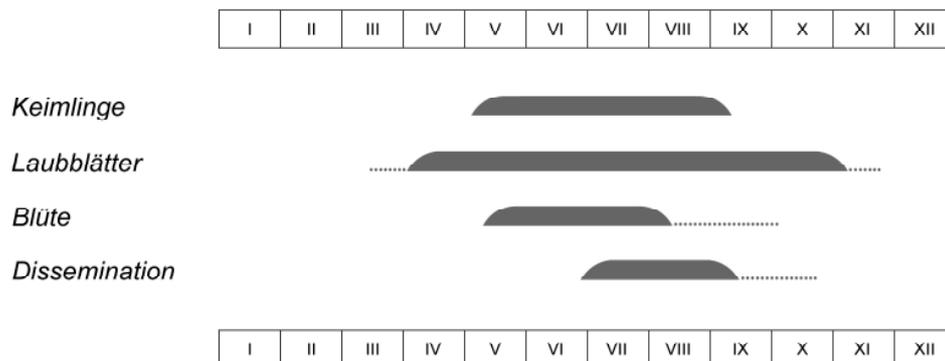


Abb. 11: Jahreszeitliche Rhythmik von *Lathyrus japonicus*.

Laubblätter: An thermisch begünstigten Standorten durchbrechen die Sprossausläufer bereits in der zweiten Märzhälfte die Erdoberfläche, an den übrigen Standorten zumeist erst ab Mitte April. Wenige Tage nachdem die Sprossausläufer oberirdisch sichtbar wurden, entfaltet sich die erste Blattfieder. Von diesem Zeitpunkt an werden bis zum Herbst im distalen Sproßbereich ständig neue Blattanlagen entwickelt, während die basalen Laubblattfiedern im Laufe der Vegetationsperiode verwelken. Vereinzelt wurden noch Anfang November Sprosse mit jungen Fiederblattanlagen beobachtet. Erst durch die Einwirkung andauernder Kälte im Herbst kommt das Wachstum der Sprosse zum Erliegen, und die oberirdisch sichtbaren Teile der Pflanzen sterben schließlich ab.

Blüte: Erste Blüten von *L. japonicus* können bereits in der ersten Hälfte des Monats Mai beobachtet werden. Die Zeit der Vollblüte erstreckt sich von Anfang Juni bis Mitte Juli. Vereinzelt können bis Ende September noch Blüten angetroffen werden. Dies gilt besonders für Pflanzen, die nicht offen exponiert niederliegend wachsen, sondern als Spreizklimmer zwischen mehr oder weniger dichten Beständen von Dünengräsern (s. Kap. 4.3). Diese späten Blüten zeigen aber i. d. R. trotz des Vorhandenseins intakter Reproduktionsorgane keinen Samenansatz.

Dissemination: Die ersten Hülsen, die sich öffnen und Samen entlassen, können gegen Ende Juni angetroffen werden. Die Hauptzeit der Dissemination erstreckt sich bis Ende August bzw. Anfang September. Später reifende Hülsen öffnen sich häufig nur unvollständig oder gar nicht mehr (siehe Kap. 5), so dass die fertilen Samen in der Frucht eingeschlossen bleiben. Nicht selten tritt dieses Phänomen bei den o. g. Trieben auf, die als Spreizklimmer wachsen.

7 Anatomie

7.1 Laubblatt

Der anatomische Bau des Blättchens von *L. japonicus* wurde bereits von anderen Autoren nahezu erschöpfend abgehandelt und soll deshalb hier nur zusammenfassend dargestellt werden. Halbschematische bzw. zelluläre Abbildungen von Blättchenquerschnitten finden sich bei SCHMIDT (1899), HARSHBERGER (1909) und ROTH (1961), den anatomischen Bau eines Petiolus im Querschnitt zeigen METCALFE & CHALK (1957). STREICHER (1902) und

SIMOLA (1968) beschreiben die Blättchenanatomie verbal, zusätzlich dazu legte die letztgenannte Autorin Angaben über Spaltöffnungsdichten vor.

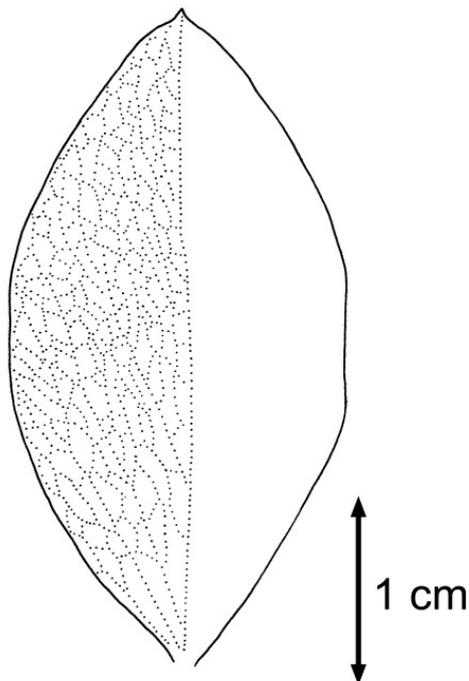


Abb. 12: Fiederblättchen von *Lathyrus japonicus* mit pinnater Blattnervatur.

Nach SIMOLA (1968) kann die Blattnervatur als pinnat bezeichnet werden (vgl. Abb. 12), ein deutlich hervortretender Mittelnerv fehlt. In Abhängigkeit vom Standort ist das stets amphistomatische Blättchen entweder äquifazial oder bifazial gestaltet. SCHMIDT (1899) fand heraus, dass Pflanzen in kochsalzreichem Substrat Blättchen mit beidseitigem Palisadenparenchym hervorbringen, während ein kochsalzarmes bzw. -freies Substrat Blättchen mit oberseitigem Palisadengewebe bedingt. Nach STREICHER (1902) und HARSHBERGER (1909) kann das oberseitige Palisadengewebe zweischichtig ausgebildet sein. Einen äquifazialen Blättchenbau beobachtete auch ROTH (1961)

Im Rahmen der eigenen Untersuchungen an Pflanzen von mehreren Standorten aus dem Ostseegebiet wurden nur bifaziale Blättchen mit einreihigem Palisadengewebe angetroffen. Äquifaziale Blättchen wurden möglicherweise deshalb nicht vorgefunden, weil der Salzgehalt der Ostsee und der Standortsubstrate relativ niedrig ist. Die Leitbündel sind offen kollateral organisiert; zwischen Xylem und Phloem befindet sich Kambiumgewebe, das bis zu drei Lagen mächtig sein kann. Die Stomatadichte ist auf der Blättchenoberseite mit $80,6 \pm 6,2 \text{ mm}^{-2}$ (SD, n = 10) deutlich niedriger als auf der Unterseite mit $109,3 \pm 6,5 \text{ mm}^{-2}$ (SD, n = 10). Diese Werte entsprechen in etwa den Angaben von SIMOLA (1967), die auf der Blattoberseite durchschnittlich 87 Stomata je mm^2 zählte, auf der Blattunterseite dagegen 116 Stomata je mm^2 .

7.2 Sprossachse

7.2.1 Ausläufer

Der anatomische Bau eines einjährigen Ausläufers von *L. japonicus* wird aus Abb. 13 und Abb. 14 ersichtlich. Der Querschnitt eines Ausläufers ist nicht kreisrund, sondern oval bis zweizeilig geflügelt. Die äußerste Zellschicht ist die einschichtige Epidermis, die bei jungen Ausläufern noch vollständig vorhanden ist, bei älteren Ausläufern jedoch fehlt. In diesen Fällen bilden Zellen des Rindenparenchyms den äußeren Abschluss. Im Rindenparenchym befinden sich zahlreiche längsgestreckte Hohlräume (Lakunen), denen vermutlich eine Durchlüftungsfunktion zukommt. An zwei gegenüberliegenden Stellen sind in das Rindenparenchym zwei Leitbündel eingebettet. Diese rindenständigen Gefäßbündel sind nach SOLEREDER (1899) typisch für die Gattung *Lathyrus*. Die innerste Schicht des Rindenparenchyms ist eine Endodermis, unter der sich das Leitbündelsystem befindet. Jedes Leitbündel besitzt eine Sklerenchymkappe, die aus längsgestreckten Fasern besteht und dadurch den Ausläufern Zugfestigkeit verleiht. Unterhalb befinden sich Elemente des Protophloems, an die sich in zentripetaler Richtung das Phloem anschließt. Alle Leitbündel sind offen kollateral organisiert. Zwischen Phloem und Xylem erstreckt ein bis zu vier Zellschichten mächtiges Kambium. Das Xylem grenzt an sklerenchymatisches Gewebe. Das Zentrum eines Ausläufers wird von Markparenchym gebildet, in dessen Mitte sich eine charakteristische Markhöhle befindet. Die Zellen des Markparenchyms fungieren als Stärkespeicher.

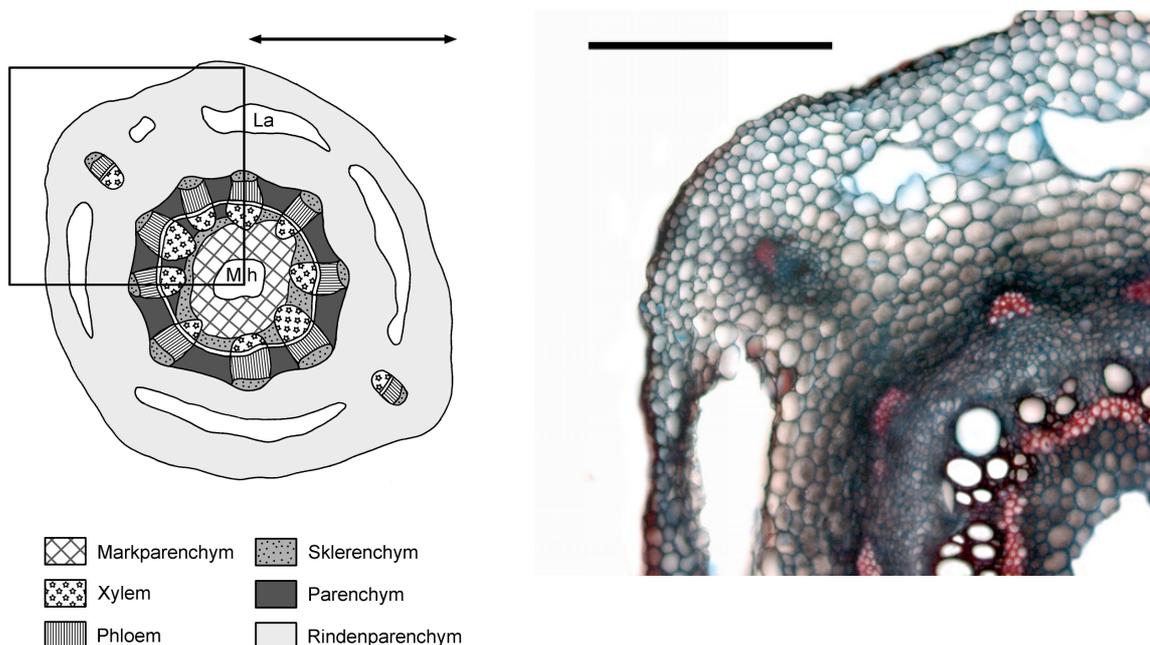


Abb. 13: Querschnitt durch einen einjährigen Ausläufer, halbschematische Darstellung. La = Lakune, Mh = Markhöhle. Der markierte Sektor in Abb. 14 zellulär dargestellt. Maßstab: 1 mm.

Abb. 14: Zelluläre Darstellung des in Abb. 13 markierten Sektors. Maßstab: 0,5 mm.

Die Schichtung des Xylems erlaubt Rückschlüsse auf das Alter eines Ausläufers. Pro Jahr werden in einem Leitbündel bis zu fünf weitlumige Tracheen gebildet. Im Rahmen der anatomischen Untersuchungen wurden Ausläufer mit maximal vier „Jahresringen“ angetroffen. Die Leitbündel sind bei älteren Ausläufern häufig nur schwer als distinkte Einheiten wahrnehmbar, vielmehr scheinen sie miteinander zu verschmelzen. Die

mikroskopische Analyse zeigt aber, dass sich zwischen den einzelnen Leitbündeln extrafaszikuläres Parenchym befindet. Dieses Parenchym schließt teilweise, wie aus Abb. 13 sichtbar wird, in zentripetaler Richtung an das interfaszikuläre Kambium an.

7.2.2 Stengel

In Abb. 15 und Abb. 16 ist ein Querschnitt durch den mittleren Bereich eines Stengels dargestellt. Im Querschnitt wird deutlich erkennbar, dass der Stengel zweizeilig geflügelt ist. Das äußere Abschlussgewebe ist eine einschichtige Epidermis, die eingesenkte Stomata enthält (s. Pfeil in Abb. 16). Unterhalb der Epidermis befindet sich Rindenparenchym, in das im Bereich der Stengelflügel, wie auch bei den Ausläufern (s. Kap. 7.2.1), zwei rindenständige Gefäßbündel eingebettet sind. Im Unterschied zu den Ausläufern schließt das Rindenparenchym in zentripetaler Richtung nicht mit einer Endodermis ab. Der Bau der Stengelleitbündel, die ebenfalls von einer Sklerenchymkappe bedeckt werden, entspricht weitgehend dem Leitbündelbau in den Ausläufern. Da die oberirdischen Triebe aber am Ende jeder Vegetationsperiode absterben, sind Phloem und Xylem entsprechend geringmächtig entwickelt. Zwischen den Leitbündeln erstreckt sich interfaszikuläres Kambium, an das sich in zentripetaler Richtung sklerenchymatisches Gewebe anschließt. Das Zentrum des Stengels wird von Markparenchym gebildet, eine Markhöhle fehlt.

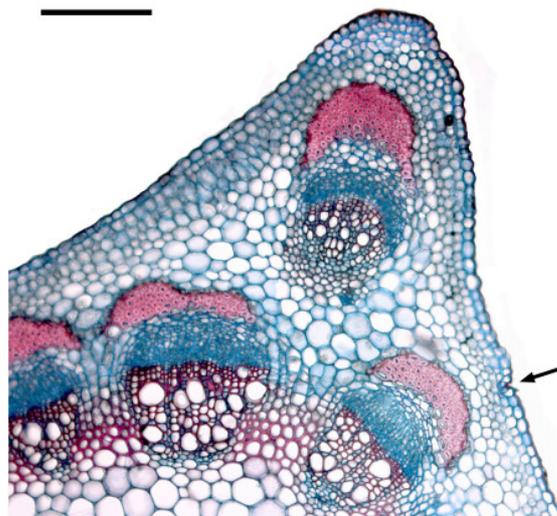
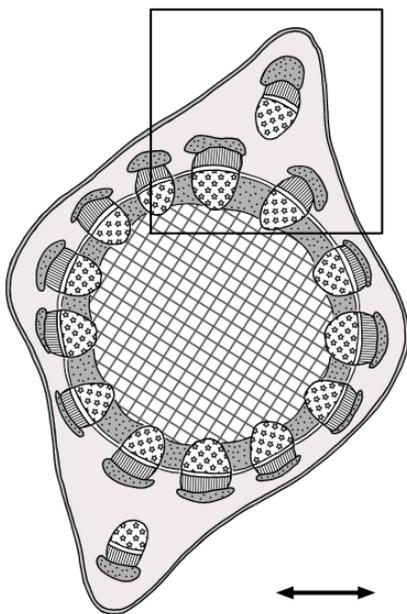


Abb. 15: Querschnitt durch den mittleren Stengelbereich eines oberirdischen Triebes, halbschematische Darstellung. Für verwendete Signaturen siehe Abb. 13. Der markierte Sektor ist in Abb. 16 zellulär dargestellt. Maßstab: 1 mm.

Abb. 16: Zelluläre Darstellung des in Abb. 15 markierten Sektors. Der Pfeil deutet auf eine in die Epidermis eingesenkte Spaltöffnung. Maßstab: 0,5 mm.

In Abb. 16 ist deutlich erkennbar, dass nur die Zellen der Sklerenchymkappen mit relativ dicken Wänden ausgestattet sind, während das an das Markgewebe grenzende Sklerenchym durch relativ dünne Zellwände gekennzeichnet ist. In seiner Gesamtheit reicht das im Stengel enthaltene Festigungsgewebe deshalb für einen freitragenden Wuchs der oberirdischen Triebe häufig nicht aus.

7.3 Wurzel

Die Wurzel von *L. japonicus* zeigt den typischen Bau einer pentarchen Dikotylenwurzel und soll deshalb nur kurz beschrieben werden. Die primäre Wurzelrinde schließt in zentripetaler Richtung mit einer Endodermis ab. Der Zentralzylinder setzt sich aus fünf offen kollateralen Leitbündeln zusammen, zwischen denen sich Markstrahlen erstrecken. Im Zentrum der Wurzel befinden sich verstreut einige Sklerenchymfasern. Als anatomische Besonderheit seien die längsgestreckten Wurzelknöllchen erwähnt, die sich an den Seitenwurzeln erster und zweiter Ordnung befinden. Innerhalb der Wurzelknöllchen befinden sich Oleosomen (BARIMAH-ASARE & BAL 1994), denen eine wichtige Bedeutung für das Überleben von *L. japonicus* während frostiger Wintermonate zukommt (GURUSAMY & al. 2000). Abbildungen zur Wurzelanatomie finden sich bei den genannten Autoren sowie bei BAL & KHETMALAS (1996). Nach unseren Beobachtungen können die sprossbürtigen Wurzeln von *L. japonicus* ein Mindestalter von vier Jahren erreichen.

8 Ethnobotanik

Die Strand-Platterbse wurde bereits in der Antike als Nahrungsmittel genutzt. Nach MAURIZIO (1927) sammelten römische Legionäre bei der Eroberung Westeuropas die Samen von *L. japonicus*, während den im Bereich der Meeresküste siedelnden Germanen der Nutzwert dieser Art schon länger bekannt war. In England dienten im 16. Jahrhundert Samen der Strand-Platterbse während einer Notzeit als Nahrungsmittel (HEGI 1923). Eine derartige Nutzung von *L. japonicus* ist durchaus nachvollziehbar. Im Selbstversuch wurde ermittelt, dass unreife Samen mit noch nicht verfestigter Testa in Geschmack und Konsistenz im entsprechenden Entwicklungsstadium befindlichen Samen von *Pisum sativum* ähneln. Über eine planmäßige Kultivierung der Art als Nahrungsmittelpflanze in historischer Zeit ist jedoch nichts bekannt.

CHAVAN & al. (1999) analysierten die Inhaltsstoffe der Samen von *L. japonicus*. Sie bestehen danach hauptsächlich aus Proteinen und Stärke, enthalten aber auch Vitamine und relativ große Mengen an Kalium, Calcium, Natrium und Phosphor in Ionenform. Durch den hohen Nährstoffgehalt der Samen wird *L. japonicus* als eine potenzielle Nutzpflanze gewertet, die auf Grund der Fähigkeit zur Symbiose mit stickstofffixierenden Bakterien besonders zur Kultivierung auf armen Böden geeignet ist (MARTIN & al. 1999). Die Bedeutung der Strand-Platterbse als potenzielle Nutzpflanze der temperaten bzw. borealen Florenzone erhöht sich zusätzlich durch die Fähigkeit zur Einlagerung von Oleosomen in den unterirdischen Ausläufern der Art, was von GURUSAMY & al. (2000) als Strategie interpretiert wird, niedrige Wintertemperaturen zu überdauern.

Gemeinsam mit anderen Arten wurde *L. japonicus* in der Vergangenheit in Nordamerika zur Sicherung von Dünen eingesetzt (HAFENRICHTER 1958). Da die Strand-Platterbse jedoch kein ausgeprägtes Feinwurzelsystem ausbildet, dürfte der Nutzwert von *L. japonicus* zur Fixierung von Sand nur sehr gering sein. Bereits CHRISTIANSEN (1938) wies darauf hin, dass die Art als Bodenfestiger im Küstengebiet nur wenig geeignet ist.

9 Naturschutz

Die Gefährdungssituation von *L. japonicus* im deutschen Küstenraum wird bundeslandbezogen unterschiedlich eingeschätzt. Die wenigen Vorkommen in Niedersachsen sind konstant und keiner feststellbaren Bedrohung ausgesetzt (Rote Liste Kategorie R, GARVE 2004). In Schleswig-Holstein wird die Strand-Platterbse zwar als gefährdet betrachtet (Rote Liste Kategorie 3), MIERWALD & ROHMAN (2006) weisen jedoch darauf hin, dass sich die Bestände in diesem Gebiet nach starken Rückgängen in der Vergangenheit mittlerweile stabilisiert haben. In Mecklenburg-Vorpommern wird *L. japonicus* als rückläufig eingeschätzt, aber als aktuell noch nicht gefährdet. Für dieses Bundesland stuften VOIGTLÄNDER & HENKER (2005) *L. japonicus* in die Vorwarnliste ein.

Zu den wichtigsten Gefährdungsfaktoren für die Art gehören in Deutschland Tourismus und Küstenschutz. Ähnlich wie bei anderen gefährdeten Arten der Küstenflora (vgl. BURMESTER 2006) befinden sich vitale Populationen der Strand-Platterbse vor allem in solchen Strandabschnitten, aus denen der Mensch konsequent ausgegrenzt wird, wie z. B. in Naturschutzgebieten, aber auch auf Truppenübungsplätzen der Bundeswehr. Vitale Populationen befinden sich auch dort, wo die steinige Beschaffenheit von Stränden nur extensiven bzw. gar keinen Badetourismus aufkommen lässt. In touristisch intensiv genutzten Küstenbereichen fehlt die Art häufig oder wurde in ihren Beständen zumindest stark dezimiert. Bedeutsam sind in diesem Zusammenhang vor allem Trittschäden im oberirdischen Bereich der Sprossachse. Da die Stengel nur wenig Festigungsgewebe enthalten (s. Kap. 7.2.2), knicken sie leicht und sterben oberhalb der Knickstellen ab. Derartige Trittschäden, die für *L. japonicus* bereits aus der Literatur bekannt sind (MCDONNELL 1981, OLŠAUSKAS & OLŠAUSKAITĖ-URBONIENĖ 2001), wurden im Untersuchungsgebiet vor allem dort beobachtet, wo Bestände der Strand-Platterbse von stark frequentierten Trampelpfaden durchschnitten werden. Durch unterirdische Ausläufer können in der nächsten Vegetationsperiode die verlorengegangenen Flächen auf den Trampelpfaden zwar wiederbesiedelt werden, durch erneuten Tritt sterben die Sprosse jedoch wiederum ab. Auf diese Weise wird der Bestand allmählich geschwächt, was auf lokaler Ebene bis zur Extinktion führen kann (vgl. PEARMAN 2002).

Eine weitere Gefährdung ist durch den Küstenschutz gegeben. Maßnahmen wie die Errichtung von Buhnen, die Aufschüttung von Steinwällen und Dämmen greifen in die natürliche Dynamik an Ausgleichsküsten ein und zielen darauf ab, die Erosion im Küstenbereich zu unterbinden. Damit wird aber gleichzeitig die Anlandung an anderer Stelle, z. B. Nehrungshaken, verhindert. Gerade die durch Anlandung neu entstehenden bzw. wachsenden Primärstandorte sind jedoch favorisierte Habitate der Strand-Platterbse. So wichtig Küstenschutzmaßnahmen für die in Meeresnähe siedelnde Bevölkerung sind, für die *L. japonicus* stellen sie, ähnlich wie für andere gefährdete Arten der Küstenflora (vgl. BURMESTER 2006), ein mittel- und langfristiges Gefahrenpotential dar.

Schließlich geht auch vom anthropogen bedingten Klimawandel eine Gefährdung für die Bestände von *L. japonicus* aus (METZING 2005), durch den die Art aus dem deutschen Küstenraum verdrängt werden könnte. In diesem Fall wären es nach METZING (2005) vor allem die im Vergleich zur gegenwärtigen Situation deutlich höheren Sommertemperaturen, die einen Rückgang der Art wahrscheinlich machen.

10 Danksagung

Wir danken Herrn Dr. F. Jansen (Greifswald), Frau Dr. S. Lütt (Flintbek) und Herrn Dr. D. Metzing (Oldenburg) für die Übermittlung von Verbreitungsdaten der Strand-Platterbse in Mecklenburg-Vorpommern bzw. Schleswig-Holstein. An dieser Stelle sei darüberhinaus nochmals den bereits in BURMESTER (2006) genannten Personen gedankt, die uns Hinweise zur Verbreitung von *L. japonicus* in Schleswig-Holstein gaben. Für kritische Anmerkungen zum Manuskript danken wird Dr. D. Metzing.

11 Literatur

- AG GEOBOTANIK MECKLENBURG-VORPOMMERN (2005): <http://geobot.botanik.uni-greifswald.de/sammlungen/index.htm> [Dezember 2005].
- ASMUSSEN, C. B. (1993): Pollination biology of Sea Pea, *Lathyrus japonicus*: floral characters and activity and flight patterns of bumblebees. – *Flora* **188**: 227-237.
- BÄSSLER, M. (1973): Revision der eurasiatischen Arten von *Lathyrus* L. Sect. *Orobus* (L.) GREN. et GODR. – *Feddes Repertorium* **84**: 329-447.
- BARIMAH-ASARE, J. & A. K. BAL (1994): Symbiotic nitrogen-fixing root nodules of *Lathyrus maritimus* (L.) Bigel (beach pea) from Newfoundland shore lines with special reference to oleosomes (lipid bodies). – *Plant, Cell and Environment* **17**: 115-119.
- BAL, A. K. & M. B. KHETMALAS (1996): Pre- and postwinter changes in the root nodules of *Lathyrus maritimus* (L.) Bigel., which special reference to storage organelles. – *International Journal of Plant Sciences* **157**: 432-439.
- BALL, P. W. (1968): *Lathyrus japonicus* WILLD. subsp. *maritimus* (L.) P. W. BALL, comb. nov. – In: HEYWOOD, V. H. (Hrsg.): *Notulae Systematicae ad Floram Europaeam spectantes*. – *Feddes Repertorium* **79**: 45-46.
- BRIGHTMORE, D. & P. H. F. WHITE (1963): *Lathyrus japonicus* WILLD. – *Journal of Ecology* **51**: 795-801.
- BURMESTER, A. (2006): Zur Bestandssituation von *Eryngium maritimum* L. an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins. – *Floristische Rundbriefe* **40**: 63-75.
- CEDERGREN, K. (1947): *Lathyrus maritimus* (L.) BIGELOW i Skandinavien. – *Svensk Botanisk Tidskrift* **41**: 151-158.
- CHAVAN, U. D., F. SHAHIDI, A. K. BAL & D. B. MCKENZIE (1999): Nutrient composition of beach pea (*Lathyrus maritimus* L.) seeds and pod shells at various stages of maturity. – *Journal of Food Biochemistry* **23**: 323-340.
- CHINNASAMY, G. & A. K. BAL (2003): The pattern of seed development and maturation in beach pea (*Lathyrus maritimus*). – *Canadian Journal of Botany* **81**: 531-540.
- CHRISTIANSEN, W. (1938): *Lathyrus maritimus* (L.) BIGELOW. Strand-Platterbse. – In: W. WANGERIN & C. SCHRÖTER (Hrsg.): *Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas* **3**(2): 367-370. Ulmer, Stuttgart.
- ETZOLD, H. (1983): Eine kontrastreiche, simultane Mehrfachfärbung für pflanzenanatomische Präparate. – *Mikrokosmos* **72**: 213.
- FERNALD, M. L. (1932). *Lathyrus japonicus* versus *L. maritimus*. – *Rhodora* **34**: 177-187.
- FULLER, R. M. (1987): Vegetation establishment on shingle beaches. – *Journal of Ecology* **75**: 1077-1089.

- GARVE, E. (2004): Rote Liste und Florenliste der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen – 5. Fassung, Stand 1.3.2004. – Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen **24**: 1-76.
- GARVE, E. (2007): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen **43**: 1-507.
- GLUCH, W. (1971): Wuchsformstudien an zentraleuropäischen Fabaceen. IV. Die Stauden der Gattungen *Lathyrus* L. und *Vicia* L. – Feddes Repertorium **81**: 539-575.
- GURUSAMY, C., DAVIS, P. J. & A. K. BAL (2000): Seasonal changes in perennial nodules of Beach Pea (*Lathyrus maritimus* [L.] BIGEL.) with special reference to oleosomes. - International Journal of Plant Sciences **161**: 631-638.
- HAFENRICHTER, A. L. (1958): New grasses and legumes for soil and water conservation. – Advances in Agronomy **10**: 349-406.
- HANSEN, A. (1963): En plante, der breder sig (Strand-ært, *Lathyrus maritimus*). – Botanisk Tidsskrift **58**: 297-299.
- HARSHBERGER, J. W. (1909): The comparative leaf structure of the strand plants of New Jersey. – Proceedings of the American Philosophical Society (Philadelphia) **48**: 72-89.
- HASSELDIEK, A. (1994): Morphologische und vegetationskundliche Untersuchungen eines Dünengebietes auf der Insel Amrum. – Hamburger Vegetationsgeographische Mitteilungen **7**: 1-67.
- HEGI, G. (1923): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. 4/3. – Hanser, München. 635 S.
- HELLWIG, U. & H. KUHBIER (2000): Flora der Farn- und Blütenpflanzen von Scharhörn und Nigehörn. – Seevögel **21**: 19-25.
- HULTÉN, E. & M. FRIES (1986): Atlas of North European Vascular Plants. Vol. 2. – Koeltz, Königstein. 470 S.
- JÄGER, E. J. (1968): Die pflanzengeographische Ozeanitätsgliederung der Holarktis und die Ozeanitätsbindung der Pflanzenareale. – Feddes Repertorium **79**: 157-335.
- JÄGER, E. J. & K. WERNER (2005): Exkursionsflora von Deutschland. Bd. 4. Gefäßpflanzen: Kritischer Band. 10. Aufl. – Spektrum, München. 980 S.
- IRMISCH, T. (1859): Ueber *Lathyrus tuberosus* und einige andere Papilionaceen. – Botanische Zeitung (Berlin) **17**: 57-63, 65-72, 77-84.
- KNUTH, P. (1898): Handbuch der Blütenbiologie. Bd. 2. – Engelmann, Leipzig.
- KUSSEROW, F. (2006): *Lathyrus japonicus* WILLD. in Schleswig-Holstein: Ein Beitrag zur Verbreitung und zu Standortbedingungen einer gefährdeten Küstenpflanze. – Kieler Notizen **34**: 17-30.
- LOVETT DOUST, L. & J. LOVETT DOUST (1982): The battle strategies of plants. – New Scientist **95**: 81-84.
- ŁUKASIEWICZ, A. (1985): Die Eigenschaftsvalorisation bei Bestimmung der Lebensformen der Pflanzen am Beispiel psammophiler Gattungen. – Feddes Repertorium **96**: 145-156.
- MARTIN, A. D., D. B. MCKENZIE & A. K. BAL (1999): Beach pea (*Lathyrus maritimus* [L.] BIGEL.) as an alternative forage crop for marginal soils in Atlantic Canada. – Canadian Journal of Plant Science **79**: 121.
- MAURIZIO, A. (1927): Die Geschichte unserer Pflanzennahrung von den Urzeiten bis zur Gegenwart. – Parey, Berlin. 480 S.
- MCDONNELL, M. J. (1981): Trampling effects on coastal dune vegetation in the Parker River National Wildlife Refuge, Massachusetts, USA. – Biological Conservation **21**: 289-301.

- METCALFE, C. R. & L. CHALK (1957): Anatomy of the Dicotyledons. Vol. 1. – Claredon Press, Oxford. 724 S.
- METZING, D. (2005): Küstenflora und Klimawandel – der Einfluss der globalen Erwärmung auf die Gefäßpflanzenflora des deutschen Küstengebiets von Nord- und Ostsee. – Dissertation an der Carl von Ossietzky Universität Oldenburg. – Oldenburg, 419 S.
- MEUSEL, H., E. J. JÄGER & E. WEINERT (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Karten. – Fischer, Jena. 258 S.
- MIERWALD, U. & K. ROHMAN (2006): Die Farn- und Blütenpflanzen Schleswig-Holsteins. Rote Liste. Band 1. – Pirwitz Druck, Kiel. 122 S.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1986): Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. – Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel **85**: 5-263.
- OLŠAUSKAS, A. M. & R. OLŠAUSKAITĖ-URBONIENĖ (2001): Anthropogenic influence on population of *Lathyrus maritimus* (L.) BIGELOW on the Lithuanian protective coastal dune. – *Biologija* **2**: 96-98.
- PEARMAN, D. A. (2002): *Lathyrus japonicus*. – In: PRESTON, C. D., D. A. PEARMAN & T. D. DINES (Hrsg.): New Atlas of the British & Irish Flora: 385. University Press, Oxford. 910 S.
- PREUSS, H. (1911): Die Vegetationsverhältnisse der deutschen Ostseeküste. – Kafemann, Danzig. 213 S.
- RAABE, E. W. (1987): Atlas der Flora Schleswig-Holsteins und Hamburgs. – Wachholtz, Neumünster. 654 S.
- RANDALL, R. E. (1977): The past and present status and distribution of Sea Pea, *Lathyrus japonicus* WILLD., in the British Isles. – *Watsonia* **11**: 247-251.
- RIDLEY, H. N. (1930): The dispersal of plants throughout the world. – Reeve, Ashford. 744 S.
- ROTH, J. (1961): Histogenese der äquifazialen Blätter einiger Strand- und Dünenpflanzen. – *Flora* **150**: 95-116.
- SCHMIDT, J. (1899): Om ydre Faktorerens Indflydelse paa Løvbladets anatomiske Bygning hos en af vore Strandplanter. – *Botanisk Tidsskrift* **22**: 145-165.
- SIMOLA, L. K. (1968): Comparative studies on number of leaflets, venation and epidermal structure in the genus *Lathyrus*. – *Canadian Journal of Botany* **46**: 71-84.
- SOLEREDER, H. (1899): Systematische Anatomie der Dicotyledonen. – Enke, Stuttgart. 984 S.
- STILES, W. & M. E. DELLOW (1924): A note on the dormancy of seeds of *Lathyrus maritimus*. – *Annals of Botany* **38**: 209-212.
- STREICHER, O. (1902): Beiträge zur vergleichenden Anatomie der *Vicieen*. – Beihefte zum Botanischen Centralblatt **12**: 483-538.
- TÜRK, W. (1994): Flora und Vegetation der Insel Amrum – Bestand, Wandel und Gefährdung – Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein **64**: 17-89.
- VITKUS, A. A. (1984): Rost i morfoložičeskie osobennosti kornej i korneviš *Lathyrus maritimus* (Fabaceae). – *Botaničeskij Žurnal* **69**: 648-653.
- VOIGTLÄNDER, U. & H. HENKER, H. (2005): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen Mecklenburg-Vorpommerns. 5. Fassung. – Turo Print, Schwerin. 59 S.

- WALMSLEY, C. A. & A. J. DAVY (1997): Germination characteristics of shingle beach species, effects of seed ageing and their implications for vegetation restoration. – *Journal of Applied Ecology* **34**: 131-142.
- ZAJĄC, A. & M. ZAJĄC (2001): *Distribution Atlas of Vascular Plants in Poland*. – Jagiellonian University, Cracow. 714 S.

Anschrift der Verfasser:

Dipl.-Biol. Anja Burmester
Am Kardohr 3
D-23669 Timmendorfer Strand

Dr. Nick Herrmann
Janusallee 12
23714 Bad Malente

6. Zusammenfassung

Das Dänische Löffelkraut (*Cochlearia danica*) ist eine winterannuelle Pflanzenart, deren Lebenszyklus weniger als 12 Monate dauert. Die Samen keimen sowohl am natürlichen Standort in Küstensalzwiesen als auch an anthropogen geschaffenen Salzstellen im Binnenland (Autobahn­ränder) schon im Spätsommer. Die juvenilen Pflanzen überdauern den Winter mit einer charakteristischen Blattrosette und sind nicht kälteempfindlich. Im April wird mit der Ausbildung eines Blütenstandes das Adultstadium erreicht, die Zeit der Vollblüte liegt im Monat Mai. Die Infloreszenz des Dänischen Löffelkrauts besteht aus einer Hauptfloreszenz sowie Cofloreszenzen, die aus der Achsel von Tragblättern entspringen. Bei Pflanzen, die an Standorten mit ungünstigen Wachstumsbedingungen vorkommen, kann die Ausbildung der Cofloreszenzen unterdrückt werden, wodurch Kümmerformen entstehen. Die Blüten werden durch Autogamie bestäubt. In einem Fruchtknoten können sich bis zu zehn Samenanlagen befinden. Die Schötchenfrucht öffnet sich ca. 40 Tage nach der Bestäubung und lässt die Samen (=Diasporen) frei. Die amphistomatischen Laubblätter sind dorsiventral strukturiert und haben ein mehrschichtiges Palisadenparenchym. Die Leitbündel der Sprossachse sind offen kollateral organisiert und werden von sklerenchymatischem Gewebe flankiert. Das Abschlussgewebe der Wurzel ist ein mächtiges Periderm, das Rindenparenchym besteht aus zwei Lagen. Das sekundäre Xylem kann aus mehreren Schichten aufgebaut sein, die Jahresringe vortäuschen.

Die Stranddistel (*Eryngium maritimum*) ist eine polykarpische Pflanzenart, die sich über viele Jahre generativ vermehren kann. Das Juvenilstadium dauert mindestens drei Vegetationsperioden. Das Grundorgan ist eine Rübe, die sich aus der Primärwurzel entwickelt. Die Sprossachse ist im Regelfall stark gestaucht; als Anpassung an die starke Substratdynamik im Bereich von Primärdünen können sich die Internodien aber verlängern, um die Erneuerungsknospen nach Übersandung wieder in den Bereich der Erdoberfläche zu bringen. Auf diese Weise entsteht eine rhizomartige Struktur, die aber nicht als Rhizom im eigentlichen Sinn bezeichnet werden sollte. Die Stranddistel vermehrt sich ausschließlich generativ, Berichte über eine vegetative Vermehrung durch Ausläufer konnten nicht bestätigt werden. Die Infloreszenz setzt sich aus einer Enddolde und Bereicherungstrieben (Parakladien) zusammen, die in köpfchenförmigen Dolden enden und sich bis zur dritten Ordnung verzweigen können. Durch Internodienstauchung zwischen den Bereicherungstrieben entstehen Wirtel, die sich im Regelfall aus drei Parakladien zusammensetzen. Mit großer Regelmäßigkeit ist das Achselprodukt des mittleren Tragblatts am kräftigsten entwickelt. Fertile Diasporen entwickeln sich, außer in der Enddolde, nur in den Parakladien erster und zweiter Ordnung. Die protandrischen Blüten werden durch Insekten bestäubt, nach dem Öffnen der Staubbeutel vergehen bis zur Dissemination ca. 80 Tage. Die Diasporen sind die Teilfrüchte, die im Boden eine mehrjährige Samenbank bilden. Das amphistomatische Laubblatt zeigt mit einer dicken Cuticula, der Entwicklung einer Hypodermis und einem mehrschichtigem Palisadenparenchym sowie reicher Sklerenchymbildung einen deutlichen xeromorphen Bau. Die wichtigsten Gefährdungsursachen, die vor allem in der Vergangenheit an der Ostseeküste Schleswig-

Holsteins zum Rückgang der Art geführt haben, sind Massentourismus und Standortnutzungswandel.

Auch die Strand-Platterbse (*Lathyrus japonicus*) ist eine polykarpische Art, ihr Juvenilstadium dauert mindestens drei Vegetationsperioden. An die starken Übersandungen am hauptsächlich besiedelten Standortstyp, den jungen Primärdünen, ist die Strand-Platterbse durch die Ausbildung von Sprossausläufern angepasst. Diese Sprossausläufer, die eine Länge von bis zu 1,5 Metern erreichen, werden frühestens in der zweiten Vegetationsperiode entwickelt. Die Ausläufer können ca. 4-5 Jahre alt werden und fragmentieren dann, wodurch Dividuen entstehen. Diese Art der vegetativen Vermehrung hat eine höhere Bedeutung als die generative Reproduktion durch Samen. Die protandrischen Blüten werden überwiegend von Hummeln bestäubt. Aus dem Fruchtknoten entwickelt sich eine Hülsenfrucht, die ca. 50 Tage nach der Bestäubung die Diasporen entlässt. Die Samen haben eine harte Schale und zeigen eine lange Dormanz, die allein durch die Wasserundurchlässigkeit der Testa verursacht wird. Die Samen können längere Zeit auf der Meeresoberfläche schwimmen. Die Bedeutung der generativen Reproduktion liegt vor allem in der Neubesiedlung von Standorten. Die amphistomatischen Laubblätter sind bifazial strukturiert. Die Ausläufer weisen im Inneren große Lakunen auf sowie rindenständige Gefäßbündel. Zahlreiche Sklerenchyme geben dem Ausläufer Zugfestigkeit. Der oberirdische Stengel enthält nicht genügend Stützgewebe, um einen freitragenden Wuchs zu ermöglichen, deshalb wachsen die Triebe der Strand-Platterbse oft als Spreizklimmer.

7. Summary

Danish Scurvy Grass (*Cochlearia danica*) is a winter annual plant species. Its life cycle lasts less than 12 month. Seed germinate in natural habits in salt marshes and in secondary salt influenced sites (motor highways) in late summer. Juvenile plants overwinter with a characteristic rosette, that is not sensitive against frost. Adulte stage is reached in April, when an inflorescence is formed. The main flowering period is in May. The inflorescence is composed of a main florescence accompanied by coflorescences. Plants growing in unfavourable habits mostly do not develop coflorescences. The flowers are characterized by autogamy. Each ovary contains up to ten ovules. The fruit is a silicule, that opens nearly 40 days after pollination. The diaspores are the seeds. Amphistomatic leaves consist of two layers of palisade parenchyma. The vascular bundles of stem are open collateral organized, they are accompanied by sclerenchymatic tissue. Cortical tissue of root consists of two layers. Secondary xylem is composed of several layers, simulating boundary of year's growth.

Sea Holly (*Eryngium maritimum*) is a polycarpic plant species. It can reproduce over a number of years by generative reproduction. The juvenile stage lasts three vegetational periods at least. The basic morphological organ is a turnip, developing from primary root. The stem is mostly stunted, when overblown with sand internodes elongate in order to promote renewing buds in the near of soil surface again. In this way a rhizome-like structure is formed, but structure should not be called rhizome. Vegetative reproduction by stolons was not observed. The inflorescence is composed of a terminal umbel and paraclades, branched to third degree. Because of stunted internodes whorls are formed, that are composed of three paraclades. In most cases the axillary shoot of the middle bract is developed for the best. Beside in the terminal umbel fertile diaspores are formed only in the paraclades of first and second degree. Protandrous flowers are pollinated by insects, time span between opening of anthers and dissemination is nearly 80 days. The diaspores are the mericarps, that form a persistent seed bank in soil. Amphistomatic leaves are characterized by a thick cuticle, hypodermis, several layers of palisade parenchyma and a lot of sclerenchyma. The main reasons of threat are tourism and land use change at sites. Viable populations are the be found only in areas, where people are excluded, for instance in nature reserves and training areas of army.

Sea Pea (*Lathyrus japonicus*) is a polycarpic species. Its juvenile stage last three vegetational periods at least. Most habits of Sea Pea are to be found in primary dunes, where sand is drifting. Species is adapted to drifting of sand by the formation of stolons. These stolons reach a length up to 1,5 metres and are developed not before the second vegetational period. Stolons reach an age up to 4-5 years. After this time they wither and cause in this way the fragmentation of stem system. Vegetative propagation by stolons is far more important than generative reproduction by seeds. Protandrous flowers are pollinated by bumble bees. From each ovary a legume is formed, that opens nearly 50 days after pollination. Seeds are characterized by a long dormancy, only caused by water impermeability of the testa. Seeds

are able to swim for a long time on the surface of the sea. The meaning of generative reproduction is the colonization of new sites. The amphistomatic leaves are bifacial. Stolons are characterized by large lacunas and cortical vascular bundles. Sclerenchyma in the stolons ensure tensile strength. The aerial parts of plant do not contain sufficient supporting tissue, that's why *L. japonicus* mostly grows as climbing plant.

8. Danksagung

Mit der Fertigstellung und Abgabe einer wissenschaftlichen Arbeit ist ein prägender Lebensabschnitt abgeschlossen. Meine Doktorandenzeit an der CAU Kiel haben besonders folgende liebe Menschen mitbegleitet:

Brigitte Schemmerling: Brigitte, Du warst mit Deiner warmherzigen Art der Mittelpunkt unserer Abteilung. Deine PC-Kenntnisse und anderen technischen Fertigkeiten waren bei der Anfertigung der wissenschaftlichen Hausarbeiten der Staatsexamenskandidatinnen unbezahlbar. Niemals vergessen werde ich die vielen schönen Stunden auf „unserem“ Bottsand.

Dr. Nick Herrmann: Nick, Du warst in den vergangenen sechs Jahren sowohl privat als auch beruflich meine wichtigste Bezugsperson. Ohne Dich hätte ich weder die Kraft noch das morphologische Basiswissen für diese Arbeit gehabt. Ich hoffe für Dich und für das Fortbestehen der Pflanzenmorphologie, das Du irgendwann in diesem Forschungszweig Bestätigung bekommst.

Dr. Henning Behmann: Henning, durch Dich ist der Bottsand nicht nur „ein“ Naturschutzgebiet an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins. Dein Fachwissen, Deine Beobachtungen und Deine Ratschläge waren wichtige Eckteile im Puzzle „Stranddistel“.

Friederike Kusserow, Cressida Linke, Imke Rohrbach, Julia Schulz und Inga Seidel: Es war schön, wie viel Leben Ihr trotz der Auflösungsphase in unsere Abteilung gebracht habt. Ihr habt uns geholfen, den Blick nach vorne zu richten. Stolz bin ich auf Euer Durchhaltevermögen und Euren Ehrgeiz.

Dr. Maria Mulisch: Frau Mulisch, ich danke Ihnen besonders für die Erfahrung, an einem wissenschaftlichen Lehrbuch mitschreiben zu dürfen.

Loki Schmidt: Frau Schmidt, ich danke Ihnen dafür, *Eryngium maritimum* zur Blume des Jahres 1987 ernannt zu haben: „Denn nur was man kennt, kann man schützen“.

Meine Eltern: Liebe Mama, lieber Papa, ich schätze besonders an Euch die Entscheidungsfreiheit, die Ihr mir in allen Lebensfragen lasst. Ich bin glücklich, so geduldige und liebevolle Eltern zu haben.

Prof. Dr. Helmut Uhlarz: Herr Uhlarz, mit Ihrer Pensionierung hat die CAU Kiel nicht nur einen menschlichen und beliebten Dozenten, sondern auch eine Persönlichkeit verloren. Das uneingeschränkte Vertrauen, das Sie mir vor allem in der studentischen Lehre, aber auch auf wissenschaftlicher Seite entgegengebracht haben, war entscheidend für meinen beruflichen Werdegang.

Zu Dank verpflichtet bin ich ebenfalls: Für die Bereitstellung von Untersuchungsbeeten dem Botanischen Garten der CAU Kiel, insbesondere Frau Susanne Petersen; für Betretgenehmigungen den unteren Naturschutzbehörden im Einzugsgebiet der Ostseeküste Schleswig-Holsteins; für konstruktive Zusammenarbeit vielen ehrenamtlichen Naturschutzreferenten, namentlich Karl Plaumann, Matthias Braun und Herrn Stephan vom ASG Aschau; für persönliche Motivation meinen Freundinnen und Freunden Meike Matthiesen, Christiane Matthey, Anja Meyer, Hans Willi Keuth und Niels Peter Müller; sowie für finanzielle Unabhängigkeit der Firma Philips, namentlich Thorsten Burmeister.

9. Lebenslauf

Persönliche Daten

Name: Anja Burmester
 Geburtstag und –ort: 07.06.1974 in Lübeck
 Familienstand: ledig
 Konfession: evangelisch

Schulbildung

08/1980 Einschulung Haupt- und Realschule Pönitz/Holstein
 06/1990 Realschulabschluß am Pädagogium Bad Schwartau
 11/1993 Abitur am Pädagogium Bad Schwartau

Hochschulausbildung

06/2002 Erstes Staatsexamen LA Gym. Biologie und Chemie an der CAU Kiel
 12/2003 Diplom Biologie an der CAU Kiel
 04/2003 bis 03/ 2006 Wissenschaftliche Mitarbeiterin am Botanischen Institut der CAU Kiel in der Abteilung „Systematische Botanik“ von Prof. Dr. H. Uhlarz
 08/2007 Erstes Staatsexamen LA Gym. Niederdeutsch an der CAU Kiel

10. Erklärung

Hiermit erkläre ich, Anja Burmester, dass die vorliegende Arbeit – abgesehen von der Beratung durch meine akademischen Lehrer – nach Inhalt und Form meine eigene Arbeit ist. Die Arbeit wurde bis jetzt weder ganz noch teilweise einer anderen Stelle im Rahmen eines Prüfungsverfahrens vorgelegt. Ferner erkläre ich, dass ich noch keine früheren Promotionsversuche unternommen habe. Die wörtlich oder inhaltlich anderen Quellen entnommenen Stellen sind als solche kenntlich gemacht und keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel verwendet worden.

Bad Malente, den

.....

Anja Burmester