

**Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik
in Schleswig-Holstein und Hamburg**

(AG. Floristik . . . von 1922)

Herausgegeben von K. Dierßen

Heft 52

**Vegetationsmuster in Vorlandsalzwiesen
in Abhängigkeit von Beweidung
und abiotischen Standortfaktoren**

von
Kathrin Kiehl

Kiel 1997

Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik
in Schleswig-Holstein und Hamburg (AG. Floristik . . . von 1922)
Hrsg.: K. Dierßen
Gesamtherstellung: Hansa-Druck, Kiel
ISSN: 0344 - 8002
© 1996 Arbeitsgemeinschaft Geobotanik Schleswig-Holstein und Hamburg e.V., Kiel

**Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik
in Schleswig-Holstein und Hamburg**

(AG. Floristik . . . von 1922)

Herausgegeben von K. Dierßen

Heft 52

**Vegetationsmuster in Vorlandsalzwiesen
in Abhängigkeit von Beweidung
und abiotischen Standortfaktoren**

von
Kathrin Kiehl

Kiel 1997

Danksagung

Während der Entstehung dieser Arbeit standen mir viele Menschen zur Seite.

Zuerst möchte ich mich bei meinen Kolleginnen im Salzwiesenprojekt der „Ökosystemforschung Wattenmeer“ Inge Eischeid, Sabine Gettner, Jutta Walter und Ulrike Hamann bedanken. Nur durch die gemeinsame Teamarbeit und vor allem die Unterstützung durch Generationen von Hiwis war die umfangreiche Datenerhebung und -verarbeitung während des Projektes möglich. Besonderen Dank möchte ich dabei noch Irmhild Hennings, Tenna Dahl, Astrid Wiggershaus, Ulrike Kraus, Jutta Buschbom und Hauke Drews für ihre Zuverlässigkeit und Ausdauer selbst bei Dauerregen, Sturm und Hochwasser aussprechen.

Professor Dr. Klaus Dierßen ließ mir große Freiheit bei der Entwicklung eigener Ideen und hat mich durch sein Vertrauen in das Gelingen der Arbeit motiviert und bestärkt.

Mein besonderer Dank gilt Reimert Neuhaus für alles, was ich von ihm über Salzwiesen und ihre Bewohner gelernt habe. Sein Ideenreichtum und seine Begeisterung für diesen Lebensraum ließ den Funken überspringen. Auch meiner lieben Kollegin Evi Aegerter danke ich herzlich für ihre Offenheit und Diskussionsbereitschaft, für ihre Hilfe bei den Messungen am Ionenchromatographen und für die Überlassung einiger Daten aus ihrer Diplomarbeit.

Silke Lütt und Angela Kölbel gaben wertvolle Korrekturhinweise. Dr. J. Schimmmer beriet mich in Fragen der Statistik. Jutta Buschbom und Tenna Dahl korrigierten das englische Summary. Vielen Dank!

Frau Helga Plähn half mir besonders durch ihre stets tatkräftige Unterstützung bei der Bewältigung bürokratischer Probleme im oftmals undurchdringlichen „Verwaltungsdschungel“ Annelie Osterrod und Claudia Heinze führten die Chloridmessungen durch. Mark Bründel digitalisierte die Vegetationskarten und bearbeitete sie mit dem GIS. Dirk Lorenzen löste zahlreiche Computerprobleme. Thomas Stelter half mir bei Vermessungsarbeiten im Gelände. Ihnen und allen weiteren Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern der Landesstelle für Vegetationskunde gilt ich mein herzlicher Dank.

Meinen niederländischen Kollegen Jan Bakker und Peter Esselink danke ich für zahlreiche heiße Diskussionen vor allem über das Thema „Beweidung der Salzwiesen“ und über die mögliche Ausbreitung der Quecken. Die Zusammenarbeit mit Peter Esselink, Anja Hazekamp und Edwin van Hooff ermöglichte die Messung der Vegetationshöhe und die zeitaufwendige Bestimmung der Artenvielfalt auf mehreren 800 m² großen Probeflächen.

Bei den Mitarbeitern und Mitarbeiterinnen des Landesamtes für den Nationalpark „Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer“ möchte ich mich für ihre Kooperation während der „Ökosystemforschung Wattenmeer Schleswig-Holstein“ bedanken.

Meinen Mitbewohnerinnen und Freundinnen aus der Wohngemeinschaft Honigsee danke ich herzlich für Ihre Unterstützung in allen Lebenslagen. Dagmar Falk, Sabine Grein, Susanne Golnick und Gisela Stolpe halfen nicht nur bei Vermessungsarbeiten und Probenahmen, sondern standen mir auch in der heißen Endphase der Arbeit bei Korrektur- und Layoutarbeiten hilfreich zur Seite.

Mein Lebensgefährte Wolfgang Schaefer half mir, selbst in schwierigen Phasen den Mut nicht zu verlieren. Seine liebevolle praktische und moralische Unterstützung in ruhigen und besonders in arbeitsreichen Zeiten hat erheblich zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen. Für sein Verständnis und seine Hilfe danke ich ihm ganz besonders.

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung.....	4
2 Untersuchungsgebiete	6
3 Material und Methoden	10
3.1 Nomenklatur	10
3.2 Untersuchungskonzept und Flächenauswahl	12
3.3 Vegetationskundliche Untersuchungen	18
3.3.1 Dauerflächenuntersuchungen.....	18
3.3.2 Kartierungen	18
3.3.2.1 Rasterkartierung.....	18
3.3.2.2 Kleinräumige Verteilung von Pflanzenarten	20
3.3.3 Artenzahlen.....	20
3.3.4 Vegetationsstruktur.....	23
3.3.4.1 Vegetationshöhe.....	23
3.3.4.2 Evenness	24
3.4 Vermessung	25
3.5 Überflutungsgeschehen	25
3.6 Bodenkundliche Untersuchungen	26
3.6.1 Bodenprofilansprachen.....	26
3.6.2 Bodenwassergehalte und Salzkonzentrationen	26
3.6.2.1 Zeitreihen.....	27
3.6.2.2 Tiefenprofile.....	28
3.6.2.3 Räumliche Variabilität bei verschiedenen Rastergrößen.....	29
3.6.2.4 Statistische Auswertung	32
3.7 Anmerkungen zur Charakterisierung räumlicher und zeitlicher Variabilität.....	33

4 Witterungsverlauf im Untersuchungszeitraum	34
5 Ergebnisse und Diskussion der Einzelergebnisse	36
5.1 Auswirkung unterschiedlicher Beweidungsintensität auf die Vegetation.....	36
5.1.1 Überblick über die Vegetationsentwicklung nach Extensivierung oder Aufgabe der Beweidung.....	36
5.1.1.1 Vegetationsentwicklung von 1989-1992	36
5.1.1.2 Ausbreitung beweidungsempfindlicher Arten	40
5.1.1.3 Kleinräumige Verteilung verschiedener Pflanzenarten im Sönke-Nissen-Koog-Vorland in Abhängigkeit von der Topographie der Beete.....	44
5.1.1.4 Diskussion.....	45
5.1.2 Artenvielfalt	52
5.1.2.1 Abhängigkeit der Artenzahl von der Beweidungsintensität auf verschiedenen Maßstabsebenen.....	53
5.1.2.2 Vergleich mit dem langfristig unbeweideten Vorland von Süderhafen.....	55
5.1.2.3 Diskussion.....	57
5.1.3 Vegetationsstruktur.....	59
5.1.3.1 Vegetationshöhe.....	60
5.1.3.2 Evenness	64
5.2 Variabilität abiotischer Standortparameter	69
5.2.1 Allgemeine Charakterisierung der Böden.....	71
5.2.1.1 Vergleich der Untersuchungsgebiete	71
5.2.1.2 Bodenprofile entlang beetübergreifender Transekte	74
5.2.1.3 Diskussion	76
5.2.2 Zeitliche Variabilität der Salzkonzentrationen und der Bodenwassergehalte	79
5.2.2.1 Zeitliche Variabilität im Jahresverlauf	79
5.2.2.2 Zeitliche Variabilität im Verlauf eines Monats	84
5.2.2.3 Diskussion	85

5.2.3 Räumliche Variabilität der Bodenwassergehalte und Salzkonzentrationen	88
5.2.3.1 Tiefenprofile	88
5.2.3.2 Kleinräumige Variabilität im geprüpften Vorland	93
5.2.3.3 Kleinräumige Variabilität im langjährig unbeweideten, ungeprüpften Vorland	95
5.2.3.4 Diskussion: Kleinräumige horizontale Variabilität im geprüpften und ungeprüpften Vorland	98
5.3 Die Vegetationszonierung kurzfristig und langfristig unbeweideter Salzwiesen in Abhängigkeit von den Standortfaktoren	103
5.3.1 Sönke-Nissen-Koog-Vorland, fünf Jahre unbeweidet, geprüpft	103
5.3.2 Vorland von Süderhafen, mehr als 25 Jahre unbeweidet, ungeprüpft	106
5.3.3 Diskussion	108
6 Abschlußdiskussion	110
6.1 Zusammenfassung des Einflusses der Schafbeweidung auf die Vegetation	110
6.2 Bedeutung der räumlichen und zeitlichen Variabilität der Standortbedingungen für die Vegetation	111
6.3 Bedeutung biotischer und abiotischer Standortfaktoren für die Vegetationszonierung	114
6.4 Schlußfolgerungen für den Salzwiesenschutz	117
6.4.1 Beweidung	117
6.4.2 Küstenschutz	118
7 Zusammenfassung	121
8 Summary	125
9 Literatur	129
Anhang	

1 Einleitung

Vorlandsalzwiesen der schleswig-holsteinischen Festlandküste wurden jahrzehntelang intensiv mit Schafen beweidet (Kempf et al. 1987, Stock et al. 1994). Ihre Vegetation war infolgedessen sehr strukturarm, und typische Pflanzengesellschaften wie das Halimionetum portulacoidis oder das Artemisietum maritimae waren gegen Ende der achtziger Jahre bereits gefährdet (Dierßen et al. 1988). Im Zuge der Einrichtung des Nationalparks "Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer" wurden Alternativen zur herkömmlichen Nutzung gesucht (Kempf et al. 1987, Hansen 1982).

Die Auswirkung der Beweidung auf die Vegetationsentwicklung in Wattenmeer-Salzwiesen wurde bereits von zahlreichen Autoren untersucht. Viele der vorliegenden Arbeiten beschäftigen sich jedoch mit dem Einfluß der Rinderbeweidung (z.B. Bakker 1989, Andresen et al. 1990). Über die Auswirkung der Schafbeweidung auf die Salzwiesenvegetation liegen nur wenige Informationen vor (Scherfose 1993). Vorhandene Untersuchungen vergleichen in der Regel beweidete und unbeweidete Flächen (z.B. Ranwell 1961, Jensen 1985) oder kurzzeitig mit unterschiedlicher Intensität beweidete Flächen (Hansen 1982).

Um die Auswirkung der Schafbeweidung auf das Salzwiesenökosystem zu untersuchen, wurden im Jahr 1988 im Rahmen des Projektes "Ökosystemforschung Wattenmeer" in zwei typischen Vorländern der schleswig-holsteinischen Festlandküste Beweidungsparzellen mit verschiedenen Beweidungsstufen angelegt (Dierßen et al. 1994 a). Über einen Zeitraum von fünf Jahren wurden in den Salzwiesen des Sönke-Nissen-Koog- und des Friedrichskoog-Vorlandes vegetationskundliche, bodenkundliche und faunistische Untersuchungen durchgeführt, um Empfehlungen für das Salzwiesenmanagement im Nationalpark zu geben (Dierßen et al. 1994 a, b, c).

Die Vegetationsentwicklung nach Nutzungsänderung soll im Rahmen der vorliegenden Arbeit zusammenfassend dargestellt werden. Um Aussagen über die Auswirkung unterschiedlicher Schafbeweidung auf die Arten- und Strukturvielfalt von Salzwiesen zu treffen, soll eine weitgehende Auswertung der Daten von Dierßen et al. (1994 b, c) durchgeführt und durch Zusatzuntersuchungen ergänzt werden. Dabei soll im Sönke-Nissen-Koog-Vorland vorwiegend die von *Puccinellia maritima* dominierte untere bis mittlere Salzwiese und im Friedrichskoog-Vorland die von *Festuca rubra* beherrschte obere Salzwiese betrachtet werden. Da für Schleswig-Holstein nur wenige Informationen über langfristige Vegetationsentwicklungen in unbeweideten Salzwiesen vorliegen, erschien es sinnvoll, vergleichende Untersuchungen in der langfristig unbeweideten Salzwiese von Süderhafen durchzuführen, deren Vegetation bereits von Raabe (1981) und Aegerter (1993) beschrieben wurde.

Wenn die Beweidung als prägender Standortfaktor wegfällt, nimmt die Bedeutung abiotischer Standortbedingungen für die Vegetationszusammensetzung und -zonierung zu (Dierßen et al. 1994 c). Die Konkurrenzverhältnisse zwischen den Pflanzenarten werden dann nicht mehr vorwiegend durch ihre Beweidungstoleranz wie etwa Regenerationsfähigkeit nach Verbiß oder Tritt geprägt (Jensen et al. 1990), sondern durch ihre physiologische Amplitude und Konkurrenzkraft bei unterschiedlichen abiotischen Standortbedingungen (Pielou & Routledge 1976, Bertness & Ellison 1987, Scholten et al. 1987). Um die abiotischen Standortbedingungen, insbesondere Salinität und Bodenfeuchte, in verschiedenen Vegetationszonen zu charakterisieren, sollen bodenkundliche Daten ausgewertet werden, die im Rahmen der Untersuchungen von Dierßen et al. (1994 a) erhoben worden waren. Schwerpunktmaßig soll die zeitliche Variabilität der Salinität und Bodenfeuchte in Abhängigkeit von Witterung und Überflutung dargestellt (vgl. de Leeuw et al. 1991, Giani et al. 1993) und ihre Bedeutung für die Vegetation verschiedener Höhenlagen abgeschätzt werden.

Zudem soll die räumliche Variabilität einiger Standortparameter (vgl. Vestergaard 1982) näher untersucht werden, da die Untersuchungen von Dierßen et al. (1994 c) ergeben hatten, daß es bereits auf kurzfristig unbeweideten Salzwiesen zu einer kleinräumigen Differenzierung bestimmter Vegetationszonen entsprechend der Höhe über dem mittleren Tidehochwasser kommen kann.

Am Beispiel einer kurzfristig unbeweideten, gegrüpften Fläche und einer langfristig unbeweideten, ungegrüpften Salzwiese soll die kleinräumige Variabilität der Salinität und Bodenfeuchte in unterschiedlichen Höhenlagen auf verschiedenen Maßstabsebenen untersucht werden. Dabei soll geklärt werden, ob sich Vegetationsverteilung und -zonierung anhand dieser Faktoren erklären lassen, und welche Rolle die Begrüppung dabei spielt.

Zusammenfassend ist das Ziel dieser Arbeit, folgende Fragen zu beantworten:

- Welche Auswirkung hat die Schafbeweidung auf die Zusammensetzung, Artenvielfalt und Struktur der Vegetation?
- Wie verläuft die Vegetationsentwicklung nach Beweidungsaufgabe in verschiedenen Höhen über NN?
- Wie kann die zeitliche und räumliche Variabilität von Bodenfeuchte und Salinität charakterisiert werden und welche Bedeutung hat sie für die Vegetationszonierung und die Vegetationsentwicklung in verschiedenen Höhenlagen?
- Welchen Einfluß hat die Begrüppung auf die abiotischen Standortfaktoren und damit auf die Vegetationszonierung?

- Welche Schlußfolgerungen für Salzwiesenschutz und -management können aus den Ergebnissen gezogen werden?

2 Untersuchungsgebiete

Sönke-Nissen-Koog-Vorland

Das Vorland des Sönke-Nissen-Kooges gehört zu den nordfriesischen Festlandsalzwiesen (s. Abb. 1). Es hat sich nach der Eindeichung des Kooges (um 1924) entwickelt. Die ältesten Teile sind damit etwa 70 Jahre alt. Die Salzwiesen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes sind als typische Vorlandsalzwiesen (Dijkema et al. 1984, Dijkema 1987) anzusprechen, die im Rahmen von Landgewinnungsmaßnahmen entstanden sind und ein dichtes Netz künstlicher Gräben aufweisen (s. Abb. 2 & A1, Anhang).

Der größte Teil des Untersuchungsgebietes liegt etwa 1,80 - 2,00 m über NN, bei einem MThw von 1,57 m über NN und einem Tidenhub von 3,27 m. Es ist kein kontinuierlicher Höhengradient von wattennahen zu deichnahen Flächen ausgebildet. Deichnahe Flächen liegen zum Teil tiefer als wattennde Flächen. Höhergelegene Bereiche (bis 2,25 m über NN) sind an Priel- und Grabenrändern sowie in den Beetmitten (s. Abb. 3) zu finden. Entsprechend der Höhenlage treten Unterschiede hinsichtlich der Überflutungshäufigkeit auf (s. Tab. A1, Anhang). So wurden die etwa 1,80 m über NN liegenden Flächen jährlich 114 - 190 mal überflutet. An hochgelegenen Standorten (2,25 m über NN) fanden dagegen nur noch 28 - 75 Überflutungen statt.

Im Sönke-Nissen-Koog-Vorland sind die durchschnittlichen Netto-Sedimentationsraten nach Messungen des ALW Husum mit 0,2 - 0,9 cm pro Jahr relativ niedrig (Dierßen et al. 1994 a). Untersuchungen von Stelter (1996) ergaben für unbeweidete Flächen höhere jährliche Sedimentationsraten als für beweidete.

Die Vegetation wurde im Jahr 1988 im Rahmen der Salzwiesenkartierung von Hagge (1989) überwiegend als Andelrasen (*Puccinellietum maritimae*) angesprochen. Kleinflächig kamen an Prielrändern und auf höhergelegenen Flächen Rotschwingelrasen (*Festuca rubra*-Gesellschaft) und *Elymus pycnanthus* - Bestände (*Agropyretum pungentis*) vor.

Bis 1988 wurde das gesamte Gebiet intensiv mit Schafen beweidet. Die Beweidungsintensität entsprach mit etwa 3 - 4 Schafeinheiten/ha dem damaligen Durchschnitt an der schleswig-holsteinischen Festlandküste (Kempf et al. 1987, Stock et. al. 1994).

Im Jahr 1988 wurden im Rahmen des Projektes "Ökosystemforschung Wattenmeer Schleswig-Holstein" im Sönke-Nissen-Koog-Vorland je fünf Parzellen mit festgelegten Beweidungs-

intensitäten von 0,0 bis 3,4 Schafeinheiten/ha eingerichtet (s. Abb. 4, Dierßen et al. 1994 a). Die Beweidung wurde je nach Witterung und Überflutungsgeschehen in der Regel kontinuierlich von April bis Ende Oktober durchgeführt. Bei Überflutungen des Vorlandes wurden die Schafe am Deich gehalten.

Friedrichskoog-Vorland

Die ältesten Bereiche des Friedrichskoog-Vorlandes, welches an der Meldorf-Bucht in Dithmarschen liegt (Abb. 1), sind etwa 140 Jahre alt. Der Friedrichskoog wurde um 1854 eingedeicht und die anschließende Salzwiesenentstehung im Vorland durch Landgewinnungsmaßnahmen gefördert. Auch die Salzwiesen des Friedrichskoog-Vorlandes gehören zu den Vorlandsalzwiesen (Dijkema 1987), deren Geomorphologie entscheidend durch ein anthropogenes Gruppennetz geprägt ist (s. Abb. 2 & A2, Anhang).

Die deichnah und in mittlerer Entfernung vom Deich gelegenen Salzwiesen liegen mit 2,00-2,40 m über NN relativ hoch, während wattnah auch tiefergelegene Flächen in der Höhe von 1,60-2,00 m über NN vorkommen. Das MThw beträgt in diesem Gebiet 1,59 m über NN bei einem Tidenhub von 3,5 m. Die Überflutungshäufigkeiten für unterschiedliche Höhen über NN sind ähnlich wie im Sönke-Nissen-Koog-Vorland (s. Tab. A1, Anhang).

Die Sedimentationsraten sind im Friedrichskoog-Vorland mit Werten von 1 - 5 cm pro Jahr höher als im Sönke-Nissen-Koog-Vorland (s. Dierßen et al. 1994 a). Sie steigen mit abnehmender Beweidungsintensität und zunehmender Entfernung vom Deich an (Stelter 1996).

Den Höhengradienten entsprechend traten 1988 auf deichnahen Flächen Rotschwingelrasen und auf wattnahen Flächen Andelrasen auf (Hagge 1989). In mittlerer Entfernung vom Deich war häufig ein kleinräumiges Mosaik aus beiden Vegetationstypen anzutreffen.

Wie das Sönke-Nissen-Koog-Vorland wurde auch das Friedrichskoog-Vorland bis 1988 intensiv mit Schafen (3 - 4 Schafeinheiten/ha) beweidet. Im Jahr 1988 wurden hier ebenfalls Beweidungsparzellen mit fünf verschiedenen Besatzdichten eingerichtet (s. Abb. 5, Dierßen et al. 1994 a).

Nordstrand Süderhafen

Das Vorland nördlich von Süderhafen auf der Insel Nordstrand (s. Abb. 1) ist mehr als 70 Jahre alt. Da es sich bei Nordstrand um eine Marschen-Insel handelt, ist dieses Vorland entwicklungsgeschichtlich eher zu den Festlandsalzwiesen als zu den sandigen Inselsalzwiesen zu zählen (Raabe 1981). Das Untersuchungsgebiet liegt zwischen dem Deich und einem deichparallel verlaufenden Priol (s. Abb. 6). Nach der Eindeichung des Pohnshällig-Kooges im Jahr 1925 wurde die Zugänglichkeit für das etwa 2,5 ha große Gebiet erheblich verschlechtert, so

daß eine Beweidung vor 1968 nur gelegentlich durchgeführt wurde (Raabe 1981). Die Entwässerung erfolgt überwiegend durch den Priel und durch einen Graben am Deichfuß. Im Gebiet selbst sind einige kleine natürliche Priele ausgebildet. Außerdem sind an einigen Stellen Reste ehemaliger Gruppen zu erkennen, die jedoch schon seit vielen Jahren nicht mehr unterhalten werden. Das MThw liegt in diesem Gebiet ebenso wie im Sönke-Nissen-Koog-Vorland bei 1,57 m über NN, der Tidenhub ist mit 3,07 m jedoch geringer. Die Salzwiesen in der Nähe der kleinen zentralen Priele liegen nur knapp über MThw. Von dort steigt das Gelände zum Hauptpriol hin auf etwa 2,00 bis 2,10 m über NN an. Auch zum deichwärts gelegenen Graben ist häufig ein Höhenanstieg auf 1,90 - 2,00 m über NN festzustellen.

Die Überflutungshäufigkeit ist im Vorland von Süderhafen aufgrund der Nähe zum Hauptpriol, der direkt in den Heverstrom mündet, fast doppelt so hoch wie auf den weniger exponierten Flächen gleicher Höhenlage über MThw im Sönke-Nissen-Koog- und Friedrichskoog-Vorland (vgl. Aegerter 1993). Sedimentationsuntersuchungen von Stelter (1996) ergaben Sedimentationsraten von 1-2 cm pro Jahr.

Raabe (1981) beschreibt die Salzwiesenvegetation dieses Vorlandes im Jahr 1968, die durch einen mosaikartigen Wechsel unterschiedlicher Vegetationstypen gekennzeichnet war. Auf engem Raum kamen verschiedene Ausbildungen des Andelrasens und des Rotschwingelrasens abwechselnd mit Beständen von *Halimione portulacoides*, *Artemisia maritima*, *Limonium vulgare* und *Elymus x oliveri* vor. Das Gebiet wurde 1971 unter Naturschutz gestellt und seitdem weder beweidet noch anderweitig genutzt. Aus diesem Grund konnte sich eine durch Beweidung unbeeinflußte Vegetationszonierung herausbilden. Auf den hochgelegenen Prielländern und hafennahen Flächen dominiert heute *Elymus x oliveri* (Heinze 1997). Großflächig ist an tiefergelegenen oder prielferner Standorten jedoch immer noch ein kleinräumig ausgeprägtes Vegetationsmosaik mit *Puccinellia maritima*, *Triglochin maritimum*, *Halimione portulacoides*, *Artemisia maritima*, *Festuca rubra* und *Limonium vulgare* zu finden (Aegerter 1993, Heinze 1997).

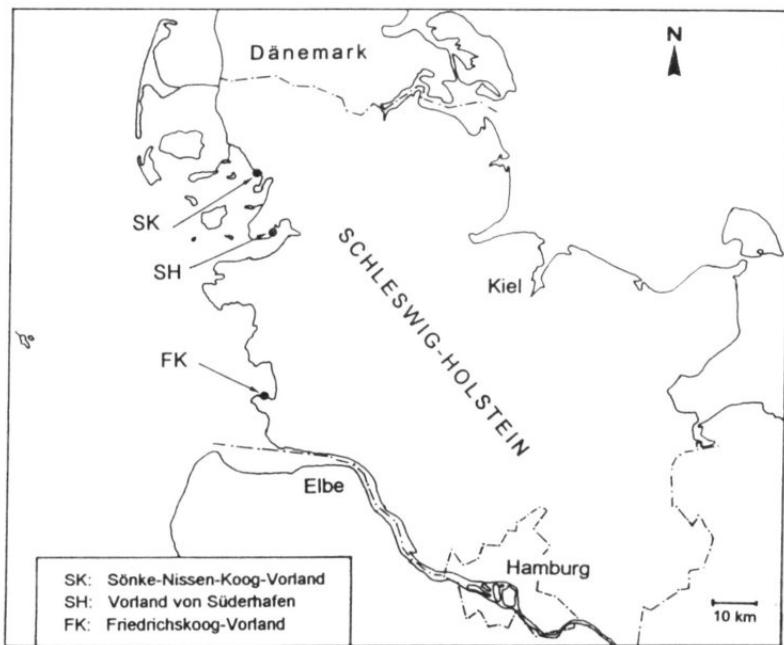


Abb. 1: Lage der drei Untersuchungsgebiete an der Westküste Schleswig-Holsteins

3 Material und Methoden

3.1 Nomenklatur

Pflanzenarten und -gesellschaften

Die Nomenklatur der Pflanzenarten richtet sich nach der vorläufigen Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland (Zentralstelle f. d. flor. Kartierung d. Bundesrepublik Deutschland Nord 1993). Angaben zum Rote Liste-Status in Schleswig-Holstein sind Mierwald & Beller (1990) entnommen. Eine Differenzierung nach Kleinarten fand im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nicht statt. Bei den folgenden im Text erwähnten Arten handelt es sich um Aggregationen (Artengruppen): *Armeria maritima* agg., *Atriplex prostrata* agg., *Festuca rubra* agg., *Plantago maritima* agg., *Salicornia europaea* agg., *Suaeda maritima* agg.. Wegen der besseren Lesbarkeit wird im Text auf die Kennzeichnung durch den Zusatz "agg." verzichtet.

Die pflanzensoziologische Zuordnung der Pflanzengesellschaften orientiert sich an Dierßen et al. (1988).

Zonierung

Der Höhenbereich von knapp unter dem mittleren Tidehochwasser (MThw) bis zur Springtide-Hochwasserlinie, in dem Pflanzengemeinschaften des Puccinellion vorherrschen, wird im Sinne von Beeftink (1977) und Dierßen et al. (1988) als untere Salzwiese bezeichnet. Bei Sturmfluten überflutete Flächen oberhalb der Springtide-Hochwasserlinie, die in der Regel von Vegetationstypen des Armerion besiedelt werden, werden zur oberen Salzwiese gezählt.

Topographie

Der überwiegende Teil der Festlandsalzwiesen Schleswig-Holsteins ist im Zuge von Landgewinnungsmaßnahmen entstanden und durch ein künstliches Entwässerungsnetz, das Gruppen-System geprägt (Stock et al. 1994). Zwischen jeweils zwei Gruppen und zwei Hauptgräben liegt ein Beet (s. Abb. 2). Auf jedem Beet lassen sich entsprechend dem Höhenrelief und Entwässerungsgrad die Bereiche Beetmitte, Beetseite und Gruppenrand festlegen (s. Abb. 3).

Die Vorländer der Festlandküste werden landwärts durch den Deich und seeseitig durch die vorgelagerten Wattflächen begrenzt. Entlang des Gradienten vom Deich zum Watt lassen sich die folgenden Bereiche unterscheiden: deichnah = 0-300 m, Mitte = 300-500 m und deichfern > 500 m vom Deich entfernt.

Beweidungsintensität

Die Besatzdichte wird für Schafe in Schafeinheiten je Hektar (SE/ha) angegeben.

Eine Schafeinheit entspricht einem Mutterschaf mit 1,5 Lämmern und 0,3 Zutreter (= einjähriges Schaf).

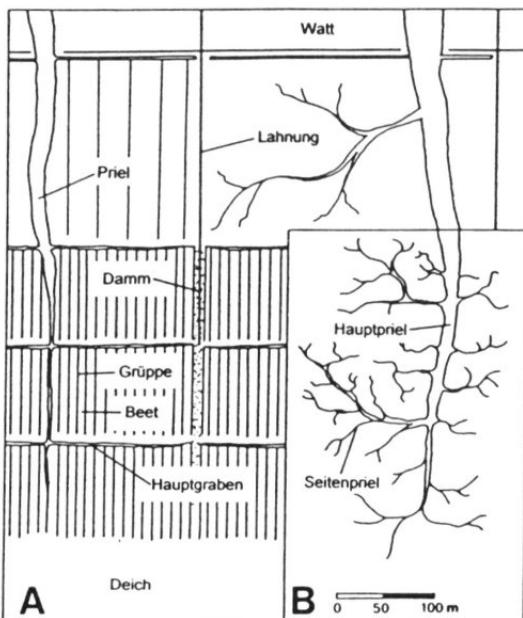


Abb. 2: A Künstliches Entwässerungssystem in einem geäugten Vorland; B Natürliches Prielsystem einer ungeäugten Salzwiese (aus Kiehl & Stock 1994)

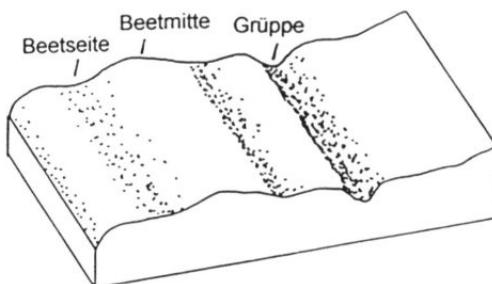


Abb. 3: Querschnitt durch ein Vorlandbeetprofil mit Beetmitte, Beetseite und Gruppe

3.2 Untersuchungskonzept und Flächenauswahl

Einfluß der Schafbeweidung

Um den Einfluß unterschiedlicher Beweidungsintensität auf die Vegetation zu erfassen, wurden im Sönke-Nissen-Koog und Friedrichskoog-Vorland auf allen Parzellen neben flächendeckenden Untersuchungen, wie etwa der Rasterkartierung beweidungsempfindlicher Arten (3.3.2.1), vor allem Untersuchungen auf Dauerflächen und ausgewählten Probeflächen durchgeführt. Die Daten der Parzellen mit 1,5 Schafeinheiten/ha wurden nicht in die Auswertung einbezogen, da vor allem im Sönke-Nissen-Koog-Vorland häufig die vorgeschriebene Schafbesatzdichte nicht eingehalten wurde.

Die vegetationskundlichen Dauerflächen in den Beweidungsparzellen des Sönke-Nissen-Koog- und Friedrichskoog-Vorlandes (s. 3.3.1, Dierßen et al. 1994 c) wurden auf allen Untersuchungsparzellen in drei Entfernung vom Deich angelegt (s. Abb. 4 & 5), um Gradienten der Beweidungsintensität zu erfassen. Anhand der Vegetationsaufnahmen aus den Jahren 1989-1993 wurde die Populationsdynamik der vorhandenen Pflanzenarten sowie die zeitliche Änderung der Evenness erfaßt.

Die Flächen für die kleinräumige Kartierung der verschiedener Pflanzenarten (s. 3.3.2.2) und die Untersuchung der Artenzahlen und Evenness auf verschiedenen Maßstabsebenen (s. 3.3.3, 3.3.4.2) wurden in den Parzellen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes ebenfalls in zwei Entfernung vom Deich angelegt.

Um einen Vergleich mit langfristig unbeweideten Salzwiesen zu ermöglichen, wurden zwei weitere Flächen für die Kartierung der kleinräumigen Verteilung der Vegetation und die Bestimmung der Artenzahlen sowie der Evenness im Vorland von Süderhafen ausgewählt (Abb. 6). Außerdem wurden Daten der von Aegerter (1993) untersuchten Flächen und Transekten in Süderhafen zum Vergleich herangezogen.

Der Beweidungseinfluß auf die Vegetationshöhe (3.3.4.1) wurde im Sönke-Nissen-Koog- und Friedrichskoog-Vorland auf allen Parzellen in mittlerer Entfernung vom Deich untersucht. Im Sönke-Nissen-Koog-Vorland wurde die Vegetationshöhe außerdem entlang von Transekten von Deich zum Watt untersucht, um Gradienten zu erfassen.

Eine Übersicht über die durchgeführten Untersuchungen und die Lage der Untersuchungsflächen liefern Tabelle 1 und Abbildungen 4 - 6.

Zeitliche und räumliche Variabilität abiotischer Standortparameter

Die Untersuchung der zeitlichen Variabilität der Bodenwassergehalte und Salzkonzentrationen (3.6.2.1) sowie die Bearbeitung von Tiefenprofilen (3.6.2.2) konnten wegen des großen

Arbeitsaufwandes nur an jeweils einem Standort der Parzellen mit 0, 1,0 und 3,4 Schafeinheiten/ha im Sönke-Nissen-Koog- und Friedrichskoog-Vorland durchgeführt werden.

Aufgrund des Probenumfangs der Rasteruntersuchungen (3.6.2.3) wurde die Untersuchung der räumlichen Variabilität an jeweils einem Standort der kurzfristig unbeweideten Salzwiese des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes (Fläche SK I) und einem Standort der langfristig unbeweideten Salzwiese von Süderhafen (Fläche SH I) durchgeführt.

Tab. 1: Übersicht über die im Rahmen der vorliegenden Arbeit dargestellten Untersuchungen in den Beweidungsparzellen des Sönke-Nissen-Koog- und Friedrichskoog-Vorlandes und dem langjährig unbeweideten Vorland von Süderhafen.

Gebiet	Untersuchung	Beweidungsintensität	Untersuchungs- jahr/e
		SE/ha	
Sönke-Nissen-Koog- Vorland	• Rasterkartierung beweidungs- empfindlicher Arten	0 / 0,5 / 1,0 / 3,4	1992
	• Vegetationsentwicklung auf Dauerflächen	0 / 0,5 / 1,0 / 3,4	1989-1992
	• Kartierung der kleinräumigen Verteilung der Vegetation	0 / 0,5 / 1,0 / 3,4	1993
	• Artenzahl, Evenness	0 / 0,5 / 1,0 / 3,4	1989-1993
	• Vegetationshöhe	0 / 0,5 / 1,0 / 3,4	1992
	• Bodenprofile	0 / 1,0 / 3,4	1993
	• zeitliche Variabilität der Boden- feuchte und Salzkonzentrationen	0 / 1,0 / 3,4	1992-1993
	• räumliche Variabilität der Bodenfeuchte und Salzkonzen- trationen	0	1993

Fortsetzung Tab. 1

Gebiet	Untersuchung	Beweidungsintensität	Untersuchungs-
		SE/ha	jahr/e
Friedrichskoog-Vorland	• Rasterkartierung beweidungs-empfindlicher Arten	0 / 0,5 / 1,0 / 3,4	1992
	• Vegetationsentwicklung auf Dauerflächen	0 / 0,5 / 1,0 / 3,4	1989-1992
	• Artenzahl, Evenness	0 / 0,5 / 1,0 / 3,4	1989-1993
	• Vegetationshöhe	0 / 0,5 / 1,0 / 3,4	1992
	• Bodenprofile	0 / 1,0 / 3,4	1993
	• zeitliche Variabilität der Bodenfeuchte und Salzkonzentrationen	0 / 1,0 / 3,4	1992-1993
Süderhafen	• Kartierung der kleinräumigen Verteilung der Vegetation	0	1993
	• Artenzahl, Evenness	0	1992-1993
	• Bodenprofile (Aegerter 1993)	0	1992
	• räumliche Variabilität der Bodenfeuchte und Salzkonzentrationen	0	1993

Vorland Sönke-Nissen-Koog

Versuchsparzellen

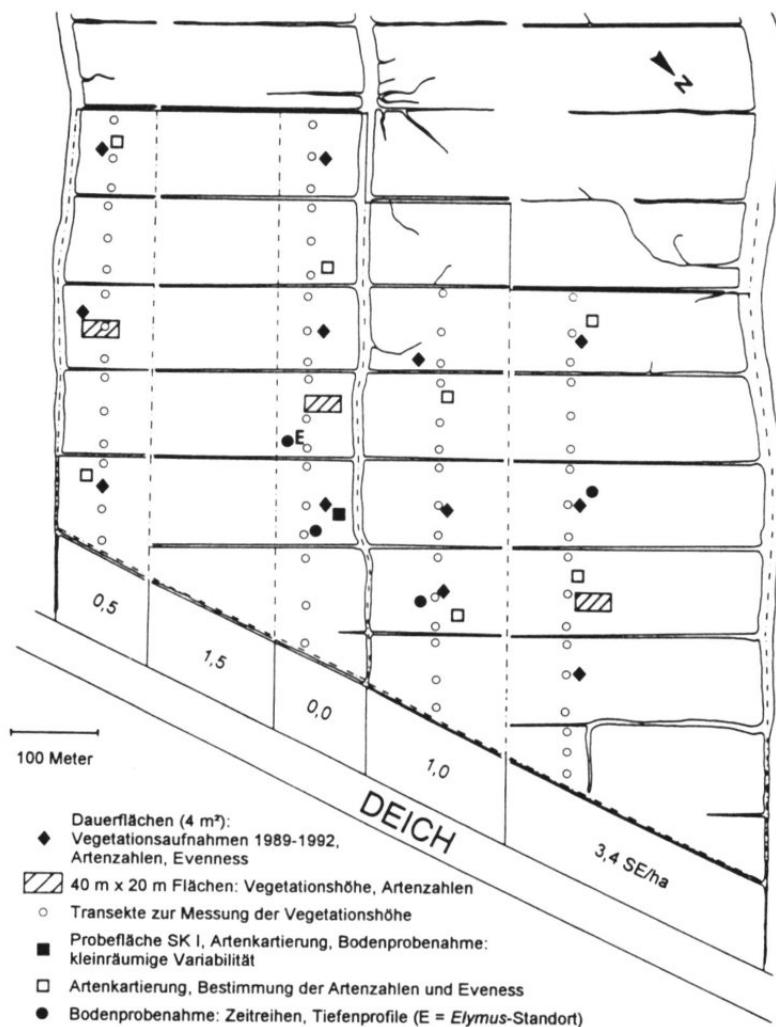


Abb. 4: Lage der Untersuchungsflächen und Probenahmestandorte in den Beweidungsparzellen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes

Vorland Friedrichskoog

Versuchsparzellen

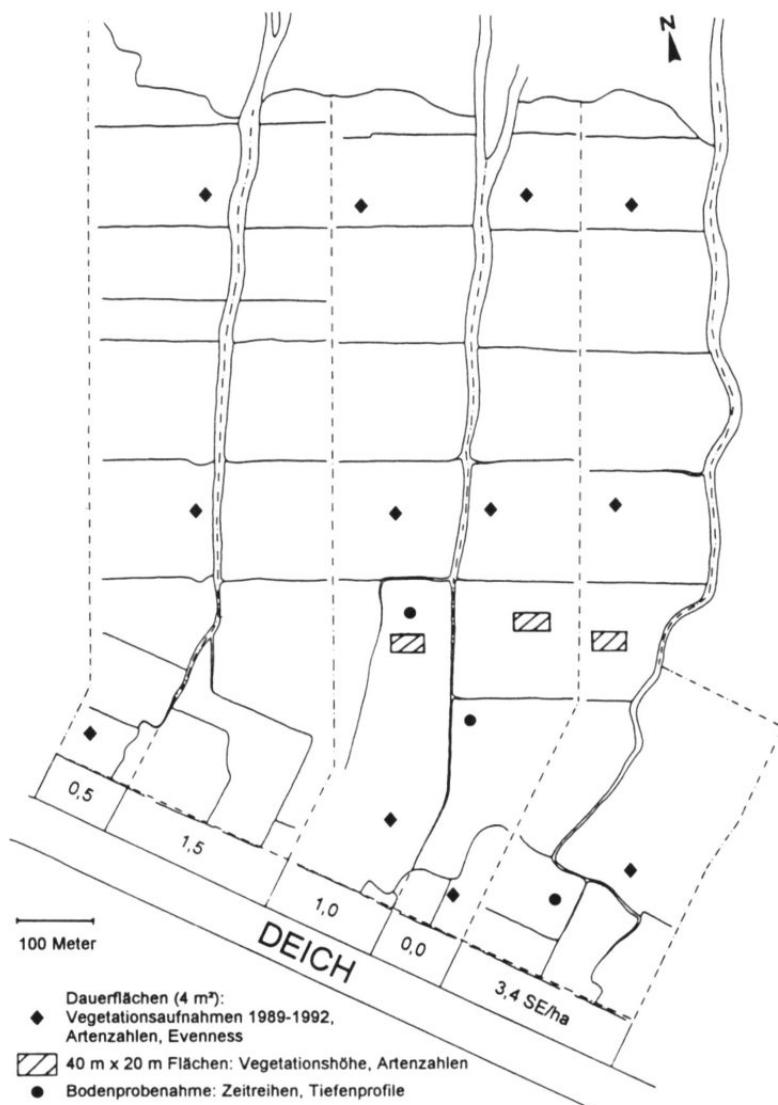


Abb. 5: Lage der Untersuchungsflächen und Probenahmestandorte in den Beweidungsparzellen des Friedrichskoog-Vorlandes

Vorland Süderhafen

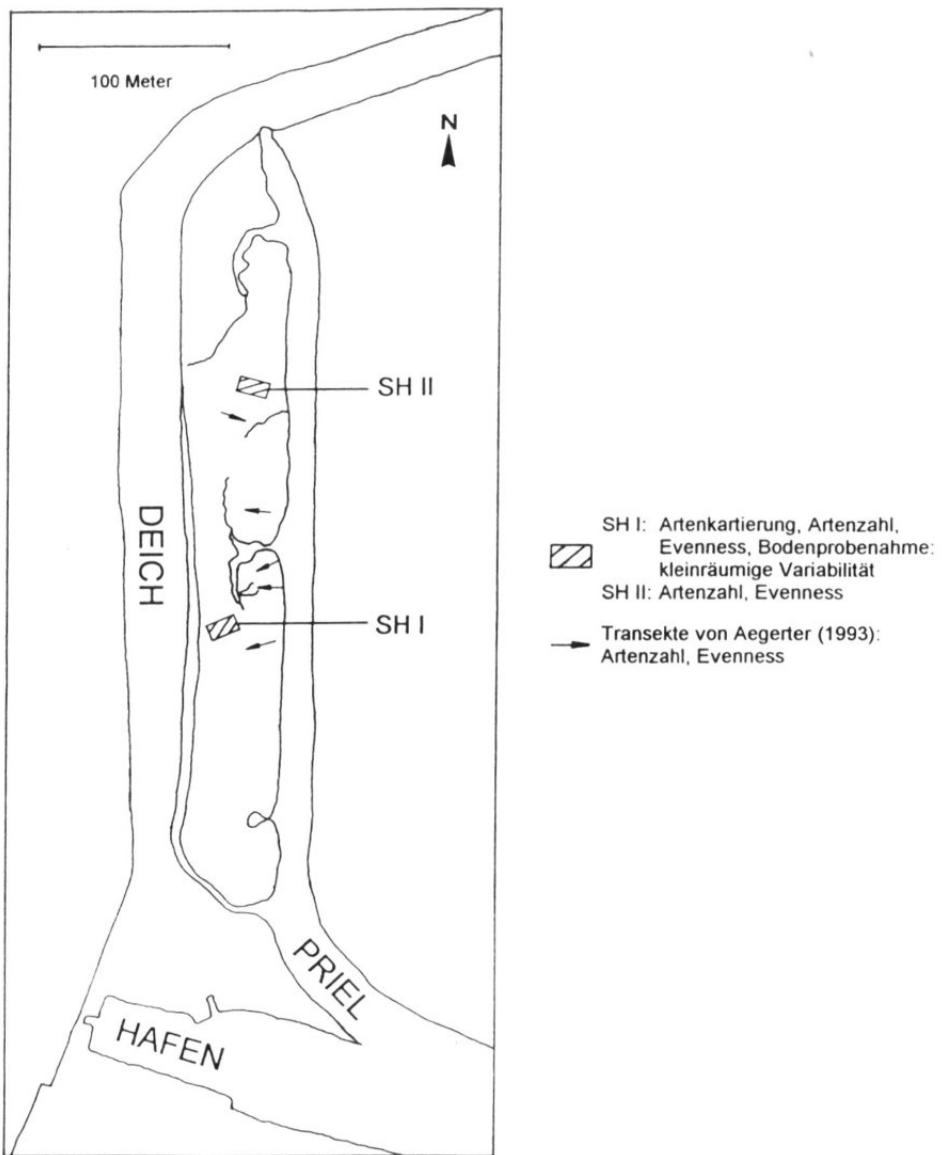


Abb. 6: Lage der Untersuchungsflächen und Probenahmestandorte im langjährig unbeweideten Vorland von Süderhafen (Nordstrand)

3.3 Vegetationskundliche Untersuchungen

3.3.1 Dauerflächenuntersuchungen

Im Jahr 1989 wurden im Sönke-Nissen-Koog- und Friedrichskoog-Vorland 4-5 m² große Dauerflächen eingerichtet, um den Einfluß unterschiedlicher Schafbeweidung über mehrere Jahre zu erfassen. In jedem Untersuchungsgebiet wurden pro Beweidungsintensität drei Dauerflächen in unterschiedlicher Entfernung vom Deich ausgewählt (s. Abb. 4 & 5). Auf diesen Flächen wurden, getrennt nach Teilflächen von 1 m² Größe, einmal jährlich Vegetationsaufnahmen nach der Skala von Londo (1975) angefertigt. Für die Darstellung wurden die Klassenmittelwerte der Artmächtigkeiten (s. Tab. A2 - A9) für jede Dauerfläche zusammengefaßt und in % angegeben.

3.3.2 Kartierungen

3.3.2.1 Rasterkartierung

Mit Hilfe einer flächendeckenden Rasterkartierung wurde in den Jahren 1990 und 1992 die Verbreitung beweidungsempfindlicher Pflanzenarten in den Beweidungsparzellen des Sönke-Nissen-Koog- und Friedrichskoog-Vorlandes erfaßt. Als beweidungsempfindlich gelten Arten, die auf intensiv beweideten Salzwiesen kaum oder gar nicht vorkommen, da sie durch Verbiß oder Tritt stark geschädigt werden. Hier zu nennen sind *Aster tripolium*, *Halimione portulacoides*, *Artemisia maritima* oder *Elymus pycnanthus*.

Für die Kartierung wurden die Untersuchungsparzellen in Rasterflächen von 10 x 25 m unterteilt, was etwa der Größe eines Viertel Beetes entspricht. Für jede Rasterfläche wurde die Abundanz oder der Deckungsgrad beweidungsempfindlicher Pflanzenarten geschätzt. Eine ausführliche Beschreibung der Methode und Ergebnisse findet sich bei Dierßen et al. (1994 c). In der vorliegenden Arbeit werden Teilergebnisse aus dem Jahr 1992 zusammenfassend dargestellt, um die Ausbreitung der kartierten Pflanzenarten nach der Nutzungsänderung zu beschreiben.

Dazu wurden die kartierten Pflanzenbestände in "Bestände < 5 % Deckung/250 m²" und "Bestände > 5 % Deckung/250 m²" unterteilt. Für jede der beiden Gruppen wurde die Frequenz der Bestände auf den Flächen zwischen zwei Hauptgräben (in Abb. 7 durch Buchstaben gekennzeichnet) für jede Beweidungsstufe ermittelt und in Prozent der Rasterflächen angegeben.

Für das Sönke-Nissen-Koog-Vorland werden die Ergebnisse der Kartierung von *Halimione portulacoides*, *Elymus pycnanthus* sowie blühender *Aster tripolium*-Pflanzen dargestellt. Zur Beschreibung der Ausbreitung beweidungsempfindlicher Pflanzenarten im Friedrichkoog wurden die Arten *Artemisia maritima*, *Elymus pycnanthus* und ebenfalls blühende *Aster tripolium*-Pflanzen ausgewählt.

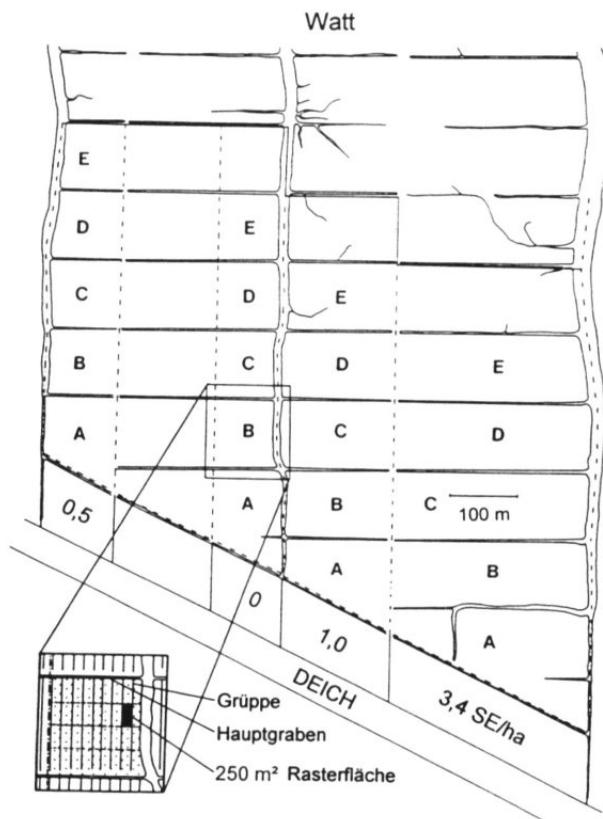


Abb. 7: Rasterkartierung: Unterteilung der Beete in 250 m² große Rasterfelder (je ein Viertel Beet). Die Bezugsflächen zur Berechnung der Frequenz umfassen jeweils alle zwischen je zwei Hauptgräben gelegenen Beete einer Parzelle (durch Buchstaben gekennzeichnet).

3.3.2.2 Kleinräumige Verteilung von Pflanzenarten

Um die räumliche Verteilung von Pflanzenarten in Abhängigkeit von der Topographie der Beete bei unterschiedlicher Beweidungsintensität darzustellen, wurden im Sönke-Nissen-Koog-Vorland Kartierungen auf Artniveau durchgeführt. Die kartierten Flächen erstreckten sich im geprägten Vorland jeweils über die gesamte Breite eines Beetes (8-10 m) bei einer Länge von 10 m. Im Sönke-Nissen-Koog-Vorland wurde auf den Parzellen mit 0, 0,5, 1,0 und 3,4 Schafeinheiten/ha jeweils eine Fläche deichnah und eine weitere deichfern kartiert (s. Abb. 4), um Beweidungsgradienten zu erfassen. Um den Vergleich mit einer langjährig unbeweideten Salzwiese zu ermöglichen, wurden zwei weitere Flächen im Vorland von Süderhafen kartiert (s. Abb. 6). Aufgrund lokaler topographischer Gegebenheiten wurden dort Flächen von 8 m x 15 m² Größe ausgewählt, in denen verschiedene Höhenlagen erfaßt wurden.

In beiden Vorländern wurden alle Pflanzenarten mit Hilfe eines aus Schnüren aufgespannten 1 m²-Hilfsrasters in folgenden Deckungsklassen kartiert:

< 10 % Deckung, vereinzelt, 10-25 % Deckung, 26-50 % Deckung, > 50 % Deckung

Für die drei Deckungsklassen > 10 % wurde dabei eine Mindestflächengröße von 25 x 25 cm festgelegt. Die Karten stellten die Grundlage für die Ermittlung der Artenzahlen bei verschiedenen Bezugsflächengrößen (Kap. 3.3.3) sowie der Evenness auf 80 m² großen Probeflächen (3.3.4.2) dar.

Um die räumliche Verteilung der häufigsten Pflanzenarten bei unterschiedlicher Beweidungsintensität darzustellen, wurden die Karten der Gräser *Puccinellia maritima*, *Festuca rubra*, *Elymus pycnanthus*, der einjährigen Krautarten *Salicornia europaea* und *Suaeda maritima* sowie der mehrjährigen Dicotyledonae *Aster tripolium*, *Artemisia maritima* und *Halimione portulacoides* digitalisiert. Dies geschah mit dem Geographischen Informationssystem (GIS) ArcCad (Esri 1992, Lorenzen 1996). Dabei wurde die Deckungsklasse "< 10 %, vereinzelt" vernachlässigt. Mit Hilfe des GIS war es möglich, sowohl für die kartierten Gesamtflächen als auch für Teilflächen mittlere Deckungsangaben zu ermitteln. Dabei wurden die Deckungen der verschiedenen Klassen entsprechend ihrer Flächengröße gewichtet und addiert. Um den Vergleich mit den bodenkundlichen Untersuchungen zur kleinräumigen Variabilität im 1 m²-Raster (s. 3.6.2.3) zu ermöglichen, wurden mittlere Deckungen für 1 m² große Teilflächen berechnet.

3.3.3 Artenzahlen

Um die Abhängigkeit der Artenzahl von der Beweidung bei unterschiedlicher Bezugsflächengröße darzustellen, wurden Untersuchungen auf verschiedenen Maßstabsebenen durchgeführt. Auf 40 m x 20 m großen Flächen wurden im September 1992 in den Parzellen mit 0, 1,0 und

3,4 Schafeinheiten/ha des Sönke-Nissen-Koog- und Friedrichskoog-Vorlandes im 1 m² -Raster alle Pflanzenarten als präsent oder absent aufgenommen. Diese Untersuchungsflächen liegen in mittlerer Entfernung vom Deich (s. Abb. 4 & 5). Die 800 m² großen Untersuchungsflächen wurden für die Auswertung in Teilflächen von 1 m² (n=800), 4 m² (n=200), 20 m² (n=40), 40 m² (n=20), 100 m² (n=8) bzw. 200 m² (n=4) Größe unterteilt (s. Abb. 8). Für jede Teilfläche wurde die Artenzahl bestimmt.

In den Parzellen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes wurden die Artenzahlen auf 80 m² großen Probedflächen untersucht, auf denen die räumliche Verteilung aller Pflanzenarten im Jahr 1993 kleinräumig aufgenommen worden war (s. 3.3.2.2). Für die Analyse wurden die Artenzahlen aller Teilflächen von 1, 4, 20, 40 und 80 m² Größe bestimmt. Zum Vergleich wurden in den langjährig unbeweideten Salzwiesen von Süderhafen auf 120 m² großen Probedflächen ebenfalls die Artenzahlen für Teilflächen entsprechender Größe ermittelt.

Für die zusammenfassende Darstellung werden Artenzahl-Areal-Kurven verwendet (s. van der Maarel 1988, Leps & Stursa 1989, Rejmanek & Rosén 1992). Auf die Berechnung von Regressionsgeraden entsprechend den Modellen von Hopkins (1955) und Williamson (1981 zit. in van der Maarel 1988) wurde jedoch verzichtet, da dies für die vorliegende Untersuchung keinen zusätzlichen Informationsgewinn versprach. Zudem ist fraglich, ob es sinnvoll ist, ein allgemeingültiges Modell zur Berechnung des Zusammenhangs zwischen Artenvielfalt und Flächengröße aufzustellen, da die Mechanismen, die zu unterschiedlicher Artenvielfalt führen, von Pflanzengemeinschaft zu Pflanzengemeinschaft verschieden sind (Connor & McCoy 1979, Leps & Stursa 1989).

Statistische Auswertung

Die statistische Analyse der Daten wurde mit dem Programm paket "Statistica" (Statsoft 1994) durchgeführt. Dabei wurden die Daten der verschiedenen Rastergrößen und die Ergebnisse der 800 m² und der 80 m² großen Probedflächen getrennt voneinander analysiert. Für jede Maßstabsebene wurden die Daten aller Untersuchungsgebiete gemeinsam in einer zweifaktoriellen Varianzanalyse (Faktoren: Gebiet, Beweidung) getestet.

Da bei großem Stichprobenumfang (n) bereits sehr schwache Abweichungen von der Normalverteilung (Test von Kolmogorov-Smirnov) und der Varianzhomogenität (Cochran-Test) signifikant sind, wurden die Voraussetzungen für die Varianzanalyse zusätzlich grafisch geprüft. Stärkere Abweichungen von der Normalverteilung können durch eine Auftragung der nach der Normalverteilung zu erwartenden Häufigkeiten über den Häufigkeiten der tatsächlichen Werteklassen verdeutlicht werden (vgl. Statsoft 1994). Anhand dieser Grafiken zeigte sich, daß nur geringfügige Abweichungen von der Normalverteilung auftraten. Die Verletzung

der Varianzhomogenität ist nach Statsoft (1994) nicht gravierend, solange keine Korrelation zwischen Mittelwerten und dazugehörigen Standardabweichungen besteht. Dieses Kriterium wurde ebenfalls überprüft. Da verschiedene Autoren zudem die Robustheit der Varianzanalyse gegenüber leichten Verletzungen ihrer Grundannahmen betonen (z.B. Underwood 1981, Backhaus 1994), wurden die Analysen ohne Datentransformation durchgeführt. Der multiple Mittelwert-Vergleich wurde bei gleichem Stichprobenumfang je Variante mit dem Tukey-Test und bei ungleichem Stichprobenumfang mit dem von Spjotvol & Stoline modifizierten Tukey-Test durchgeführt (Statsoft 1994).

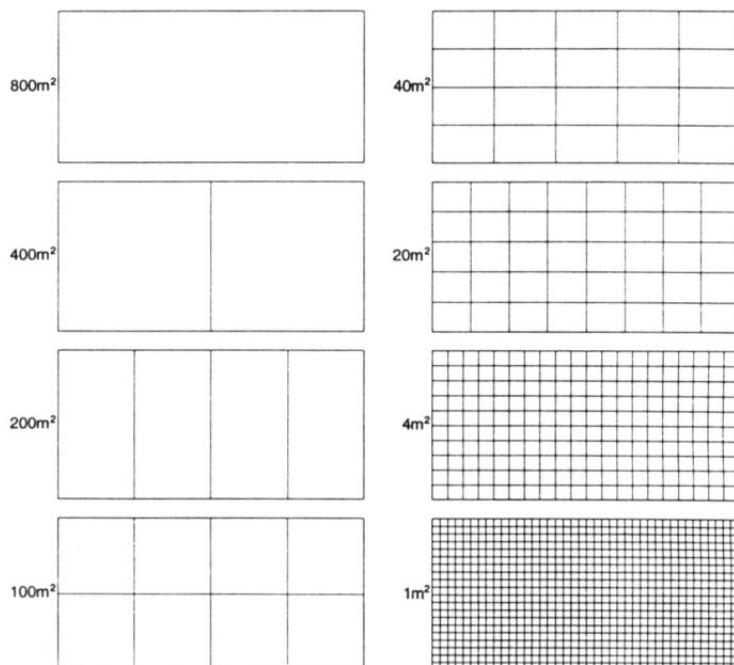


Abb. 8: Unterteilung der 40 m x 20 m großen Probeflächen in Teilflächen unterschiedlicher Größe

3.3.4 Vegetationsstruktur

3.3.4.1 Vegetationshöhe

Im September 1992 wurde im *Puccinellia*-Rasen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes und im *Festuca*-Rasen des Friedrichskoog-Vorlandes die mittlere Vegetationshöhe bestimmt. Die Messungen wurden in allen Parzellen auf Flächen von 40 m x 20 m Größe durchgeführt, die etwa 400 m vom Deich entfernt liegen (s. Abb. 4 & 5). Für die Ermittlung der mittleren Vegetationshöhe wurde eine Styroporscheibe von 50 cm Durchmesser und einem Gewicht von 315 g verwendet, durch die zentral ein senkrechter Meßstab verläuft. Dieser ist nicht fest mit der Scheibe verbunden. Bei der Messung wird der Stab auf den Boden der zu messenden Fläche gestellt und die Scheibe fallengelassen. Sie liegt der Vegetation auf, wobei vereinzelt hochstehende Halme niedergedrückt werden, die mittlere Vegetationshöhe jedoch nicht beeinflußt wird, da die Scheibe mit weniger als 0,2 g/cm² ein geringes Gewicht pro Flächeneinheit besitzt. Auf den 40 m x 20 m großen Flächen wurden jeweils 800 Messungen im 1 m²-Raster durchgeführt, um die kleinräumige Variabilität der Vegetationshöhe zu erfassen. Die Messungen erfolgten dabei in der Mitte der 1 m² großen Teilflächen. Mit dem Test von Kolmogorov-Smirnov wurden die Daten auf Normalverteilung getestet. Als Maß für die Heterogenität der Vegetationshöhen innerhalb einer Fläche werden Median, Quartile und Amplituden angegeben (s. auch 3.7).

Im Sönke-Nissen-Koog-Vorland wurden zusätzlich auf allen Parzellen Messungen entlang von Transekten vom Deich zum Watt durchgeführt (s. Abb. 4). Dabei wurden auf jedem Feld in mittlerer Entfernung vom Schafsdamm jeweils 30 Meßwerte im *Puccinellia*-Rasen der Beetsieten erhoben. Als Ergebnisse werden ebenfalls Median, Quartile und Amplituden angegeben.

Anmerkungen zur Methode

Die Vegetation im Friedrichskoog-Vorland wird von *Festuca rubra* (Rotschwingel) dominiert. Die Blätter dieser Art können sehr lang werden, sind dann jedoch wie auch die Sprosse häufig niederliegend. Die Messungen mit der Styroporscheibe erfassen nicht die Blatt- und Sproßlänge niederliegender Pflanzen, stellen jedoch ein Maß für die vertikale Struktur und Verteilung der Vegetation dar. Demnach können die mittleren Vegetationshöhen im *Festuca*-Rasen relativ niedrig sein, obwohl dort hohe Blattlängen auftreten (vgl. Dierßen et al. 1994 b).

3.3.4.2 Evenness

Die Berechnung der Evenness ermöglicht den Vergleich der Diversität von Beständen mit unterschiedlichen Artenzahlen (Haeupler 1982). Sie bietet die Möglichkeit, die "Gleichverteilung" von Pflanzenarten innerhalb eines Bestandes als Strukturparameter der Vegetation zusammenfassend zu beschreiben.

Bei der Berechnung wird zunächst die Diversität H' nach der Formel von Shannon (1949) ermittelt:

$$H' = -k \sum_{i=1}^n p_i \ln p_i \quad \text{mit } p_i = n_i/N$$

H' = Diversität, n_i = mittlere Deckung der i -ten Art, N = Summe der Deckungen aller Arten.

n = Gesamtzahl der Arten, $k = 1$

Die Evenness E wird dann nach folgender Formel errechnet:

$$E = H' / H_{\max} \cdot 100$$

bei $H_{\max} = \ln n$ ergibt sich:

$$E = H' / \ln n \cdot 100$$

Die zeitliche Veränderung der Evenness bei unterschiedlicher Beweidungsintensität wird am Beispiel der Dauerflächendaten (s. 3.3.1) dargestellt. Als Bezugsgrundlage wurde eine Flächengröße von 4 m^2 gewählt, für welche die mittleren Deckungsgrade aller Pflanzenarten errechnet wurde. Bei 5 m^2 großen Dauerflächen wurde der Quadratmeter im Übergangsbereich zur Gruppe nicht in die Analyse einbezogen.

Im Sönke-Nissen-Koog-Vorland wurde die Evenness außerdem für die 80 m^2 großen Probeflächen berechnet, auf denen die räumliche Verteilung aller Pflanzenarten im Jahr 1993 kleinräumig aufgenommen wurde (s. 3.3.2.2).

Um Angaben über die Evenness in langfristig unbeweideten Salzwiesen zu erhalten, wurden Evenness-Werte für Vegetationsaufnahmen entlang von Transekten (Daten von Aegerter 1993) berechnet. Die Transektaufnahmen wurden dabei in Abschnitte von 4 m^2 unterteilt um den Vergleich mit den Ergebnissen der Dauerflächen zu ermöglichen. Zum Vergleich mit den 80 m^2 großen Probeflächen wurden Evenness-Werte außerdem für die im Rahmen der vorliegenden Arbeit kartierten Flächen (3.3.2.2) ermittelt.

3.4 Vermessung

Für die Probenahmestellen der bodenkundlichen Untersuchungen wurde in den Jahren 1993 und 1994 die Höhenlage über NN ermittelt. Die Vermessung wurde mit einem Nivelliergerät Ni 32 der Firma Zeiss durchgeführt. Als Referenzpunkte dienten markierte Punkte bekannter Höhe, die von den Ämtern für Land- und Wasserwirtschaft (Husum und Heide) eingemessen worden waren.

Für die Probenahmestellen der Zeitreihenuntersuchungen wird die mittlere Höhe über NN angegeben.

Die Flächen für die Untersuchung der kleinräumigen Verteilung der Vegetation (s. 3.3.2.2) sowie der räumlichen Variabilität des Bodens (s. 3.6.2.3) wurden im 1 m² -Raster vermessen. Mit Hilfe des Programmes "Surfer" (Golden Software) konnten Höhenlinienkarten erstellt werden. Um für weitere Auswertungen Höhenangaben für jeden Quadratmeter zu erhalten, wurden die Werte der vier Eckpunkte gemittelt. Für die Untersuchungen im 0,0625 m² -Raster wurde zusätzlich lokal ein Feinnivelllement durchgeführt. Für die vegetationskundlichen Dauerflächen (s. 3.3.1) liegen Höhenangaben aus dem Jahr 1989 vor (Dierßen et al. 1994 c).

3.5 Überflutungsgeschehen

Um die Überflutungshäufigkeit zu bestimmen, wurden Daten der jeweils nächstgelegenen Pegel ausgewertet, die von den Ämtern für Land- und Wasserwirtschaft (Husum und Heide) zur Verfügung gestellt worden waren. Für das Sönke-Nissen-Koog-Vorland konnten Daten des Pegels Sönke-Nissen-Siel verwendet werden, der etwa 5 km von den Beweidungsparzellen entfernt liegt. In Süderhafen befindet sich ein Pegel direkt angrenzend an das Untersuchungsgebiet am Hafen. Der Bezugspegel für das Friedrichskoog-Vorland liegt am Hafen von Friedrichskoog und ist damit etwa 4 km von den Versuchsfächern entfernt.

Begleitend zu den Untersuchungen im Sönke-Nissen-Koog- und Friedrichskoog-Vorland wurde anhand der Hochwasserdaten des Zeitraums 1989-1993 die jährliche Überflutungshäufigkeit für alle relevanten Höhenlagen bestimmt (s. Tab. A1, Anhang). Außerdem wurden für die Zeiträume der Bodenprobenahmen in den Vorländern von Süderhafen und des Sönke-Nissen-Kooges die Überflutungshäufigkeiten an allen Probenahmestellen in den 10 Tagen und den 30 Tagen vor der Probenahme berechnet.

Die Angaben der Ämter für Land- und Wasserwirtschaft zum langjährigen MThw beziehen sich für alle Untersuchungsgebiete auf den Zeitraum 1981-1990.

3.6 Bodenkundliche Untersuchungen

3.6.1 Bodenprofilansprachen

Im Rahmen der "Ökosystemforschung Wattenmeer" fanden Bodenprofilansprachen in den Beweidungsparzellen des Sönke-Nissen-Koog- und Friedrichskoog-Vorlandes statt (Dierßen et al. 1994 a). Einige der Bodenprofile werden exemplarisch in dieser Arbeit dargestellt. Zusätzlich wurden in der unbeweideten Parzelle des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes Bodenprofile entlang von zwei Transekten quer zum Beetprofil aufgenommen. Die beiden Transekten befanden sich 10 m entfernt voneinander an den Rändern der Fläche, auf welcher die kleinräumige Variabilität der Salzkonzentrationen und Bodenwassergehalte (s. 3.6.2.3, Abb. 9) untersucht wurde.

Die Bodenprofilansprachen wurden an Bohrkernen vorgenommen, um die Zerstörung der Probenflächen zu minimieren. Bis 50 cm Bodentiefe wurden die Bohrkerne mit dem Marschenlöffel genommen, der einen Durchmesser von 6 - 9 cm hat und damit eine gute Übersicht über die erfaßten Bodenhorizonte ermöglicht. In tieferen Bodenschichten wurde der Pürckhauer-Bohrer verwendet. In der Regel wurden die Profile bis 120 cm Bodentiefe aufgenommen. Lag der Gr-Horizont tiefer, so wurde eine Verlängerung benutzt, um ihn zu erfassen.

Die Bezeichnung der Bodenhorizonte richtet sich nach der Bodenkundlichen Kartieranleitung (AG Bodenkunde 1982). Folgende Parameter wurden nach der (bereits vor der Veröffentlichung als Praktikumsskript des Instituts für Pflanzenernährung und Bodenkunde Kiel verfügbaren) Kartieranleitung von Schlichting et al. (1995) im Gelände erhoben: Bodenart, Bodenfarbe (Munsell-Farbtafeln), Flächenanteil und Verteilung von Eisen- und Manganverbindungen sowie Reduktionsmerkmalen, Durchwurzelungsgrad.

Um den Zusammenhang zwischen der Höhe über NN und der Tiefe des Gr-, bzw. der Mächtigkeit des Go-Horizonts zu überprüfen, wurde aufgrund der Abweichung der Daten von der Normalverteilung der Spearman-Rangkorrelationskoeffizient r_s berechnet (vgl. Lozán 1992).

3.6.2 Bodenwassergehalte und Salzkonzentrationen

Vorbemerkungen

Um die Salzdynamik in den Untersuchungsgebieten zu charakterisieren, wurden in der vorliegenden Untersuchung die Chloridkonzentrationen der Böden ermittelt. Chlorid ist das Salz mit dem höchsten Anteil (55%) am Gesamt-Salzgehalt des Meerwassers (Harvey 1957 in Adam 1990). Hansen (1982) stellte in Salzmarschen fest, daß der Chloridgehalt des Bodens sehr gut

mit dem Gesamt-Salzgehalt korreliert ($r=0,99$ $p<0,01$). Nach Giani et al. (1993) bleibt die prozentuale Zusammensetzung mobiler Kationen auch bei starken Schwankungen der Gesamtsalzgehalte in Salzmarschen relativ konstant. Ergebnisse der Chloridmessungen werden von dieser Autorin nicht einzeln dargestellt. Es ist jedoch davon auszugehen, daß der Chloridanteil an den Gesamtsalzen ebenfalls zeitlich konstant ist (vgl. auch Adam 1990). Insofern ist es möglich, aus der Chloriddynamik auf die Dynamik der Gesamt-Salzkonzentrationen zu schließen.

3.6.2.1 Zeitreihen

Jahresgang

In den Beweidungsparzellen des Sönke-Nissen-Koog- und Friedrichskoog-Vorlandes wurden vom 22.10.1992 - 20.10.1993 im Rahmen der Untersuchungen zur Stickstoff-Nettomineralisation (Dierßen et al. 1994 a) im Abstand von 6 Wochen (einmal 8 Wochen) die Wassergehalte und Chloridkonzentrationen der Böden in den Parzellen mit 0, 1,0 und 3,4 Schafeinheiten/ha bestimmt. Eine Kurzcharakteristik der untersuchten Standorte findet sich in Tabelle 2. Ihre Lage wird in Abbildung 4 & 5 dargestellt. Um den Einfluß räumlicher Variabilität auf die Ergebnisse dieser Untersuchungen zu minimieren, wurden die Proben an jedem Standort innerhalb von festgelegten Feldern der Beetseite in vergleichbarer Höhenlage genommen.

Die Probenahme erfolgte in der oberen Bodenschicht (0-10 cm). An jedem Standort wurden 8 - 9 Parallelproben untersucht. Nach der Probenahme wurde ein Teil der Bodenprobe bei 65 °C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet, um den Wassergehalt zu bestimmen. Die Angabe erfolgt in Gewichtsprozent bezogen auf das Frischgewicht [%].

Für die Chloridbestimmung wurden 20 g frischer Boden mit 80 ml Aqua bidest versetzt und eine halbe Stunde geschüttelt. Nach einer Zentrifugation bei 10000 U/min wurde der wässrige Überstand mit Einmalspritzen abgenommen und bis zur Messung bei -18 °C tiefgefroren.

Die Messung der Chloridkonzentrationen wurde mit einer chloridsensitiven Elektrode der Firma Ingold (Nr. 15 213 3000) durchgeführt. Die Nachweisgrenze lag bei 0,1 g Cl⁻/l.

Die Chloridkonzentration im Eluat wurde mit Hilfe externer Standards unter Einbezug des Bodenwassergehalts auf die Konzentration in der Bodenlösung feldfrischer Proben umgerechnet. Sie wird in g Cl⁻/l Bodenlösung [%] angegeben. Die Werte der Parallelproben wurden pro Standort gemittelt.

Tab. 2: Kurzcharakteristik der Standorte für die Untersuchung der zeitlichen Variabilität der Bodenwasser-gehalte und Salzkonzentrationen

Gebiet	Beweidung SE/ha	dominante Pflanzenart	Höhenlage
			(m ü. NN)
Sönke-Nissen-Koog- Vorland	3,4	<i>Puccinellia maritima</i>	1,80
	1,0	<i>Puccinellia maritima</i>	1,92
	0	<i>Puccinellia maritima</i>	1,93
	0	<i>Elymus pycnanthus</i>	2,10
Friedrichskoog-Vorland	3,4	<i>Festuca rubra</i>	2,19
	1,0	<i>Festuca rubra</i>	2,16
	0	<i>Festuca rubra</i>	2,14

Meßkampagne Juli/August 1992

Vom 3.7.-3.8. 1992 wurde zur Erfassung kurzfristiger Schwankungen der Chlorid- und Wassergehalte des Bodens eine einmonatige Meßkampagne im Sönke-Nissen-Koog-Vorland durchgeführt. An je einem Standort im Andelrasen der unbeweideten Parzelle und der Parzelle mit 3,4 Schafeinheiten/ha (s. Abb. 4) wurden im Abstand von drei bis vier (sechs) Tagen fünf Bodenproben genommen und bis zur weiteren Bearbeitung tiefgefroren. Die Extraktion sowie die Chlorid- und Wassergehaltsbestimmung erfolgten wie bei den Untersuchungen des Jahresgangs (s. o.). Bei der Auswertung wurden die Werte der Parallelproben gemittelt.

3.6.2.2 Tiefenprofile

Am 23.4.1992 und 10.8. 1992 wurden im Andelrasen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes und am 18.8.1992 im Rotschwingelrasen des Friedrichskoog-Vorlandes in den Parzellen mit 3,4 und 1,0 Schafeinheiten/ha sowie den unbeweideten Parzellen Bodenproben in fünf verschiedenen Bodentiefen (0-5, 10-15 20-25, 30-35 und 40-45 cm) genommen. Die Standorte sind in Abbildung 4 & 5 aufgeführt. Die Bestimmung der Chloridkonzentrationen und Bodenwasser-

gehalte erfolgte wie unter 3.6.2.1 beschrieben. Aus jeder Bodentiefe wurden Mischproben aus fünf Einstichen untersucht.

3.6.2.3 Räumliche Variabilität bei verschiedenen Rastergrößen

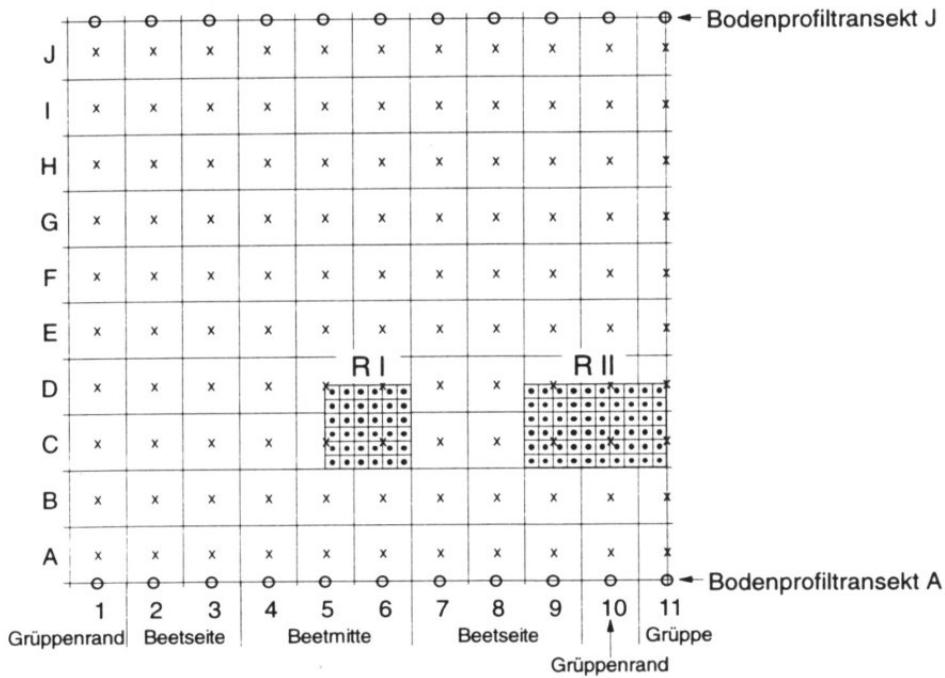
Am 12.5. und 27.9.1993 wurden im Sönke-Nissen-Koog-Vorland und im Vorland von Süderhafen Untersuchungen zur kleinräumigen Variabilität der Bodenwassergehalte und Salzkonzentrationen durchgeführt. Dabei wurden Proben der oberen Bodenschicht (0-5 cm) analysiert, da die Variabilität dort am größten ist (Aegerter 1993, Giani et al 1993).

Um den Einfluß der Begruppung auf die räumliche Variabilität zu ermitteln, wurde im Sönke-Nissen-Koog-Vorland eine Probefläche (SK I, s. Abb. 4) untersucht, die ein gesamtes Beetprofil samt Gruppe erfaßt (s. Abb. 9). Zum Vergleich wurde in Süderhafen eine ungegruppte Fläche ausgewählt, die durch eine natürliche Vegetationszonierung gekennzeichnet ist. Im Sönke-Nissen-Koog-Vorland wurden Probenahmen am 12.5.93 nach einer längeren Trockenperiode und am 27.9.93 nach einer Regenperiode durchgeführt, um den Einfluß der Witterung zu erfassen. In Süderhafen fand nur eine Probenahme am 27.9.93 statt.

Im Sönke-Nissen-Koog-Vorland wurden die Proben am 12.5.1993 in einem 1 m² -Raster auf der 10 m x 10,5 m großen Fläche SK I genommen. Am 27.9. wurde die Probenahme in diesem Raster wiederholt. Außerdem wurden auf derselben Fläche in der Beetmitte und kontinuierlich von der Beetseite bis in die Gruppe Proben im 0,0625 m² -Raster gesammelt (s. Abb. 9).

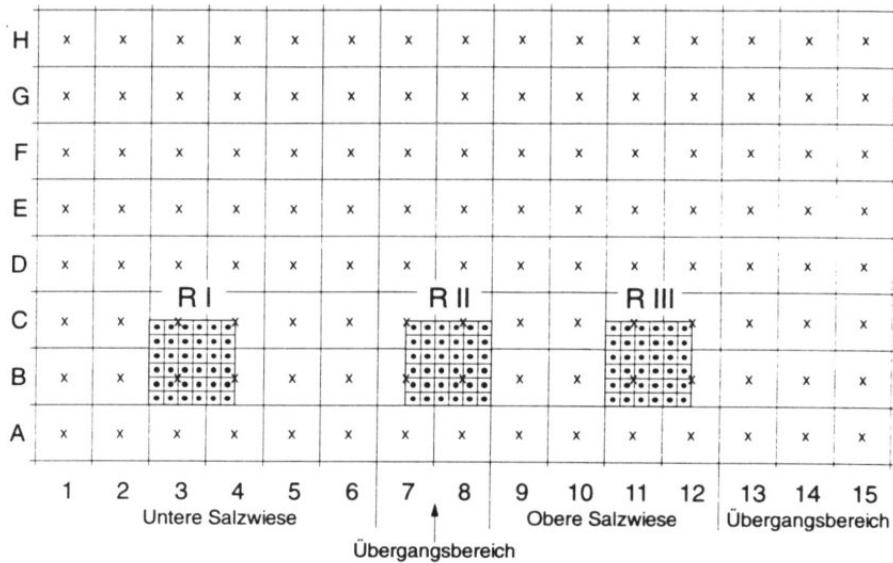
Im Vorland von Süderhafen erfolgte auf der 8 m x 15 m großen Fläche SH I (s. Abb. 6) am 27.9.93 ebenfalls eine Probenahme im 1 m² -Raster sowie im 0,0625 m² -Raster (s. Abb. 10). Die Probeflächen für das 0,0625 m² -Raster lagen in der unteren Salzwiese, im Übergangsbereich und in der oberen Salzwiese.

Alle Bodenproben wurden bis zur weiteren Bearbeitung bei -18 °C tiefgefroren. Die Bestimmung des Bodenwassergehalts erfolgte wie bei den Zeitreihenuntersuchungen (s. 3.6.2.1). Für die Chloridbestimmung wurde nach Voruntersuchungen die Methode geändert, da ein Ionenchromatograph benutzt werden konnte, der die Messungen erleichterte. Für die Extraktion von Chlorid wurden wie bei den Zeitreihenuntersuchungen 20 g Boden mit 80 g H₂O (Bidest) 30 Minuten lang geschüttelt. Die Lösung wurde mit Hilfe von Rhizon SMS (Eijkelkamp) filtriert. In der Regel wurden dadurch klare Lösungen gewonnen, die bis zur weiteren Messung tiefgefroren wurden. Waren die Extrakte durch Huminstoffe gelblich gefärbt, so wurden sie vor der Messung mit Hilfe von C18-Kartuschen (Baker 7020-03) gereinigt.



- ✗ Probenahme $1m^2$ -Raster (110 Proben)
- Probenahme $0,0625m^2$ -Raster (96 Proben)
- Bodenprofile der Transekte A und J

Abb. 9: Probenahmeraster zur Untersuchung der kleinräumigen Variabilität der Bodenfeuchte und der Chloridkonzentrationen und Lage der Bodenprofiltransekte auf der Fläche SK I in der unbeweideten Parzelle des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes. Die Fläche erstreckt sich im gegrüppten Vorland über ein Beet; sie ist 10,5 m breit und 10 m lang. Ein großes Quadrat entspricht $1 m^2$



- Probenahme 1m^2 -Raster (120 Proben)
- Probenahme $0,0625\text{m}^2$ -Raster (108 Proben)

Abb. 10: Probenahmeraster zur Untersuchung der kleinräumigen Variabilität der Bodenfeuchte und der Chloridkonzentrationen auf der Fläche SH I im langjährig unbeweideten, ungegrüppten Vorland von Süderhafen. Die Fläche ist $8\text{ m} \times 15\text{ m}$ groß. Ein großes Quadrat entspricht 1 m^2

Die Chloridbestimmung wurde an einem Ionenchromatographen (Fa. Sykam) durchgeführt. Die Zusammensetzung des Fließmittels und weitere Angaben zur Methode finden sich bei Aegerter (1993). Die Bestimmung der Ionen erfolgte dabei über einen Leitfähigkeitsdetektor (Sykam). Die Salzkonzentrationen im Extrakt wurden mit Hilfe externer Standards ermittelt und nach Abzug von Blindwerten auf die Bodenlösung feldfrischen Bodens umgerechnet. Die Angabe erfolgt in g Cl⁻/l Bodenlösung [%].

3.6.2.4 Statistische Auswertung

Für die statistische Auswertung der Untersuchungen zur räumlichen und zeitlichen Variabilität wurde das Programmpaket "Statistica" (Statsoft 1994) verwendet.

Im Sinne einer explorativen Datenanalyse werden für die Beschreibung der Variabilität Mediane, Amplituden und Quartile (s. 3.7, vgl. Bortz 1993, Statsoft 1994) angegeben. Dabei erfolgt die Berechnung getrennt für verschiedene Höhenbereiche, um Veränderungen der Werte und ihrer Streuung in Abhängigkeit von Höhengradienten zu ermitteln. Für das 1 m²-Raster fassen die Werte jeweils die Variabilität der Rasterfelder A1 - J1, A2 - J2 etc. (Fläche SK I, s. Abb. 9) beziehungsweise A1 - H1, A2 - H2 (Fläche SH I, s. Abb. 10) zusammen. Für das 0,0625 m²-Raster wurden Median, Quartile und Amplituden jeweils für die sechs in den Abbildungen vertikal übereinander dargestellten Probenahmepunkte berechnet.

Die Zusammenhänge zwischen den Bodenparametern und steuernden Faktoren wie Niederschlag und Überflutungshäufigkeit wurden mit Korrelationsanalysen erfaßt. Da Daten aus Zeitreihen von Termin zu Termin in der Regel nicht voneinander unabhängig sind, wurde ein Test auf Autokorrelation durchgeführt (Autocorrelation Function, Statsoft 1994). Für Überflutung, Niederschlag, Chloridkonzentrationen und Bodenwassergehalte konnte für keinen der Untersuchungsstandorte eine Autokorrelation festgestellt werden. Demnach liegen die Probenahmetermine offenbar soweit auseinander, daß eine Unabhängigkeit der Werte, die Voraussetzung für die Korrelationsanalyse ist, angenommen werden kann.

Der Zusammenhang zwischen der Chloridkonzentration im Boden und der Bodenfeuchte konnte mit Hilfe der Pearson'schen Produkt Moment Korrelation (Pearson's r) berechnet werden, da die Daten beider Parameter nicht von der Normalverteilung abwichen und im Bereich der gemessenen Werte ein linearer Zusammenhang festgestellt wurde. Da die Daten der Höhe über NN, der Niederschlagssumme und der Überflutungshäufigkeit in den 10 Tagen bzw. 30 Tagen vor der Probenahme von der Normalverteilung abwichen, wurde für die Beschreibung des Zusammenhangs zwischen Niederschlag oder Überflutung und Salzkonzentration die Spearman-Rangkorrelation berechnet (s. Lozán 1992). Der Einfluß von Höhenlage, Überflutung

tung und Niederschlag auf den Bodenwassergehalt wurde ebenfalls mittels des Spearman-Rangkorrelationskoeffizienten r_s beschrieben.

Erste Korrelationsanalysen ergaben, daß sowohl die Überflutungshäufigkeit als auch die Niederschlagssumme im Zeitraum von 10 Tagen vor der Probenahme in der Regel stärker mit Bodensalinität und -wassergehalt korreliert sind als die entsprechenden Werte für den Zeitraum von 30 Tagen. Bei der Darstellung der Zeitreihen (5.2.2.1) werden deshalb die Ergebnisse für den Zeitraum von 10 Tagen vor jeder Probenahme in der Untersuchungsperiode Oktober 1992 bis Oktober 1993 vorgestellt. Bei der Untersuchung der räumlichen Variabilität im September 1993 (s. 5.2.3.2, 5.2.3.3) wurde die Spearman-Rangkorrelation zwischen Chloridkonzentration bzw. Bodenwassergehalt und der Überflutungshäufigkeit in den 30 Tagen vor dem Probenahmettermin berechnet, da in den 10 Tagen vor der Probenahme zu wenige Überflutungen stattfanden.

3.7 Anmerkungen zur Charakterisierung räumlicher und zeitlicher Variabilität

Die Heterogenität biotischer und abiotischer Faktoren ist charakteristisch für zahlreiche Ökosysteme und wird inzwischen innerhalb der Ökologie schwerpunktmäßig untersucht (Kolasa & Pickett 1991, Caldwell & Pearcy 1994). Ihre Erforschung erfordert die Erfassung räumlicher und zeitlicher Veränderungen ökologisch relevanter Faktoren auf verschiedenen Maßstabsebenen (scales). Da Untersuchungen in hoher Auflösung zeitaufwendig sind, müssen räumliche und zeitliche Phänomene in der Regel getrennt voneinander untersucht werden. In der vorliegenden Arbeit wurden etwa bei der Untersuchung der Salzkonzentrationen im Boden Zeitreihen mit mehrwöchigem und kurzfristig auch mehrtägigem Probenahmeabstand an wenigen Standorten durchgeführt. Die kleinräumige Variabilität an einem Standort mußte dabei vernachlässigt werden. Untersuchungen in hoher räumlicher Auflösung auf verschiedenen Maßstabsebenen konnten dagegen nur an zwei Terminen durchgeführt werden. Durch die Auswahl der Probenahmetermine und -orte ergeben sich somit unterschiedliche Aspekte der möglichen Variabilität, die aber jeweils nur Ausschnitte darstellen (vgl. Kolasa & Rollo 1991, Allen & Hoekstra 1991).

Beim Vergleich von Daten, die in verschiedenen Raum- und Zeiträstern erhoben wurden, stellt sich die Frage, wie unterschiedliche Variabilität definiert und dargestellt werden kann. Methoden der deskriptiven Statistik bieten als Absolutmaße Amplituden (Differenzen zwischen Minima und Maxima) und die Grenzen der oberen und unteren Quartile (Bortz 1993). Der Variationskoeffizient wird in ökologischen Arbeiten häufig zur Beschreibung der Variabilität verwendet (z.B. Vestergaard 1982, Falk 1994). Er stellt ein Maß für die relative Variabilität

einer Stichprobe dar. Der Nachteil des Variationskoeffizienten liegt darin, daß er bei sehr niedrigen Mittelwerten hohe Werte ergeben kann, obwohl die absolute Streuung möglicherweise ebenfalls gering ist. Für die Beurteilung einer ökologischen Relevanz der Variabilität sind die Absolutmaße Amplituden und Quartile daher geeigneter.

4 Witterungsverlauf im Untersuchungszeitraum

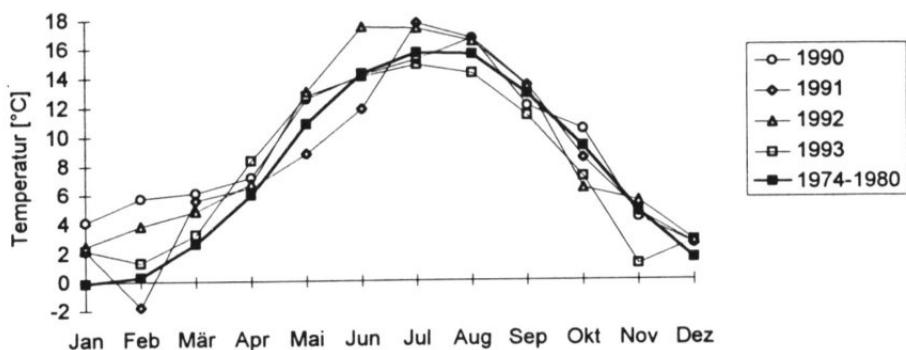
Das Untersuchungsjahr **1990** war durch überdurchschnittlich warme Winter- und Frühjahrstemperaturen und hohe Niederschlagsraten geprägt (s. Abb. 11). Die Jahressumme der Niederschläge lag sowohl in Nordfriesland als auch in Dithmarschen um 200-250 mm über den langjährigen Mittelwerten. Dabei waren die Monatsniederschlagssummen etwa im Juni und September etwa doppelt so hoch wie im langjährigen Vergleich.

In den ersten Monaten des Jahres **1991** traten niedrige Temperaturen auf. Außerdem waren insbesondere die Monate Mai und Juni kälter als im langjährigen Mittel. Im Juli und August wurden dagegen sehr hohe Temperaturen bei gleichzeitig hohen Niederschlagsraten erreicht. Die Niederschlagssumme für das Jahr 1991 entsprach etwa dem langjährigen Durchschnitt.

Während des gesamten Jahres **1992** mit Ausnahme des Monats Oktober lagen die Monatsmitteltemperaturen deutlich über dem Durchschnitt. Im Frühsommer 1992 trat zudem eine Trockenperiode auf. Im Zeitraum von Mitte Mai bis Anfang Juli fielen fast keine Niederschläge. Im Juli waren dann starke Niederschläge an wenigen Tagen zu verzeichnen. Erst ab Mitte August nahm die Niederschlagshäufigkeit zu. Trotz weit überdurchschnittlicher Niederschlagssummen im August und November lag die Jahressumme unter dem langjährigen Mittel.

Auch das Jahr **1993** war durch warme Winter- und Frühjahrstemperaturen gekennzeichnet. Ab Juni lagen die Monatsmitteltemperaturen dagegen deutlich unter dem Durchschnitt. Nach einem regenreichen Januar waren die Frühjahrsmonate des Jahres 1993 sehr trocken. Im März, April und Juni wurden nur ein Viertel bis die Hälfte der langjährigen Mittelwerte erreicht. Auch die erste Maihälfte war sehr trocken. Von Mitte April bis Mitte Mai fielen fast keine Niederschläge. Die Monate Juli bis September waren dagegen niederschlagsreicher als im Durchschnitt. Von den übrigen Monaten ist vor allem der Dezember mit besonders hohen Niederschlagssummen zu nennen.

Temperatur



Niederschlag

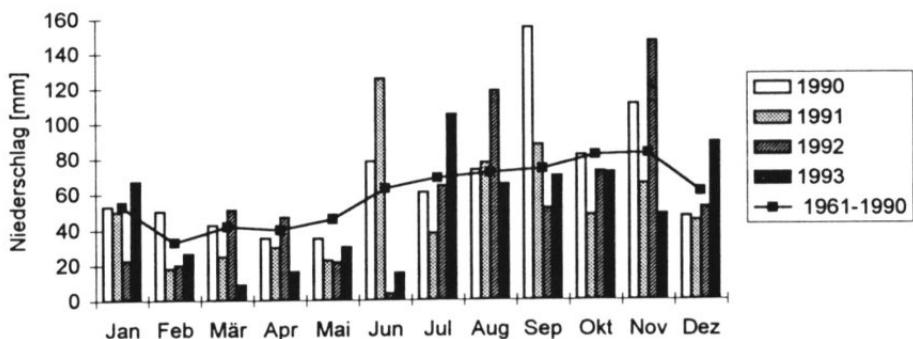


Abb. 11: Mittlere monatliche Temperaturen (Schwesing) und Niederschlagssummen (Nordstrand-Osterkoog) in den Jahren 1990-1993 im Vergleich zu den langjährigen Mittelwerten (Daten: Deutscher Wetterdienst)

5 Ergebnisse und Diskussion der Einzelergebnisse

5.1 Auswirkung unterschiedlicher Beweidungsintensität auf die Vegetation

Beweidungsexperimente mit über mehrere Jahre festgelegter Schafbeweidung unterschiedlicher Intensität wurden im Rahmen des Projektes Ökosystemforschung Wattenmeer Schleswig-Holstein erstmalig in Wattenmeer-Salzwiesen durchgeführt. Die Ergebnisse vegetationskundlicher Untersuchungen aus den Jahren 1989-1993 in den Beweidungsparzellen des Sönke-Nissen-Koog- und Friedrichskoog-Vorlandes werden von Dierßen et al. (1994 c) und Kiehl et al. (1996) dargestellt.

Um einen Überblick über die Vegetationsentwicklung nach der Nutzungsänderung zu geben, werden die Ergebnisse der dort durchgeführten Dauerflächenuntersuchungen und der Karterierung beweidungsempfindlicher Pflanzenarten in den folgenden Abschnitten zusammengefaßt und durch die Untersuchung der kleinräumigen Verteilung der Vegetation ergänzt (5.1.1).

Der Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit liegt anschließend auf der Darstellung des Beweidungseinflusses auf die Artenvielfalt (5.1.2) und die Vegetationsstruktur (5.1.3), da diese Parameter in der Diskussion um Naturschutzziele als bedeutsam angesehen werden (vgl. Stock et al. 1994).

5.1.1 Überblick über die Vegetationsentwicklung nach Extensivierung oder Aufgabe der Beweidung

5.1.1.1 Vegetationsentwicklung von 1989-1992

Sönke-Nissen-Koog-Vorland

Die Ergebnisse der Dauerflächenuntersuchungen im Sönke-Nissen-Koog-Vorland zeigen, daß *Puccinellia maritima* bei intensiver Schafbeweidung (3,4 Schafeinheiten/ha) während des gesamten Untersuchungszeitraums von 1989-1992 dominiert (s. Abb. 12). Unter den Kräutern überwiegen in der niedrigen Vegetation die einjährigen Arten. *Salicornia europaea* kommt mit hoher Deckung vor. Populationsschwankungen sind möglicherweise auf unterschiedliche Ablagerung von Diasporen oder auf den Einfluß von Witterungsbedingungen zurückzuführen. *Suaeda maritima* tritt dagegen gleichmäßig mit geringerer Deckung auf. Mehrjährige Kräuter wie *Aster tripolium* werden von den Schafen häufig verbissen und weisen sehr geringe Deckungsgrade auf.

Auf der Parzelle mit 1,0 Schafeinheiten/ha nimmt die Deckung von *Puccinellia maritima* und *Salicornia europaea* nach der Extensivierung der Beweidung ab. Für *Suaeda maritima* ist dagegen von 1989 bis 1992 eine Zunahme zu verzeichnen. *Aster tripolium* wird auch an diesem Standort stark verbissen und tritt über den gesamten Zeitraum nur mit geringer Deckung auf.

Ein ähnliches Bild zeigt sich auf der deichnahen Dauerfläche der Parzelle mit 0,5 Schafeinheiten/ha. Dort kommt außer den bisher genannten Arten auch der Rotschwingel *Festuca rubra* vor, welcher sich von 1989 bis 1992 leicht ausbreitet.

In der unbeweideten Parzelle ist der Deckungsrückgang von *Puccinellia* am stärksten. Bei *Suaeda maritima* zeigt sich nach einem anfänglichen Anstieg der Populationsgröße bereits nach zwei bis drei Jahren ein starker Rückgang. *Aster tripolium* und *Halimione portulacoides* weisen dagegen kontinuierliche Deckungszunahmen auf. Beide Arten besitzen nach drei Jahren Deckungsanteile von etwa 20 %. Auch der Anteil von *Festuca rubra* nimmt zu.

Auf den deichfernen Dauerflächen und den Flächen in mittlerer Entfernung vom Deich sind in der Regel ähnliche Entwicklungen in Abhängigkeit von der Beweidungsintensität zu beobachten (s. Tab. A2 - A5, Anhang). Auf deichferneren Flächen der Parzelle mit 0,5 Schafeinheiten/ha, die nur selten von Schafen aufgesucht werden, verläuft die Vegetationsentwicklung jedoch ebenso wie auf der unbeweideten Parzelle.

Friedrichskoog-Vorland

In der Vegetation deichnaher Flächen ist *Festuca rubra* bei allen Beweidungsstufen dominant (s. Tab. A6 - A9, Anhang). Mit geringerer Deckung kommen außerdem *Agrostis stolonifera* und *Juncus gerardii* vor. Für diese Gräser sind deichnah keine beweidungsbedingten Unterschiede in der Deckung zu erkennen. Jährliche Schwankungen können witterungsbedingt sein. Der Rückgang von *Festuca rubra* etwa im Jahr 1992 auf der Parzelle mit 0,5 Schafeinheiten/ha ist jedoch vermutlich auf Schädlingsbefall zurückzuführen. Einjährige Kräuter kommen auf allen Parzellen kaum oder gar nicht vor. Die niedrigwüchsigen Arten *Glaux maritima* und *Armeria maritima* weisen auf den beweideten Flächen höhere Deckungsgrade auf als auf der unbeweideten. Dort werden sie von *Festuca rubra* verdrängt.

In mittlerer Entfernung vom Deich tritt bei etwas tiefer gelegenen Flächen neben *Festuca rubra* auch *Puccinellia maritima* mit höherer Deckung auf (s. Abb. 13). Bei intensiver Beweidung ist der Anteil beider Arten etwa gleich. Auf der unbeweideten Fläche ist dagegen ein Dominanzwechsel zu beobachten. *Puccinellia maritima* geht von 1989 bis 1992 stark zurück, während die Deckung von *Festuca rubra* von 15 auf 80 % ansteigt. Krautarten kommen bei allen Beweidungsstufen nur mit geringer Deckung vor.

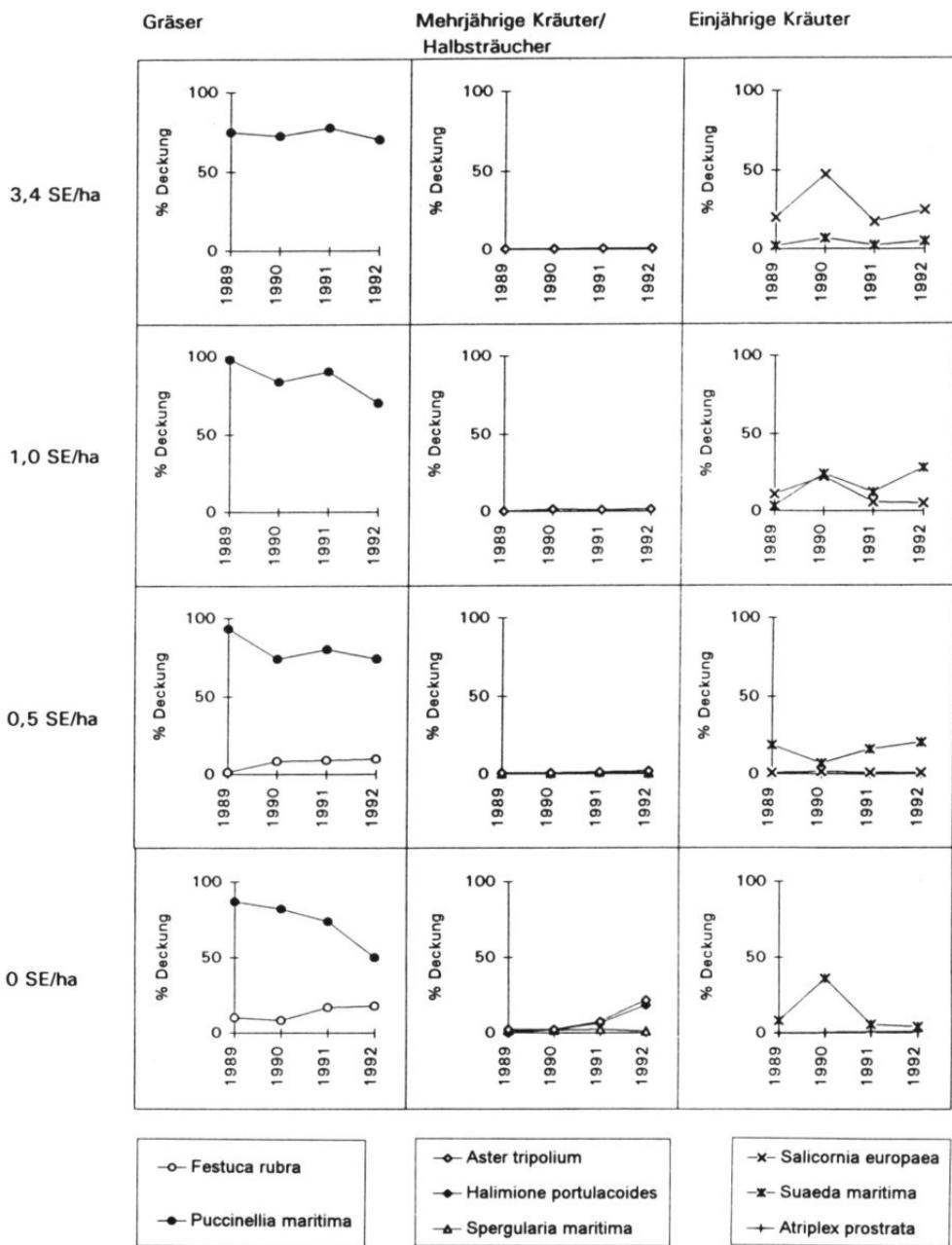


Abb. 12: Vegetationsentwicklung auf deichnahen Dauerflächen (1989-1992) im Sönke-Nissen-Koog-Vorland bei unterschiedlicher Beweidungsintensität

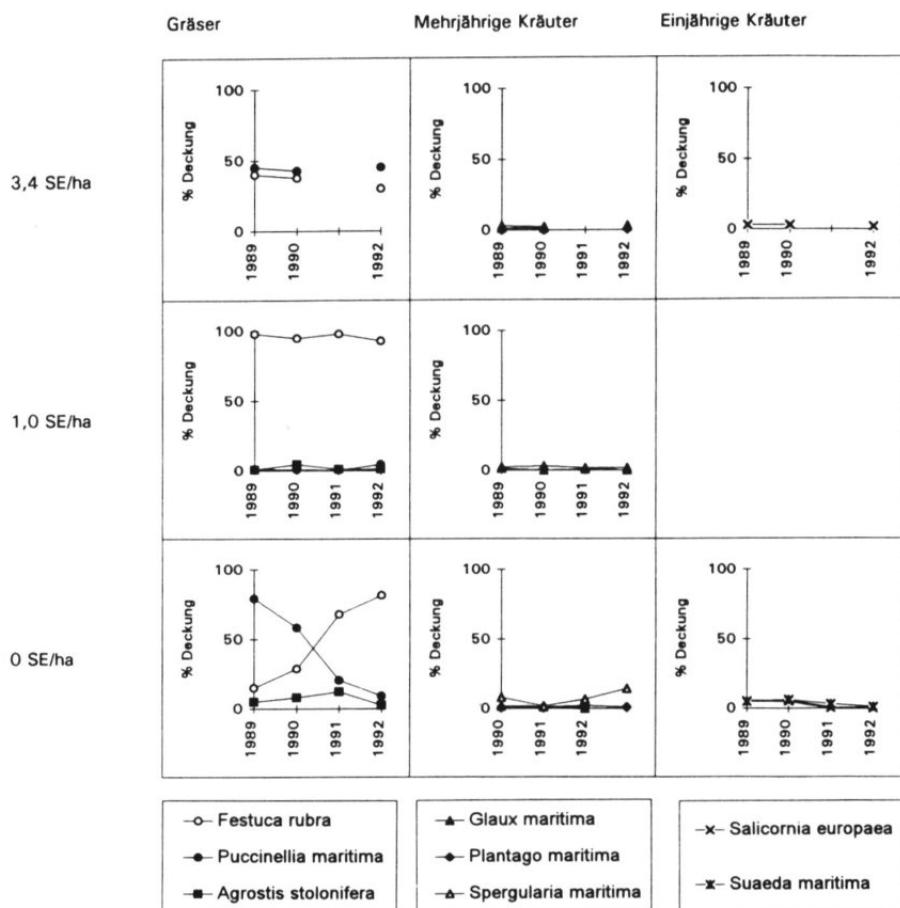


Abb. 13: Vegetationsentwicklung auf Dauerflächen in mittlerer Entfernung vom Deich im Friedrichskoog-Vorland bei unterschiedlicher Beweidungsintensität

Die Vegetation wattnaher Flächen ist auf allen Parzellen des Friedrichskoog-Vorlandes durch die Dominanz von *Puccinellia maritima* und das Vorkommen von *Salicornia europaea* und *Spartina anglica* geprägt (s. Tab. A6 - A9, Anhang). Auf der unbeweideten Parzelle und der Parzelle mit 0,5 Schafeinheiten/ha nimmt *Salicornia* von 1989 bis 1992 ab. Bei intensiver Beweidung steigt die Deckung des Quellers dagegen an. Da alle Flächen arm an mehrjährigen Krautarten sind, treten diesbezüglich keine beweidungsabhängigen Unterschiede auf.

5.1.1.2 Ausbreitung beweidungsempfindlicher Arten

Sönke-Nissen-Koog-Vorland

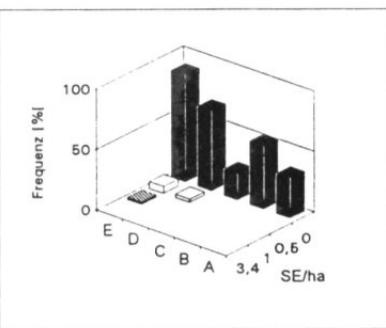
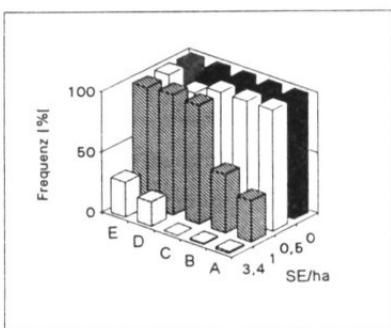
Die Ergebnisse der Rasterkartierung (s. 3.3.2.1) zeigen, daß die Verbreitung von *Halimione portulacoides* beweidungabhängig ist (s. Abb. 14). Bei intensiver Schafbeweidung treten die Pflanzen in Deichnähe nur sehr vereinzelt auf. Auch deichfern ist die Häufigkeit und die Größe der Bestände gering. Auf der Parzelle mit 1,0 Schafeinheiten/ha ist ein deutlicher Gradient von deichnahen zu wattnahen Flächen festzustellen. In größerer Entfernung vom Deich ist *Halimione* häufiger. Nur dort sind einige Bestände mit mehr als 5 % Deckung/250 m² anzutreffen. Bei extensiverer Schafbeweidung (0,5 Schafeinheiten/ha) kommt *Halimione* auf der gesamten Parzelle in hoher Frequenz vor. Größere Bestände (> 5 % Deckung) treten jedoch auch hier nur deichfern auf. Auf der unbeweideten Parzelle kommt *Halimione* überall mit einer Häufigkeit von 100 % vor. Bestände mit mehr als 5 % Deckung/250 m² sind auf der gesamten Parzelle mit einem Schwerpunkt auf wattnahen Flächen zu finden.

Die Kartierung blühender Strandastern (*Aster tripolium*) ergibt ein ähnliches Bild. Bei intensiver Schafbeweidung (3,4 Schafeinheiten/ha) kommen fast keine Pflanzen zur Blüte. Mit abnehmender Beweidungsintensität nimmt der Anteil blühender Astern stark zu. Auf der Parzelle mit 1,0 Schafeinheiten/ha sind nur kleine Bestände (< 5% Deckung/250 m²) zu finden, deren Häufigkeit allerdings deichfern zunimmt. Bestände mit mehr als 5 % Deckung/250 m² wurden in allen Rasterfeldern der unbeweideten Parzelle und in deichferneren Bereichen der Parzelle mit 0,5 Schafeinheiten/ha gefunden.

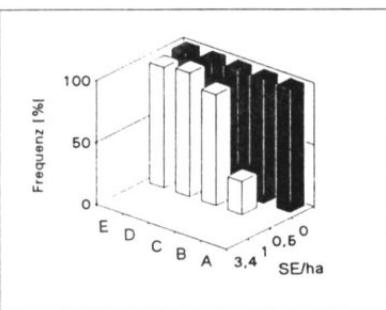
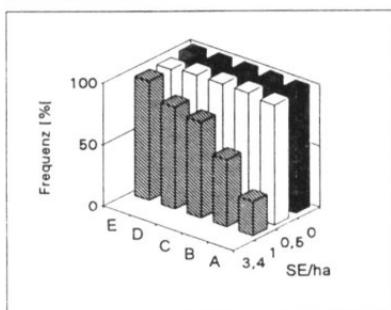
Elymus pycnanthus wächst im Sönke-Nissen-Koog-Vorland lediglich an höhergelegenen Standorten in den Beetmittnen sowie an gut entwässerten Priel- und Grabenrändern. Diese Art weist daher im Jahr 1992 im Vergleich zu *Halimione portulacoides* und *Aster tripolium* auf allen Parzellen wesentlich geringere Häufigkeiten der Bestände < 5% Deckung/250 m² auf. Bestände mit mehr als 5% Deckung/250 m² kommen in geringer Frequenz nur auf der unbeweideten Parzelle und deichfernen Flächen der Parzellen mit 0,5 und 1,0 Schafeinheiten/ha vor.

Bestände < 5 % Deckung/250 m²Bestände > 5 % Deckung/250 m²

Halimione portulacoides



Aster tripolium,
blühende Pflanzen



Elymus pycnanthus

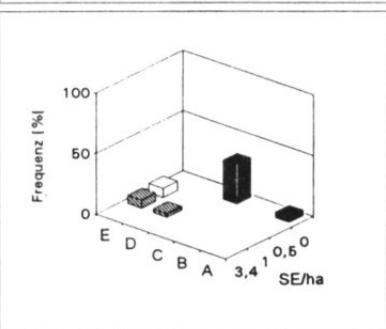
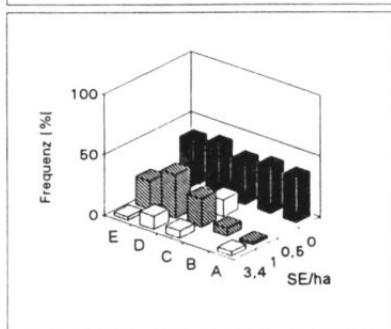


Abb. 14: Rasterkartierung beweidungsempfindlicher Pflanzenarten im Sönke-Nissen-Koog-Vorland: Frequenz von *Halimione portulacoides*, *Aster tripolium* (blühend) sowie *Elymus pycnanthus* in Abhängigkeit von der Beweidungsintensität und der Entfernung vom Deich (A: deichnah bis E: deichfern, s. Abb. 7)

Friedrichskoog-Vorland

Beweidungsempfindliche Pflanzenarten wie *Artemisia maritima* oder blühende *Aster tripolium*-Pflanzen kamen zu Beginn des Beweidungsexperiments 1988 im Friedrichskoog-Vorland kaum vor. Nach der Nutzungsänderung verläuft ihre Ausbreitung im Vergleich zum Sönke-Nissen-Koog-Vorland recht langsam. Blühende Asternpflanzen kommen im Friedrichskoog-Vorland im Jahr 1992 ausschließlich in der unbeweideten Parzelle vor (s. Abb. 15). Auf allen anderen Parzellen wird *Aster tripolium* so regelmäßig verbissen, daß die wenigen dort vorkommenden Pflanzen nicht zur Blüte gelangen. Auch *Artemisia maritima* gedeiht vor allem auf der unbeweideten Parzelle. Die Anzahl der Vorkommen ist dort jedoch gering. Weitere kleine Bestände kommen zudem auf der Parzelle mit 0,5 Schafeinheiten/ha vor.

Elymus pycnanthus ist überwiegend auf der unbeweideten Parzelle zu finden sowie vereinzelt auf den Parzellen mit 0,5 und 1,0 Schafeinheiten/ha. Die Ausbreitung dieser Art in der unbeweideten Parzelle verläuft langsamer als die von *Aster tripolium*, jedoch deutlich schneller als diejenige von *Artemisia maritima*.

Aster tripolium,
blühende Pflanzen

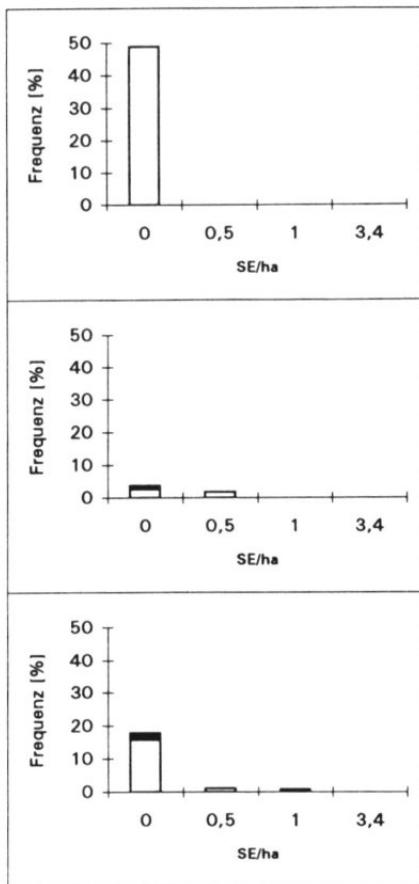


Abb. 15: Rasterkartierung beweidungsempfindlicher Pflanzenarten im Friedrichskoog-Vorland:
Frequenz von *Aster tripolium* (blühend), *Artemisia maritima* sowie *Elymus pycnanthus* in
Abhängigkeit von der Beweidungsintensität (Werte jeweils für die gesamte Parzelle).
Weiß: Bestände < 5 % Deckung/250 m², Schwarz: Bestände > 5 % Deckung/250 m²

5.1.1.3 Kleinräumige Verteilung verschiedener Pflanzenarten im Sönke-Nissen-Koog-Vorland in Abhängigkeit von der Topographie der Beete

Die kleinräumige Verteilung verschiedener Pflanzenarten im Sönke-Nissen-Koog-Vorland wird nicht nur durch die Schafbeweidung sondern auch durch die Topographie der Beete beeinflußt. *Puccinellia maritima* ist bei intensiver Schafbeweidung in der Parzelle mit 3,4 Schafeinheiten/ha und auf deichnahen Flächen der Parzelle mit 1,0 Schafeinheiten/ha großflächig dominant (s. Abb. 16, Umschlagtasche). Bei nachlassender Beweidungsintensität (1,0 Schafeinheiten/ha deichfern, 0,5 Schafeinheiten/ha deichnah) kann diese Art auf höhergelegenen Flächen in der Beetmitte und an gut entwässerten Gruppenrändern von Arten wie *Festuca rubra*, *Artemisia maritima* und *Elymus pycnanthus* verdrängt werden, deckt aber weiterhin auf den Beetseiten große Flächen. In der unbeweideten Parzelle und den faktisch ebenfalls unbeweideten deichfernen Bereichen der Parzelle mit 0,5 Schafeinheiten/ha wird *Puccinellia* zum Lückenbüßer, auf dessen Kosten sich mehrjährige Dicotyledonae wie *Aster tripolium* und *Halimione portulacoides* ausbreiten. Die beiden letztgenannten Arten treten bei intensiver Beweidung (3,4 Schafeinheiten/ha, 1,0 Schafeinheiten/ha deichnah) nur als einzelne Sprosse auf und bei extensiver Nutzung im Sönke-Nissen-Koog-Vorland in Form kleiner Flecken. In der unbeweideten Parzelle und auf deichfernen Flächen der Parzelle mit 0,5 Schafeinheiten/ha sind sie fast auf der gesamten Beetbreite fleckenhaft verteilt. *Artemisia maritima* und *Elymus pycnanthus* kommen bei intensiver Beweidung ebenfalls nur vereinzelt vor. Bei extensiver Beweidung und auf unbeweideten Flächen können beide Arten dagegen in der Beetmitte Herden von mehreren Quadratmetern Größe bilden.

Salicornia europaea ist nur bei intensiver Beweidung großflächig anzutreffen, mit einem Schwerpunkt im Bereich der schlecht entwässerten Beetseiten (s. Abb. 16, Umschlagtasche). Diese einjährige Art ist in der dichteren Vegetation extensiv beweideter und unbeweideter Flächen auf wenige kleine Vegetationslücken beschränkt. *Suaeda maritima* ist in der Vegetation intensiv und extensiv beweideter Salzwiesen flächenhaft verbreitet. Bei extensiver Beweidung findet *Suaeda* optimale Entwicklungsmöglichkeiten und weist höhere Deckungsgrade auf als in der intensiv beweideten Parzelle. Auf unbeweideten Flächen ändert sich das Verteilungsmuster, da *Suaeda* auf Lücken zwischen den mehrjährigen Arten zurückgedrängt wird.

5.1.1.4 Diskussion

Artenzusammensetzung und Populationsdynamik

Die Schafbeweidung wirkt sich sowohl auf die Artenzusammensetzung als auch auf die Dominanzverhältnisse der Salzwiesenvegetation aus. Dabei sind Verbiß und Tritt als wesentliche Faktoren anzusehen. Gräser werden bei intensiver Schafbeweidung gefördert, da sie aufgrund ihres interkalaren Meristems ein hohes Regenerationsvermögen und damit einen Konkurrenzvorteil gegenüber Kräutern besitzen (vgl. Dierßen et al. 1994 c). In mittlerer Höhenlage ist bei Beweidungsaufgabe insbesondere im Friedrichskoog-Vorland eine Verdrängung von *Puccinellia maritima* durch *Festuca rubra* zu beobachten (s. Abb. 13). Ähnliche Ergebnisse werden von Ranwell (1968) für britische und von Neuhaus (1994) für nordfriesische Salzwiesen beschrieben. *Puccinellia* ist als ausläuferbildende Art der unteren Salzwiese in der Lage, offene Bodenstellen schnell zu besiedeln, und hat damit bei intensiver Beweidung auch in der oberen Salzwiese einen Konkurrenzvorteil. Bei Beweidungsaufgabe verschiebt sich die Vegetationszonierung. *Festuca rubra* ist unter ungestörten Bedingungen konkurrenzkräftiger, da diese Art dann einen dichten Filz lebender und toter Blätter bilden kann, in welchem kaum andere Pflanzenarten gedeihen (vgl. Kiehl et al. 1996).

Einjährige Kräuter wie *Salicornia europaea* oder *Suaeda maritima* können sich in der niedrigen, stellenweise lückigen Vegetation stark beweideter Flächen der unteren Salzwiese leicht ansiedeln. Beide Arten werden offenbar nicht gezielt von den Schafen verbissen (Wiggershaus 1994), jedoch in ihrer Wuchshöhe durch Trittschäden beeinträchtigt (Ketner 1972, Dierßen et al. 1994 b).

Salicornia als lichtliebende Art geht bei abnehmender Beweidungsintensität stark zurück. Diese Art benötigt zur Keimung und Etablierung offene Bodenstellen, die auf unbeweideten Salzwiesen kaum zu finden sind (Bakker et al. 1985, Bakker & de Vries 1992). *Suaeda maritima* kann sich dagegen auch in dichterer Vegetation und in Streuauflagen ansiedeln. Langfristig wird *Suaeda* jedoch ebenso wie *Puccinellia maritima* auf unbeweideten Flächen der unteren und mittleren Salzwiese durch die Ausbreitung mehrjähriger Dicotyledonae zurückgedrängt (s. 5.1.1.1).

In der oberen Salzwiese spielen einjährige Arten eine geringere Rolle und treten hauptsächlich in Vegetationslücken überbeweideter Standorte oder an Spüläumen auf. Durch Beweidung werden hier neben den Gräsern vor allem mehrjährige, niedrigwüchsige Krautarten wie *Armeria maritima* oder *Glaux maritima* gefördert. Aufgrund ihres kriechenden Wuchses oder der Ausbildung von Blattrosetten, die dem Boden dicht anliegen, werden sie durch eine

Beweidung kaum geschädigt (vgl. Köstler & Krogoll 1991). In der höheren Vegetation unbe- weideter Flächen werden sie dagegen durch Lichtkonkurrenz innerhalb weniger Jahre ver- drängt.

Halimione portulacoides und *Aster tripolium* können sich im Sönke-Nissen-Koog-Vorland bei abnehmender Beweidungsintensität stark ausbreiten. *Halimione portulacoides* leidet auf beweideten Flächen offenbar vor allem unter der Trittbelaustung. Diese bewirkt einerseits eine mechanische Schädigung der Pflanzen, andererseits führt sie zur Bodenverdichtung und damit zu schlechterer Bodendurchlüftung, die einen Stressfaktor für die Pflanzen darstellt (Crawford 1989, Jensen et al. 1990, Svendsen & Blicher-Mathiesen 1992). Jungpflanzen von *Halimione* werden auch verbissen, ältere Pflanzenteile jedoch weniger gern gefressen (Dierßen et al. 1994 b, Wiggershaus 1994). Bei abnehmender Beweidungsintensität konnte sich *Halimione portulacoides* im Sönke-Nissen-Koog-Vorland relativ schnell ausbreiten, da vereinzelte Pflanzen zu Beginn des Beweidungsexperiments im Untersuchungsgebiet noch vorhanden waren und zudem ein starker Diasporeneintrag von vorgelagerten Halligen stattfand. Samen und Früchte von Halophyten können über gewisse Entfernungsmöglichkeiten mit dem Meerwasser verdriftet werden, ohne daß sie ihre Keimfähigkeit verlieren (Koutstaal et al. 1987). In der Umgebung des Friedrichskoog-Vorlandes fehlen unbeweidete Flächen, die Diasporen beweidungsempfindlicher Arten liefern könnten. Dies ist vermutlich der Grund dafür, daß die Ansiedlung von *Halimione* auf tieferliegenden wattennahen Flächen der unbeweideten Parzelle wesentlich lang- samer verläuft als im Sönke-Nissen-Koog-Vorland (Dierßen et al. 1994 c).

Aster tripolium wird von Schafen sowohl bei intensiver als auch bei extensiver Beweidung selektiv verbissen. Dies entspricht den Angaben von Ranwell (1961) und Hansen (1982). Dabei werden Blütenorgane von den Tieren bevorzugt gefressen, sofern das Nahrungsangebot insge- samt groß genug ist. Bei intensiver Beweidung wird zudem offenbar die Blütenbildung der Pflanzen gehemmt. Nach Favre & Stöcklin (1991) und Wiggershaus (1994) kann es durch dauernde Entblätterung der Sprosse zu einer internen Ressourcenverknappung kommen, die die Knospenentwicklung hemmt und sogar zum Abwurf führen kann (vgl. Bullock et al. 1994). Die Ausbildung generativer Organe ist für die Ausbreitung und den Fortbestand von A stern- populationen wichtig. Die Art ist in den Untersuchungsgebieten zwar nicht ein- oder zweijährig (vgl. Gray et al. 1979, Wagenitz 1979), wird jedoch nur in Ausnahmefällen älter als 3 oder 4 Jahre (eigene Ergebnisse, unveröffentlicht). Blühende *Aster tripolium*-Pflanzen sind zudem als Lebensgrundlage zahlreicher phytophager und blütenbesuchender Invertebraten von Bedeutung (Heydemann 1983/84, Meyer et al. 1995).

Bei nachlassender Beweidung kann sich *Aster* im Sönke-Nissen-Koog-Vorland schnell ausbreiten, weil dort zu Beginn des Beweidungsexperiments bereits zahlreiche Pflanzen - wenn auch verbissen - vorhanden waren (Hagge 1989), die 1988 und 1989 bereits zur Blüte kamen. Da die Diasporen dieser Art flugfähig sind, können neue Lebensräume und Bestandeslücken schnell besiedelt werden. Da die Vegetationsentwicklung wenige Jahre nach der Beweidungsaufgabe noch nicht abgeschlossen ist, ist langfristig ein Rückgang der Strandastern zugunsten längerlebigerer Arten zu erwarten (vgl. Wiggershaus 1994). Störungen wie etwa die Abrasion der Vegetation durch Eisgang im Winter können jedoch zu erneutem Anstieg der Populationsgröße führen (Beetink 1978, Beetink 1979).

Im Friedrichskoog-Vorland ist die verhaltene Ausbreitung von *Aster tripolium* sicherlich auf die im Gegensatz zum Sönke-Nissen-Koog-Vorland geringere Populationsgröße zu Beginn der Nutzungsänderung zurückzuführen. Bei intensiver und extensiver Beweidung werden im Friedrichskoog-Vorland alle Pflanzen ausnahmslos verbissen. Da keine Diasporen ausgebildet werden können und das Diasporen-Potential der Umgebung ebenfalls gering ist, wird die Ausbreitung der Art nachhaltig verzögert. In der unbeweideten Parzelle, wo die Pflanzen zur Blüte kommen, wird die Ansiedlung von Keimlingen vielerorts durch dichte *Festuca rubra*-Bestände behindert. Der Verbreitungsschwerpunkt von *Aster* liegt dort im Übergangsbereich zwischen *Puccinellia*- und *Festuca*-Rasen, wo *Festuca* weniger dominant ist (vgl. Dierßen et al. 1994 c). In wattnahen *Puccinellia*-Rasen kann sich die Strandaster vermutlich aufgrund intensiver Beweidung durch Wildgänse im Frühjahr kaum ausbreiten.

Artemisia maritima war im Sönke-Nissen-Koog-Vorland zu Beginn des Beweidungsexperiments noch vorhanden. Im Friedrichskoog-Vorland war die Art dagegen aufgrund jahrzehntelanger intensiver Schafbeweidung nahezu ausgerottet. Auch das Diasporen-Potential in der Umgebung dürfte, ähnlich wie bei *Halimione portulacoides*, im Sönke-Nissen-Koog-Vorland aufgrund der vorgelagerten Halligen wesentlich größer sein als im Friedrichskoog-Vorland. Diese unterschiedlichen Ausgangsbedingungen haben starke Unterschiede in der Ausbreitung von *Artemisia* nach Minderung oder Aufgabe der Beweidung zur Folge.

Obwohl *Artemisia maritima* eine klonal wachsende Art ist, ist die generative Vermehrung für die Besiedlung neuer Lebensräume von Bedeutung. Im Sönke-Nissen-Koog-Vorland konnte sich die Art vor allem auf unbeweideten Flächen und deichferneren Bereichen der Parzellen mit 0,5 und 1,0 Schafeinheiten/ha in den höhergelegenen Beetmitten ausbreiten (Dierßen et al. 1994 c). Bei extensiver Beweidung werden Jungpflanzen verbissen, ältere Bestände jedoch von den Schafen gemieden. Demzufolge ist eine dauerhafte Etablierung bei extensiver Beweidung möglich, wenn eine bestimmte Bestandsgröße erreicht wird. Im Friedrichskoog-Vorland kann

sich *Artemisia* bei den sehr geringen Populationsgrößen aufgrund des selektiven Verbisses der Schafe kaum auf extensiv beweideten Parzellen ausbreiten. Auf der unbeweideten Parzelle vergrößern sich wenige bestehende Bestände durch vegetatives Wachstum. Neuansiedlungen werden jedoch ebenso wie bei *Aster tripolium* durch den dichten Filz lebender und toter Blätter und Sprosse von *Festuca rubra* erschwert. Die Behinderung der Ansiedlung von Keimlingen durch Streuauflagen wird auch von anderen Autoren beschrieben (z.B. Carson & Peterson 1990, Facelli & Pickett 1991).

Elymus pycnanthus kann sich bei Beweidungsaufgabe oder Extensivierung ausbreiten. Diese Art wird vermutlich vor allem durch den Tritt der Weidetiere geschädigt und nur im jungen Zustand gefressen. Eine großflächige Dominanz dieser Art, wie sie für unbeweidete Salzwiesen anderer Gebiete beschrieben wurde (z.B. Bakker 1989, Leendertse 1995), konnte im Sönke-Nissen-Koog- und Friedrichskoog-Vorland bislang nicht beobachtet werden. Im Sönke-Nissen-Koog-Vorland hat sich *Elymus* insbesondere an hochgelegenen prielnahen Standorten der unbeweideten Parzelle etabliert. Der größte Teil des Untersuchungsgebietes ist für die Art jedoch vermutlich aufgrund der geringeren Höhe über MThw und schlechterer Entwässerung des feinkörnigen Bodens (s. 5.2.1.1) nur schwer besiedelbar. Da das Wachstum von *Elymus* durch hohe Salinitäten und Staunässe limitiert wird (van Diggelen 1988, Hennings 1995), dürften der Einwanderung der Art in tiefere Lagen vermutlich Grenzen gesetzt sein. Die drastische Extensivierung der Gruppenunterhaltung, die aus naturschutzfachlicher Sicht für Salzwiesen gefordert wird (Dierßen 1987, Kiehl & Stock 1994, Stock et al. 1994), stellt in diesem Zusammenhang einen wichtigen Faktor dar, um durch Wiedervernässung und Erhöhung der Habitatvielfalt die großflächige Dominanz von *Elymus* zu verhindern (vgl. 6.4.1, 6.4.2).

Im Friedrichskoog-Vorland hat sich *Elymus* in der unbeweideten Parzelle bevorzugt an hochgelegenen Standorten angesiedelt, an denen Spüläume abgelagert werden. Der überwiegende Teil der oberen Salzwiese wird jedoch von dichten *Festuca rubra*-Beständen dominiert, in denen *Elymus* sich nur zögernd ausbreitet. Möglicherweise ist *Elymus* nur bei höherem Stickstoffangebot in der Lage, *Festuca* verdrängen. Eine Förderung von *Elymus* durch Stickstoff konnte von Hennings (1995) nachgewiesen werden. Dort wo Spüläume abgelagert werden, dürfte die Stickstoffversorgung aufgrund des Eintrags leicht mineralisierbaren organischen Materials besser sein als an anderen Standorten. Auch Bakker et al. (1993) und Leendertse (1995) sehen Stickstoff als wesentlichen Faktor für eine beschleunigte Ausbreitung von *Elymus* an.

Für die zukünftige Vegetationsentwicklung in der unbeweideten Parzelle des Friedrichskoog-Vorlandes ist demnach zu erwarten, daß *Elymus* sich in den Bereichen der Spülsumablage-

lung weiter ausbreitet. *Festuca rubra* bleibt dagegen vermutlich auf dem überwiegenden Teil der Fläche dominant, auf dem Stickstoff stärker limitierend wirkt. Auf tiefergelegenen Flächen kann es bei einer Wiedervernässung infolge einer Aufgabe der Begrüppung zu einem Rückgang beider Arten kommen.

Beweidungsgradienten

Die Ergebnisse der Rasterkartierung und der Vergleich der Vegetationsentwicklung auf deichnahen und deichferneren Dauerflächen der Parzellen mit 0,5 und 1,0 Schafeinheiten/ha des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes zeigen, daß die Beweidungsintensität vom Deich in Richtung Watt abnimmt. Die Schafe halten sich bevorzugt in Deichnähe auf, solange das Nahrungsangebot dort groß genug ist. Dies führt auf der Parzelle mit 0,5 Schafeinheiten/ha dazu, daß beweidungsempfindliche Arten wie *Halimione portulacoides* oder blühende *Aster tripolium*-Pflanzen deichnah kaum auftreten, während sie deichfern ähnliche Häufigkeiten und Deckungsgrade aufweisen wie auf der unbeweideten Parzelle. Die Unterschiede in der tatsächlichen Beweidungsintensität spiegeln sich außerdem in der Vegetationshöhe, die vom Deich zum Watt stark zunimmt (vgl. 5.1.3.1). Auf der Parzelle mit 1,0 Schafeinheiten/ha ist der Gradient unterschiedlicher Beweidungsintensität aufgrund der höheren Besatzdichte weniger stark ausgeprägt, da die Schafe, um genügend Futter zu finden, weiter ins Vorland hinauslaufen müssen. Die Ergebnisse der Rasterkartierung zeigen, daß wattnahe Flächen dennoch auch dort schwächer beweidet werden als deichnahe.

Auf der Parzelle mit 3,4 Schafeinheiten/ha ist der Beweidungsdruck dagegen so hoch, daß die Vegetation selbst in 700 m Entfernung vom Deich durch intensive Beweidung geprägt ist (vgl. 5.1.1.2, 5.1.3.1).

Im Friedrichskoog-Vorland kommen beweidungsempfindliche Pflanzenarten in so geringer Anzahl vor, daß sie selbst auf extensiv beweideten Parzellen (0,5 und 1,0 Schafeinheiten/ha) nahezu vollständig verbissen werden, und somit auch keine Verbreitungsgradienten entstehen. Die intensivere Beweidung deichnaher Flächen spiegelt sich jedoch in geringeren Wuchshöhen der dominanten Arten (s. Dierßen et al. 1994 b). Allerdings werden deichfernere Flächen dort auch bei extensiver Beweidung stärker genutzt als Flächen in mittlerer Entfernung vom Deich, da sie ausschließlich von *Puccinellia maritima* dominiert werden. Dieses Gras wird von den Schafen lieber gefressen als *Festuca rubra*. Somit zeigt sich auch hinsichtlich der Vegetationshöhe kein eindeutiger Beweidungsgradient wie in den extensiv beweideten Parzellen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes (s. Dierßen et al. 1994 b).

Diese Beispiele zeigen, daß es problematisch ist, die tatsächliche Beweidungsintensität an der Anzahl der Weidetiere pro Hektar zu messen. Je nach Lage, Zugänglichkeit und Ausgangs-

vegetation der Weideflächen kann dieselbe Besatzdichte einen unterschiedlichen Einfluß auf die Vegetation haben. Andererseits ist die Ausbildung von Beweidungsgradienten als charakteristisch für extensiv beweidete Flächen anzusehen und wurde auch bereits von anderen Autoren beschrieben (z.B. Andresen et al. 1990).

Kleinräumige Verteilung verschiedener Pflanzenarten in Abhängigkeit von der Topographie der Beete

Das kleinräumige Verteilungsmuster von Pflanzenarten wird primär durch ihre Wuchs- und Ausbreitungsform bestimmt (vgl. Barkman 1979). Sowohl Beweidung als auch interspezifische Konkurrenz können jedoch in Wechselwirkung mit abiotischen Standortfaktoren die Wuchsform von Arten und ihre Ausbreitungsmöglichkeiten verändern (vgl. Dierßen et al. 1994 b, c). Am Beispiel der Kartierung einzelner Arten im Sönke-Nissen-Koog-Vorland zeigt sich, daß bei abnehmender Beweidungsintensität eine zunehmende Differenzierung der Vegetationszonen entsprechend der Höhengradienten im Beetprofil stattfindet. Insgesamt gesehen wird die Vegetationsstruktur mosaikartiger (vgl. Dierßen et al. 1994 c). Da die Sukzession fünf Jahre nach Aufgabe der Beweidung noch relativ schnell verläuft, ist das Vegetationsmuster jedoch vermutlich noch nicht endgültig.

Bei intensiver Beweidung kommen die dominanten Arten *Puccinellia maritima*, *Suaeda maritima* und *Salicornia europaea* relativ gleichmäßig nahezu flächendeckend auf dem gesamten Beet vor. Alle übrigen Arten werden durch den starken Verbiß und Tritt an ihrer Ausbreitung gehindert und treten nur in Form einzelner Sprosse auf. *Puccinellia* kann aufgrund der Fähigkeit zur Regeneration (Gray & Scott 1977 a) auch bei starkem Verbiß und Tritt ausgedehnte Bestände bilden. Die beiden einjährigen Arten *Salicornia* und *Suaeda* kommen im kurz verbissenen *Puccinellia*-Rasen flächendeckend vor, weil sie dort günstige Keimungs- und Entwicklungsbedingungen finden und zudem von den Schafen nicht gefressen werden. In der dichteren Vegetation extensiv beweideter und unbeweideter Flächen ist die Verteilung von *Salicornia* an das Vorhandensein kleiner Vegetationslücken gebunden. *Puccinellia* und *Suaeda* werden bei abnehmender Beweidungsintensität vor allem in der Beetmitte verdrängt, weil dort Arten der oberen Salzwiese wie *Festuca rubra*, *Artemisia maritima* oder *Elymus pycnanthus* konkurrenzkräftiger sind. Die drei letzten Arten sind im Sönke-Nissen-Koog-Vorland auf die Beetsassen und die Gruppenränder beschränkt, bilden dort jedoch unter ungestörten Bedingungen aufgrund ihrer Fähigkeit zum klonalen Wachstum schnell große Dominanzbestände (vgl. Dierßen et al. 1994 c). Da sie empfindlich gegenüber Nässe und höheren Salzgehalten sind (Gray & Scott 1977 b, van Diggelen 1988), können sie sich auf den vermutlich schlechter entwässerten Beetseiten nicht ausbreiten.

An den Standorten der Beetseite werden die Bestände von *Puccinellia maritima* und *Suaeda maritima* aufgrund der fleckenhaften Verteilung der beweidungsempfindlichen Art *Aster tripolium* bei Beweidungsaufgabe lückiger. *Aster* dominiert auf unbeweideten Salzwiesen aufgrund ihrer Wuchshöhe kleinfächig über *Puccinellia* und *Suaeda*, ist aber - da sie keine Ausläufer bildet - nicht in der Lage, großflächige Dominanzbestände aufzubauen. Dadurch ist eine Koexistenz dieser drei Arten im Beetseitenbereich möglich. In der Beetmitte fehlt *Aster* überall dort, wo *Artemisia* und *Elymus* dominant sind, da sich Keimlinge und Jungpflanzen von *Aster* nicht dauerhaft in Beständen dieser beiden Arten etablieren können (Wiggershaus 1994).

Das Verteilungsmuster von *Halimione portulacoides* wird im Sönke-Nissen-Koog-Vorland hauptsächlich durch die Beweidung bestimmt. Diese beweidungsempfindliche Art (s. 5.1.1.2) findet dort nach Aufgabe der Beweidung auf dem gesamten Beet günstige Wachstumsbedingungen. Einzelne Pflanzen des Halbstrauches bedecken im fünften Jahr nach der Nutzungs- aufgabe Flächen von 0,5 - 4 m² Größe, auf denen wegen starker Beschattung keine anderen Arten mehr vorkommen können. Da *Halimione* in der Beetmitte in Konkurrenz mit *Artemisia* und *Elymus* tritt, ist eine weitere Ausdehnung der Bestände dort fraglich. An den Standorten der Beetseite und den Gruppenrändern können die *Halimione*-Bestände bei guter Bodendurchlüftung vermutlich zu Gürteln oder Teppichen zusammenwachsen. Bei schlechterer Boden- durchlüftung dürften einer großflächigen Ausbreitung jedoch Grenzen gesetzt sein (Beeftink 1977, Raabe et al. 1981).

Diese Beispiele zeigen, daß sich im geprüpften Vorland nach Wegfall des alles überprägenden Faktors Beweidung verschiedene Vegetationszonen in den Bereichen Beetmitte, Beetseite und Gruppenrand herausbilden können. Die verschiedenen Beetstandorte und Vegetationszonen werden in den Kapiteln 5.2.1.2, 5.2.3.2 und 5.3.1 standörtlich charakterisiert. Zur Zeit ist noch fraglich, ob das Vegetationsmosaik in kurzfristig unbeweideten geprüpften Flächen ähnlich wie in naturnahen ungeprüpften Salzwiesen (vgl. 5.3.2, Raabe 1981, Aegerter 1993) langfristig bestehen bleiben kann, ohne daß es zur großflächigen Dominanz einzelner Arten kommt.

5.1.2 Artenvielfalt

Die Artenvielfalt von Salzwiesen ist im Vergleich zu anderen Lebensräumen gering. Nach Thienemann (1939) sind niedrige Artenzahlen typisch für extreme Lebensräume, da es sich bei den dort vorkommenden Pflanzen- und Tierarten um hochspezialisierte Organismen handelt. Vegetationskundliche Untersuchungen zeigen, daß in Salzwiesen, die nicht süßwasserbeeinflußt sind, selten mehr als 10-15 Pflanzenarten vorkommen (z.B. Raabe 1981, Westhoff 1987, Bakker 1989). Dennoch stellt die Angabe der Artenzahl ein Maß für die Vielfältigkeit eines Salzwiesenbestandes dar, welches in der Diskussion um Naturschutzziele häufig genannt wird (Westhoff 1985, Dierßen 1987, Bakker 1989, Stock et al. 1994). Die meisten Autoren benennen dabei die Anzahl der Pflanzenarten, da nur wenige umfassenden faunistischen Untersuchungen aus Salzwiesen vorliegen (z.B. Irmler & Heydemann 1986, Meyer et al. 1995). Aufgrund des hohen Anteils phytophager Wirbelloser in Salzwiesen, von denen viele Arten mono- oder oligophag sind (Heydemann 1983/84, Tischler et al. 1994), dürfte ein Zusammenhang zwischen der Artenvielfalt salzwiesentypischer Invertebraten und der Anzahl und dem Entwicklungszustand vorhandener Pflanzenarten bestehen. Die folgenden Ausführungen beziehen sich daher auf die pflanzliche Artenvielfalt.

Intensive Beweidung wirkt sich insbesondere in der unteren Salzwiese negativ auf die Artenvielfalt aus (z.B. Dijkema et al. 1984, Dierßen et al. 1994 c), da nur wenige Pflanzenarten an häufigen Verbiß und Tritt angepaßt sind. In Schleswig-Holstein wurden noch zu Beginn der neunziger Jahre salzwiesentypische Pflanzenarten wie *Halimione portulacoides* aufgrund jahrzehntelanger intensiver Schafbeweidung in der "Roten Liste der Farn- und Blütenpflanzen" als gefährdet geführt (Mierwald & Beller 1990).

In der oberen Salzwiese kann es vor allem bei guter Bodendurchlüftung auf unbeweideten Salzwiesen zu einer Abnahme der Artenvielfalt aufgrund der Dominanz einzelner konkurrenzkräftiger Pflanzenarten kommen (Dijkema et al. 1984, Bakker 1989). Fraglich ist jedoch, ob sich diese Beobachtung generalisieren läßt. Vor allem im Hinblick auf aktuelle Naturschutzempfehlungen für Salzwiesen (CWSS 1992, Stock et al. 1994) ist von Interesse, ob sich die Schutzziele "Ungestörter Ablauf der Naturvorgänge" und "Artenvielfalt" langfristig ausschließen (Bakker et al. 1993).

In den folgenden Kapiteln werden Artenzahlen intensiv und extensiv beweideter sowie unbeweideter Salzwiesenflächen des Sönke-Nissen-Koog- und des Friedrichskoog-Vorlandes verglichen. Da Beweidung sich nicht nur auf die Artenzahl, sondern vor allem auf die Dominanzverhältnisse und die Verteilung der Einzelarten auswirkt, wird der Einfluß der Artenzahl auf die Aufnahmeflächengröße beschrieben. Zur Beurteilung langfristiger Entwicklungen

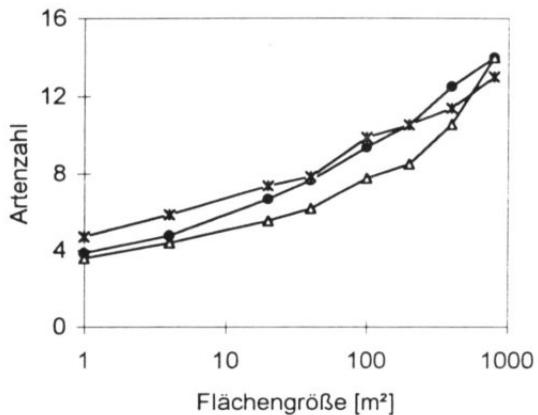
wurden Daten aus den langjährig unbeweideten Salzwiesenbeständen im Vorland von Süderhafen hinzugezogen. Die Artenvielfalt als Merkmal der Vegetationsstruktur geht zudem gemeinsam mit der Evenness in die Vielfältigkeitsdiagramme (Haeupler 1982) ein, welche in Kapitel 5.1.3.2 dargestellt werden.

5.1.2.1 Abhängigkeit der Artenzahl von der Beweidungsintensität auf verschiedenen Maßstabsebenen

Die Artenzahl-Areal-Kurven der Untersuchungsflächen im Sönke-Nissen-Koog-Vorland verlaufen auf allen Parzellen ähnlich (Abb. 17). Bei einer Bezugsflächengröße von 1 m² treten durchschnittlich etwa 4 - 5 Pflanzenarten auf. Maximal werden bei allen Beweidungsstufen 14 - 15 Arten/800 m² erreicht. Auf kleinen Flächen (1 m² und 4 m²) ist die Artenzahl in der Parzelle mit 1,0 Schafeinheiten/ha am höchsten, zwischen intensiv beweideten und unbeweideten Flächen bestehen dagegen keine signifikanten Unterschiede. Bei Bezugsflächengrößen von 20 m² - 200 m² sind die Artenzahlen intensiv beweideter Flächen jedoch signifikant niedriger als diejenigen der Parzellen mit 0 und 1,0 Schafeinheiten/ha. Werden größere Bezugsflächen (400 - 800 m²) gewählt, so gleichen sich die Artenzahlen aller Parzellen wieder an.

Im Friedrichskoog-Vorland kommen auf den 800 m² großen Probeflächen ebensoviele Pflanzenarten vor wie im Sönke-Nissen-Koog-Vorland. Auf kleinen Flächen (1 m² und 4 m²) sind die Artenzahlen in der unbeweideten Parzelle deutlich niedriger als in den beweideten Parzellen. In der intensiv beweideten Parzelle sind die Artenzahlen auf dieser Maßstabsebene am höchsten. Bei Flächengrößen von 40 - 200 m² treten dagegen keine signifikanten Unterschiede in Abhängigkeit von der Beweidungsintensität mehr auf.

Sönke-Nissen-Koog-Vorland



Friedrichskoog-Vorland

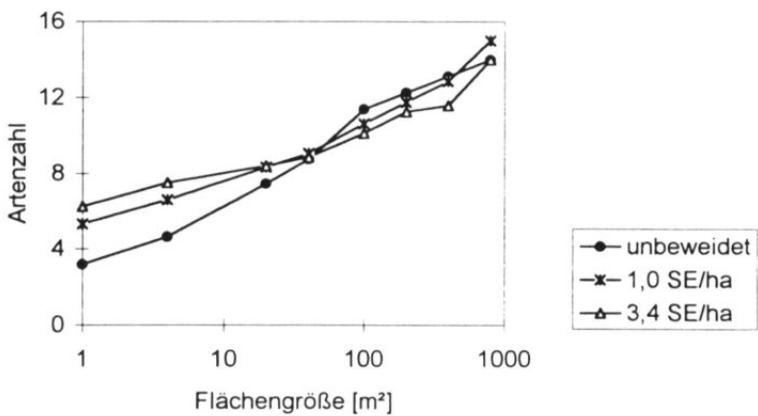


Abb. 17: Abhängigkeit der Artenzahl von der Bezugsflächengröße bei unterschiedlicher Beweidungsintensität im *Puccinellia*-Rasen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes und im *Festuca*-Rasen des Friedrichskoog-Vorlandes (x-Achse mit logarithmischer Skalierung)

5.1.2.2 Vergleich mit dem langfristig unbeweideten Vorland von Süderhafen

Grundlage für die hier dargestellten Ergebnisse war die Kartierung der kleinräumigen Verteilung der Vegetation auf 80 m² großen Probeflächen (s. 3.3.2.2). Im Gegensatz zu den Karten- darstellungen (5.1.1.3, 5.3.1, 5.3.2), welche nur die dominanten Arten umfassen, gingen bei der Analyse der Artenzahlen die Daten aller vorhandenen Pflanzenarten ein.

Die höchsten Artenzahlen kommen bei Bezugsflächengrößen von 1 m², 4 m² und 20 m² auf deichnahen Flächen der unbeweideten Parzelle des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes vor (Tab. 3). Letztere ist im Untersuchungsjahr 1993 seit fünf Jahren unbeweidet. Auf der lang- jährig unbeweideten Salzwiese im Vorland von Süderhafen sind die Artenzahlen vor allem auf kleinen Flächen niedriger. Signifikante Unterschiede treten bei einer Teilflächengröße von 4 m² jedoch nur gegenüber den artenreichsten Standorten der unbeweideten Parzelle und der Parzelle mit 0,5 Schafeinheiten/ha des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes auf. Bei einer Bezugs- flächengröße von 20 m² werden die Überlappungsbereiche zwischen den Artenzahlen der beiden Untersuchungsgebiete größer. Statistisch haltbare Unterschiede sind nur noch vereinzelt festzustellen. Die niedrigsten Artenzahlen kommen auf der von Aegeuter (1993) aufgenom- menen Untersuchungsfläche SH III im Vorland von Süderhafen vor, auf der größere *Elymus*- Bestände wachsen. Bei 4 m² und 20 m² Bezugsfläche sind die Werte jedoch weder von Arten- zahlen der übrigen unbeweideten Flächen Süderhafens (SH I und SH II) noch von denen der Parzellen mit 3,4 Schafeinheiten/ha (deichnah und deichfern) und 1,0 Schafeinheiten/ha (deichnah) im Sönke-Nissen-Koog-Vorland statistisch abzugrenzen. Für die langjährig unbe- weideten Untersuchungsflächen in Süderhafen sind auf diesen beiden Maßstabsebenen auch gegenüber den deichfernen Bereichen der Parzellen mit 1,0 und 0,5 Schafeinheiten/ha keine signifikanten Unterschiede mehr festzustellen.

Insgesamt gesehen kommt es demnach auf den untersuchten Flächen bei Beweidungsaufgabe kurzfristig zur Erhöhung der Artenzahlen. Auf langfristig unbeweideten Salzwiesen nehmen die Artenzahlen wieder etwas ab, sind jedoch nicht geringer als auf den mit 3,4 und 1,0 Schaf- einheiten/ha beweideten Flächen und einigen Bereichen der Parzelle mit 0,5 Schafeinheiten/ha.

Tab. 3: Unterschiede zwischen den Artenzahlen auf a) 1 m², b) 4 m² und c) 20 m² großen Bezugsflächen im Sönke-Nissen-Koog-Vorland bei unterschiedlicher Beweidungsintensität und im langjährig unbeweideten Vorland von Süderhafen. Ergebnisse des Tukey-Test (ungleiche n); gleicher Buchstabe (A-G) bedeutet: keine signifikanten Unterschiede zwischen den jeweiligen Flächen.

SK = Sönke-Nissen-Koog, SH = Süderhafen, d = deichnah, w = wattnah/deichfern, Mw = Mittelwert

a) Bezugsfläche 1 m²

Gebiet SE/ha Deich Mw

SK I	0	d	6,6	A
SK	0,5	w	5,8	B
SK	0,5	d	5,7	B
SK	1,0	w	5,3	C
SK	0	w	5,0	C
SK	1,0	d	4,5	D
SK	3,4	w	4,4	D
SH I	0	d	4,3	E
SH II	0	d	4,2	E
SK	3,4	d	3,4	F
SH III	0	d	2,7	G

b) Bezugsfläche 4 m²

Gebiet SE/ha Deich Mw

SK I	0	d	9,1	A
SK	0,5	d	7,8	A
SK	0,5	w	7,1	B
SK	1,0	w	6,9	B
SK	0	w	6,7	B
SH I	0	d	5,6	C
SH II	0	d	5,5	C
SK	1,0	d	5,4	D
SK	3,4	w	5,2	D
SH III	0	d	4,3	E
SK	3,4	d	3,8	F

Fortsetzung Tab. 3:

c) Bezugsfläche 20 m²

Gebiet	SE/ha	Deich	Mw	
SK I	0	d	11,3	A
SK	0,5	d	10,3	A B
SK	0	w	9,3	A B C
SK	1,0	w	9,0	A B C
SK	0,5	w	8,3	A B C D
SH II	0	d	7,7	B C D
SH I	0	d	7,3	B C D
SK	1,0	d	7,0	B C D
SK	3,4	w	6,5	C D
SH III	0	d	5,4	D
SK	3,4	d	5,3	D

5.1.2.3 Diskussion

Der Einfluß der Schafbeweidung auf die Artenvielfalt läßt sich durch die Veränderungen der Anteile beweidungsempfindlicher und beweidungstoleranter Pflanzenarten erklären. Die unterschiedlichen Effekte bei verschiedenen Flächengrößen sind dabei auf die beweidungsbedingte Veränderung der Vegetationsstruktur, insbesondere der räumlichen Verteilung der Pflanzenarten, zurückzuführen (s. 5.1.1.3).

In der unteren Salzwiese sind die Artenzahlen bei intensiver Beweidung gering, weil beweidungsempfindliche Arten wie *Halimione portulacoides* oder *Aster tripolium* ausfallen oder nur vereinzelt auftreten. Auch Hansen (1982) und Dijkema et al. (1984) weisen auf die Artenverarmung bei intensiver Beweidung in der unteren Salzwiese hin. Bei Extensivierung oder Aufgabe der Beweidung breiten sich diese Arten aus. Außerdem können sich an besser entwässerten Standorten, etwa in den Beetmittnen oder an den Gruppenrändern, Arten der mittleren und oberen Salzwiese wie *Festuca rubra* und *Artemisia maritima* ausbreiten, die zuvor durch die Beweidung zurückgedrängt waren (vgl. 5.1.1.3). Da nur wenige Arten im Sönke-Nissen-Koog-Vorland bei Beweidungsaufgabe ausfallen (z.B. *Salicornia*), kommt es auf unbeweideten Flächen zu einer Bereicherung des Arteninventars. Lediglich auf kleinen Bezugsflächen (1 m²) bleibt die Artenzahl aufgrund des mosaikartigen Wechsels von Dominanzbeständen gering.

In der oberen Salzwiese des Friedrichskoog-Vorlandes führen Extensivierung und Beweidungsaufgabe kleinfächig zu einer Abnahme der Artenvielfalt, weil niedrigwüchsige Arten wie *Armeria maritima* oder *Glaux maritima* von *Festuca rubra* verdrängt werden (vgl. 5.1.1.4). Außerdem nimmt der Anteil von Arten der unteren Salzwiese wie etwa *Salicornia europaea* und *Suaeda maritima* stark ab. Andere Arten wie *Plantago maritima*, *Triglochin maritimum* oder *Spergularia maritima* können sich jedoch auf unbeweideten Flächen weiterhin behaupten. Aufgrund ihrer Wuchsform sind sie fleckenhaft verteilt, so daß sie erst auf größeren Aufnahmeflächen (ab 20 m²) regelmäßig erfaßt werden. Ein ähnliches Verteilungsmuster weisen beweidungsempfindliche Arten auf, die allmählich einwandern (vgl. 5.1.1.2, Dierßen et al. 1994 c). Aufgrund des Auftretens dieser Pflanzenarten ergeben sich hinsichtlich der Artenzahl auf Flächen > 20 m² beim Vergleich von unbeweideten mit beweideten Flächen keine Unterschiede mehr. Zum jetzigen Zeitpunkt ist noch nicht abzusehen, ob die Dominanz von *Festuca rubra* sich noch verstärken wird und es auch auf größeren Flächen zu einer Abnahme der Artenzahlen kommen wird. Da *Festuca* im Friedrichskoog-Vorland aufgrund von Insektenbefall stellenweise stark geschädigt werden kann (Dierßen et al. 1994 b, c), treten immer wieder Vegetationslücken auf, in denen sich andere Arten potentiell ansiedeln können. Aus anderen Gebieten ist jedoch insbesondere für die obere Salzwiese die Ausbildung artenärmer Dominanzbestände von *Festuca rubra* auf länger unbeweideten Flächen bekannt (z.B. Ranwell 1968, Bakker 1989).

Die Untersuchung der langjährig unbeweideten Salzwiesen in Süderhafen zeigt jedoch, daß der mosaikartige Wechsel verschiedener Pflanzenarten auf ungenutzten Flächen auch langfristig bestehen bleiben kann, und es nicht zwangsläufig zur Ausbildung ausgedehnter Dominanzbestände einzelner Arten (vgl. Bakker 1989) kommen muß. Artenarme Bestände von *Elymus x oliveri* sind in Süderhafen zwar an den hochgelegenen Prielufern ausgebildet (Aegerter 1993, Heinze 1997), sie scheinen jedoch vermutlich aufgrund der sonst schlechteren Bodendurchlüftung an diese Standorte gebunden zu sein. Hennings (1995) führte im Vorland von Süderhafen ein Transplantationsexperiment durch, bei dem *Elymus* nach der Verpflanzung in tiefere Lagen abstarb. *Festuca rubra* wird in Süderhafen nicht dominant. Die Art kommt hier vor allem in *Artemisia maritima*-Beständen vor. Diese liegen ebenfalls hoch, jedoch nicht am Prielrand und sind artenreicher als die *Elymus*-Bestände. Auch *Halimione portulacoides*, die in der unteren Salzwiese dominant werden kann (Dijkema et al. 1984, Jensen 1985, Dierßen et al. 1988), verdrängt in Süderhafen nur an Prielrändern andere Pflanzenarten. An prielerner Standorten kommt sie zwar vor, wird jedoch vermutlich aufgrund der schlechteren Bodendurchlüftung nicht großflächig dominant (vgl. Armstrong et al. 1985, Westhoff 1987). Die

durchschnittliche Artenzahl ist in Süderhafen zwar etwas niedriger als in der unbeweideten Parzelle des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes, gegenüber den mit 1,0 und 3,4 Schafeinheiten/ha beweideten Flächen sind die Unterschiede jedoch nicht signifikant.

An diesen Beispielen zeigt sich, daß die höheren Artenzahlen kurzfristig unbeweideter Salzwiesen langfristig vermutlich etwas abnehmen werden. Im Vergleich mit beweideten Flächen ist jedoch, wenn verschiedene Maßstabsebenen betrachtet werden, keine Artenverarmung zu erwarten.

5.1.3 Vegetationsstruktur

Die räumliche Anordnung morphologischer Elemente der Vegetation wird als Vegetationsstruktur bezeichnet (Barkman 1979). Für die Beschreibung und Quantifizierung der Strukturvielfalt der Vegetation ist es sinnvoll, verschiedene Merkmale zu definieren und getrennt voneinander zu untersuchen, da die Begriffe Struktur und Strukturvielfalt in unterschiedlichen Zusammenhängen verwendet werden (s. Haeupler 1982). In der Diskussion um Naturschutzziele kommt es daher häufig zu Verwirrungen, wenn das Schutzziel Strukturvielfalt ohne weitere Definition genannt wird (vgl. auch Stock et al. 1994).

Beweidung hat einen entscheidenden Einfluß auf morphologische Elemente der Vegetation (Crawley 1983, Diaz et al. 1992). Strukturmerkmale wie die Vegetationshöhe oder das Sproß/Wurzel - Verhältnis werden dadurch direkt beeinflußt (z.B. Bakker 1989, Andresen et al. 1990, Rodriguez et al. 1995). Der selektive Verbiß durch Weidetiere und die Trittempfindlichkeit verschiedener Pflanzenarten haben außerdem eine Änderung der Dominanzverhältnisse zur Folge, die sich sowohl in den Mengenverhältnissen als auch in der räumlichen Verteilung der Arten widerspiegelt (vgl. Jensen 1985, Jensen et al. 1990, Leps et al. 1995).

Die Dominanzverhältnisse der Vegetation können mit Hilfe des Strukturmerkmals Evenness zusammenfassend beschrieben werden (Haeupler 1982). Die beweidungsabhängige räumliche Verteilung von Pflanzenarten wird dagegen anhand von Kartierungen erfaßt (z.B. Dierßen et al. 1991, Dierßen et al. 1994 c).

Da die Schafbeweidung in Vorlandsalzwiesen zu erheblichen Veränderungen der Vegetationsstruktur führt, wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit die Strukturelemente Vegetationshöhe, Evenness und die räumliche Verteilung von Pflanzenarten auf verschiedenen Maßstabsebenen untersucht. Die großräumige Verteilung beweidungsempfindlicher Pflanzenarten in den Untersuchungsgebieten wurde anhand der Ergebnisse der flächendeckenden Rasterkartierung (Kap. 5.1.1.2) bereits beschrieben. Die Kartierung auf Artniveau, die Angaben über die kleinräumige Verteilung in Abhängigkeit von Wuchs- und Ausbreitungsformen

sowie der Topographie der Beete liefert, wurde in Kapitel 5.1.1.3 dargestellt. Um die kleinräumige Variabilität der Vegetationshöhe bei unterschiedlicher Beweidungsintensität zu ermitteln, wurden Messungen im 1 m² -Raster durchgeführt, die im folgenden Abschnitt dargestellt werden. Mit Hilfe von Transekuntersuchungen wurden dagegen Änderungen der Vegetationshöhe auf der Maßstabsebene von mehreren hundert Metern erfaßt.

Die Auswertung der Vegetationsaufnahmen auf Dauerflächen aus den Jahren 1989 bis 1992 ermöglicht Angaben über die zeitliche Veränderung der Evenness bei unterschiedlicher Schafbeweidung. Außerdem wurden Evenness-Werte beweideter sowie kurzfristig und langfristig unbeweideter Salzwiesen für größere Bezugsflächen anhand der Daten der kleinräumigen Kartierung der Vegetation ermittelt.

Anhand dieser Parameter werden die wichtigsten Aspekte der Vegetationsstruktur im engeren Sinne (Barkman 1979) und der Dominanzstruktur (Haeupler 1982) erfaßt.

5.1.3.1 Vegetationshöhe

Variabilität der Vegetationshöhe im 1 m² -Raster

Die Vegetationshöhe wird im *Puccinellia*-Rasen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes stark durch die Beweidung beeinflußt. Bei intensiver Beweidung (3,4 Schafeinheiten/ha) ist die Vegetation auf der gesamten Fläche gleichmäßig nur wenige Zentimeter hoch. Wird die Beweidung extensiviert (1,0 und 0,5 Schafeinheiten/ha), so nimmt die Vegetationshöhe zu. Gleichzeitig werden sowohl die Amplituden als auch die Quartile größer. Auf der unbeweideten Parzelle ist die Vegetation in der Regel am höchsten, obwohl auch dort Teilflächen mit niedrigen Werten vorkommen können. Die hohen Schwankungsbreiten weisen darauf hin, daß die Variabilität der Vegetationshöhe auf dieser Parzelle am größten ist. Im *Festuca*-Rasen des Friedrichskoog-Vorlandes sind die Vegetationshöhen auf allen Parzellen in der Regel niedriger als bei den entsprechenden Beweidungsstufen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes. Für die beweideten Parzellen (3,4, 1,0 und 0,5 Schafeinheiten/ha) ist im 1 m² -Raster eine Zunahme der Vegetationshöhe mit abnehmender Beweidungsintensität zu beobachten. Die Streuung der Werte um den Median ist jedoch bei allen Flächen recht ähnlich. Auf der unbeweideten Parzelle ist der Median nur wenig höher als auf der Parzelle mit 0,5 Schafeinheiten/ha. Die Variabilität der Werte ist dabei sowohl hinsichtlich der Extremwerte als auch bezogen auf die Quartile deutlich größer als auf allen beweideten Flächen des Friedrichskoog-Vorlandes. Sie ist jedoch geringer als in der unbeweideten Parzelle des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes.

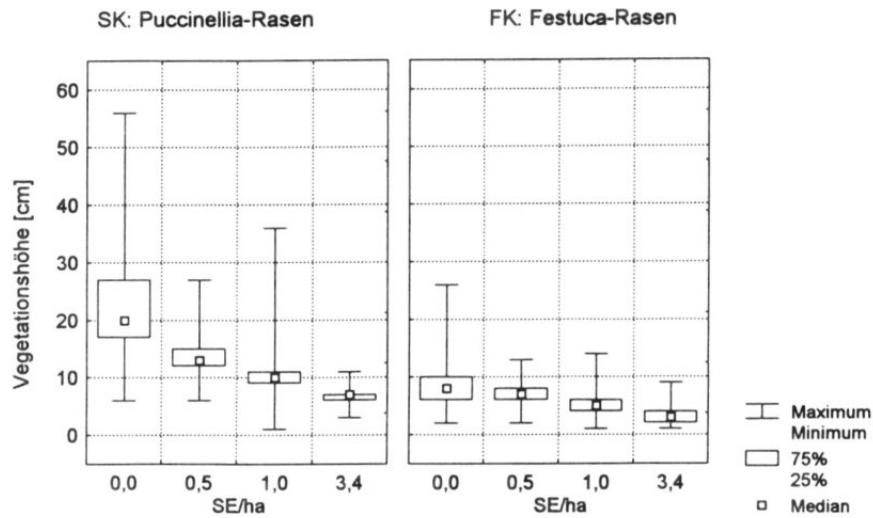


Abb. 18: Kleinräumige Variabilität der Vegetationshöhe (Messung im 1 m² -Raster auf 40 m x 20 m großen Flächen, n=800) in Abhängigkeit von der Beweidungsintensität im *Puccinellia*-Rasen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes (SK) und im *Festuca*-Rasen des Friedrichskoog-Vorlandes (FK)

Vegetationshöhe entlang von Transekten vom Deich zum Watt

Bei Messungen entlang von 500 m langen Transekten im *Puccinellia*-Rasen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes zeigt sich, daß die Vegetation bei intensiver Schafbeweidung auf der gesamten Parzelle gleichmäßig niedrig ist und nur geringfügige Schwankungen aufweist. Auf den extensiv beweideten Parzellen (1,0 und 0,5 Schafeinheiten/ha) nimmt die Höhe der Vegetation dagegen von deichnahen zu wattnahen Flächen hin zu. Insbesondere auf der Parzelle mit 0,5 Schafeinheiten/ha ist gleichzeitig eine erhebliche Zunahme der Variabilität zu beobachten. Die Vegetationshöhe und ihre Streuung sind dort deichfern ebenso hoch wie auf der unbeweideten Parzelle. Deichnah sind jedoch sowohl die Werte als auch ihre Schwankungsbreiten auf der unbeweideten Parzelle wesentlich größer als auf allen beweideten Flächen.

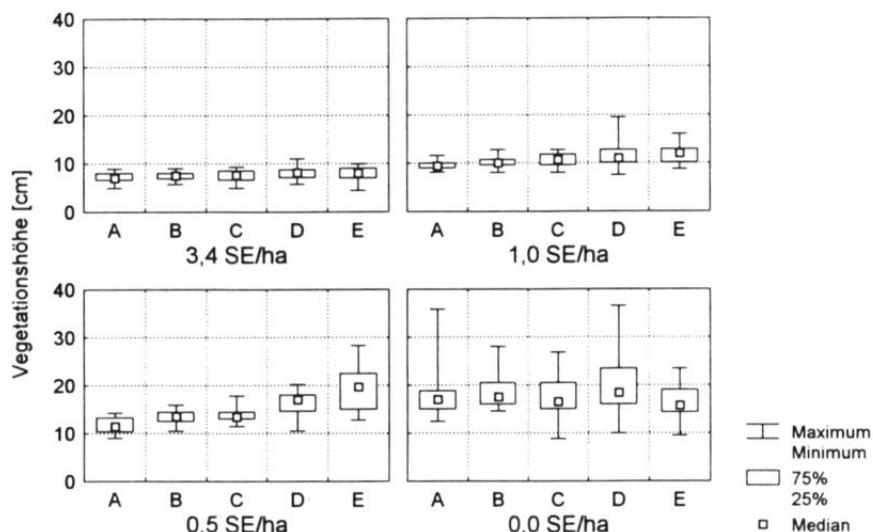


Abb. 19: Variabilität der Vegetationshöhe bei unterschiedlicher Beweidungsintensität entlang von Transekten vom Deich zum Watt im *Puccinellia*-Rasen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes (A: deichnah, E: deichfern, s. Abb. 7)

Diskussion

Sowohl die Vegetationshöhe als auch ihre Variabilität, die ein Maß für Strukturvielfalt darstellt, werden durch die Schafbeweidung in hohem Maße beeinflußt. Kleinräumig ist die

Variabilität auf beweideten Flächen geringer als auf unbeweideten, da die Schafe die Vegetation gleichmäßig abweiden. Höherwüchsige Krautarten und Halbstraucher werden auf beweideten Flächen selektiv verbissen oder leiden unter dem Tritt der Tiere (vgl. Kap. 5.1.1, Jensen et al. 1990), so daß sie die dominanten Gräser nicht überragen. Ein kleinräumiger Wechsel höherer und niedrigerer Vegetation, der von Bakker et al. (1984) und Bakker (1989) auf das Fraßverhaltens der Weidetiere bei extensiver Beweidung zurückgeführt wird, konnte in den extensiv beweideten Parzellen des Sönke-Nissen-Koog- und Friedrichskoog-Vorlandes im 1 m² -Raster nicht festgestellt werden. Untersuchungen auf noch kleinerer Maßstabsebene konnten jedoch die Ausbildung solcher Kleinstrukturen auf den Parzellen mit 0,5 und 1,0 Schafeinheiten/ha in *Festuca rubra*-Dominanzbeständen des Friedrichskoog-Vorlandes belegen (Berg & Groeneweg 1994, Berg et al. 1997).

Auf unbeweideten Flächen ist die hohe Variabilität der Vegetationshöhe im 1 m² -Raster insbesondere in der unteren Salzwiese auf die mosaikartige Verteilung von Gras- und Krautarten mit unterschiedlichen Wuchshöhen zurückzuführen (vgl. 5.1.1.3, Dierßen et al. 1994 b). *Aster tripolium* wird in der unbeweideten Parzelle des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes durchaus 50 - 60 cm hoch, während *Puccinellia maritima* selten mehr als 20 - 25 cm erreicht. Die Transektuntersuchung zeigt, daß die Variabilität der Vegetationshöhe auf der gesamten Parzelle hoch ist.

Auf der Maßstabsebene von mehreren hundert Metern treten als Strukturaspekt extensiv beweideter Parzellen Vegetationshöhengradienten auf. Während die Vegetationshöhe intensiv beweideter Salzwiesen flächendeckend niedrig und damit sehr gleichförmig ist, können bei extensiver Beweidung (0,5 Schafeinheiten/ha) deichnah niedrige und deichfern hohe Werte und Schwankungsbreiten festgestellt werden. Daran zeigt sich, daß die extensive Beweidung nicht auf der gesamten Fläche gleichmäßig erfolgt, sondern aufgrund des Weideverhaltens der Schafe Gradienten von deichnah gelegenen, intensiv beweideten bis zu wattnahen, nahezu unbeweideten Bereichen entstehen. Die Auswirkung dieses Phänomens auf die Verbreitung beweidungsempfindlicher Pflanzenarten wurde bereits in Kapitel 5.1.1.2 dargestellt. Beweidungsbedingte Vegetationshöhengradienten wurden auch von Andresen et al. (1990) für Salzwiesen der Leybucht beschrieben.

Diese Beispiele zeigen, daß die Variabilität der Vegetationshöhe als Maß für Strukturvielfalt von der jeweils untersuchten Maßstabsebene abhängt. Intensiv beweidete Flächen sind bezüglich der Vegetationshöhe zwar generell als strukturarm zu bezeichnen. Sowohl unbeweidete Flächen als auch extensiv beweidete Flächen können dabei - je nach betrachteter Maßstabsebene - als strukturreich angesehen werden.

5.1.3.2 Evenness

Veränderungen im Verlauf der Jahre 1989-1992

Im *Puccinellia*-Rasen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes war die Evenness im Jahr 1989, ein Jahr nach der Nutzungsänderung, auf allen 12 untersuchten Dauerflächen recht ähnlich (Abb. 20). In der unbeweideten Parzelle ist bis zum Jahr 1992 ein starker Anstieg der Evenness bei nur geringfügiger Zunahme der Artenzahlen zu beobachten. In Deichnähe treten auf den beweideten Parzellen (0,5, 1,0 und 3,4 Schafeinheiten/ha) außer leichten jährlichen Schwankungen keine Veränderungen auf. In mittlerer und größerer Entfernung vom Deich verläuft die Vegetationsentwicklung auf der Parzelle mit 0,5 Schafeinheiten/ha allerdings in etwa parallel zur Entwicklung auf der unbeweideten Parzelle. Im Jahr 1992 sind die Evenness-Werte der Dauerflächen dort auf Werte zwischen 72 und 77 angestiegen. Auf den intensiver beweideten Parzellen (1,0 und 3,4 Schafeinheiten/ha) ist die Evenness dagegen auch deichfern deutlich geringer. Untersuchungen auf 80 m² großen Flächen der Artenkartierung (s. 5.1.1.3) ergaben im Jahr 1993 ähnliche Evenness-Werte (s. Abb. 21) bei insgesamt aufgrund der großen Bezugsfläche hohen Artenzahlen (vgl. 5.1.2.1).

Im *Festuca*-Rasen des Friedrichskoog-Vorlandes ist das Bild weniger einheitlich. Bereits zu Beginn der Untersuchungen im Jahr 1989 gibt es deutliche Unterschiede zwischen Evenness-Werten verschiedener Dauerflächen. Im Gegensatz zu den Ergebnissen aus dem Sönke-Nissen-Koog-Vorland nimmt die Evenness auf der unbeweideten Parzelle in Deichnähe und mittlerem Deichabstand nach einem kurzfristigen Anstieg bis zum Jahr 1992 ab. Einige Flächen (1,0 Mitte, 0 Deich) weisen von Beginn bis zum Ende der Untersuchungen niedrige Gleichverteilungswerte auf, während die Evenness auf anderen Flächen jährlich stark schwankt (z.B. 3,4 u. 1,0 Deich). Somit sind eindeutige Aussagen über die Auswirkung unterschiedlicher Beweidungsintensität auf die Evenness der Vegetation im Friedrichskoog-Vorland bis zum Jahr 1992 noch nicht möglich.

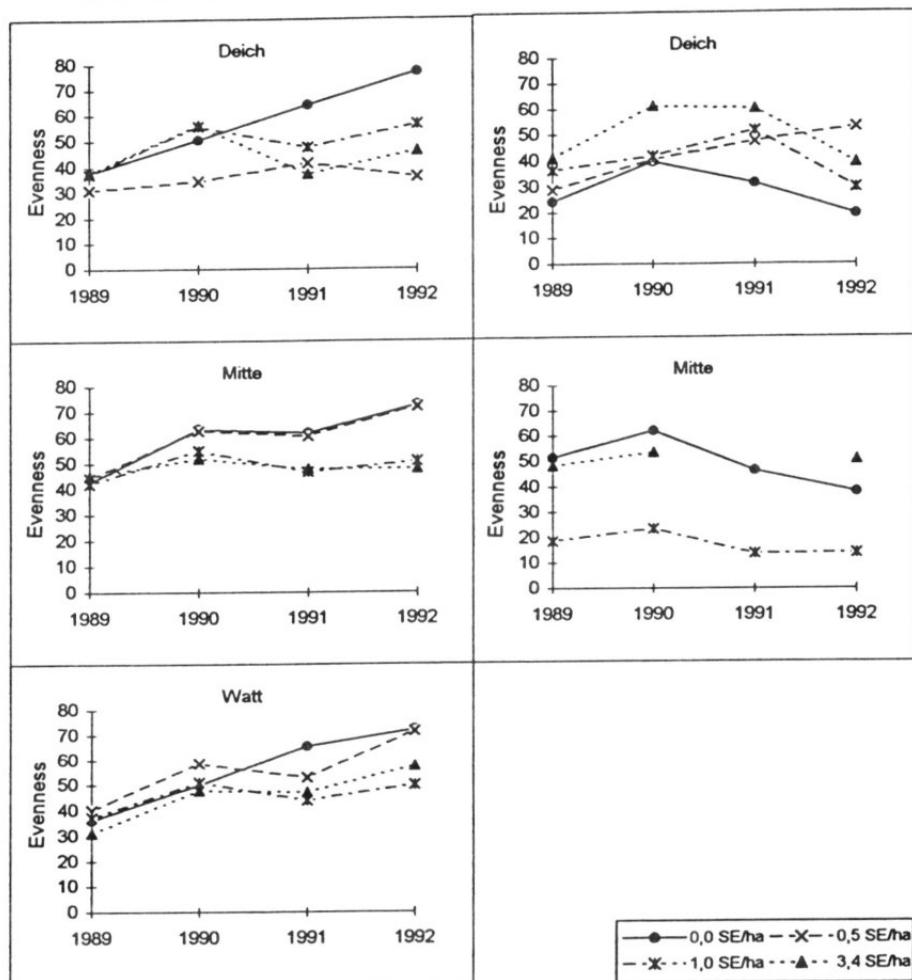
SK: *Puccinellia*-RasenFK: *Festuca*-Rasen

Abb. 20: Zeitliche Veränderung der Evenness bei unterschiedlicher Beweidungsintensität und in unterschiedlicher Entfernung vom Deich im *Puccinellia*-Rasen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes (SK) und im *Festuca*-Rasen des Friedrichskoog-Vorlandes (FK)

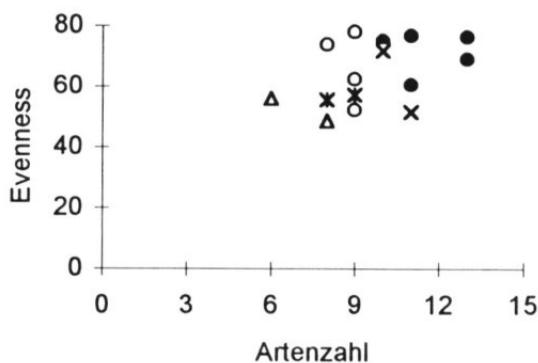


Abb. 21: Vielfältigkeitsdiagramm nach Haeupler (1982): Evenness und Artenzahl auf 80 m² großen Probeflächen bei unterschiedlicher Beweidungsintensität im Sönke-Nissen-Koog-Vorland (SK) und im langfristig unbeweideten Vorland von Süderhafen (SH)

Vergleich mit langfristig unbeweideten Salzwiesen

Die Untersuchung der Evenness an vier Transekten, die von Aegerter (1993) in der Salzwiese von Süderhafen aufgenommen wurden, ergab für die langjährig unbeweideten Flächen überwiegend hohe Werte (s. Abb. 22). Daran zeigt sich, daß in der Regel nicht einzelne Arten dominant sind. Lediglich einige wenige Teilflächen weisen Evenness-Werte unter 50 auf. Bei ihnen handelt es sich um Dominanzbestände von *Elymus x oliveri*. Evenness-Untersuchungen, die im Rahmen der Kartierung der Vegetationsverteilung (5.3.2) im Jahr 1993 durchgeführt

wurden, zeigen, daß die Werte auch auf größeren Bezugsflächen (56 - 80 m²) recht hoch sind (vgl. Abb. 21).

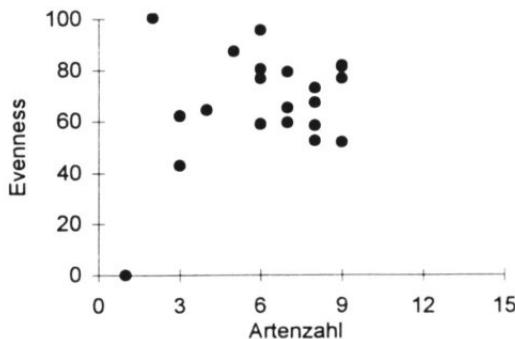


Abb. 22: Vielfältigkeitsdiagramm nach Haeupler 1982: Evenness und Artenzahl auf 4 m² großen Teilstücken der Transekten von Aegerter (1993) im langfristig unbeweideten Vorland von Süderhafen

Diskussion

Beweidung wirkt sich sowohl auf die Artenzusammensetzung als auch auf die Dominanzstruktur (Haeupler 1982) der Salzwiesenvegetation aus. Die Populationsdynamik verschiedener Pflanzenarten nach Nutzungsänderung wurde bereits in Kapitel 5.1.1 dargestellt und diskutiert. Die Ausbreitung beweidungsempfindlicher Pflanzenarten in der unbeweideten Parzelle des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes spiegelt sich in den kontinuierlich ansteigenden Evenness-Werten. Bei stärkerer Beweidung (1,0 und 3,4 Schafeinheiten/ha) treten in diesem Gebiet dagegen nur leichte jährliche Schwankungen auf mittlerem Niveau auf. Die Unterschiede zwischen deichnahen und deichfernen Dauerflächen auf der Parzelle mit 0,5 Schafeinheiten/ha zeigen wie bereits die Ergebnisse der Rasterkartierung (5.1.1.2) und der Vegetationshöhenuntersuchungen (5.1.3.1), daß die tatsächliche Beweidungsintensität mit zunehmender Entfernung vom Deich abnimmt. Im Friedrichskoog-Vorland kommen sowohl auf extensiv

beweideten (1,0 Schafeinheiten/ha) als auch auf unbeweideten Flächen besonders niedrige Evenness-Werte vor. Dies sind oftmals Flächen, auf denen *Festuca rubra* dominant ist, wobei die Mechanismen, die zur Dominanz führen, unterschiedlich sind. Auf unbeweideten Flächen verhindert der dichte "Filz" aus lebenden und toten Blättern von *Festuca* die Ansiedlung beweidungsempfindlicher Arten (s. 5.1.1.1-5.1.1.3, 5.1.2.3). Bei extensiver Beweidung werden letztere durch selektiven Verbiß so stark geschädigt, daß es zur *Festuca*-Dominanz kommt. Sowohl auf extensiv beweideten als auch auf unbeweideten Flächen verdrängt *Festuca rubra* allerdings niedrigwüchsige Arten, die bei intensiver Beweidung die Evenness erhöhen.

Intensiv beweidete Rotschwingelrasen sind extrem strukturarm, wenn die Vegetationshöhe als Maß für Strukturvielfalt verwendet wird (s. 5.1.3.1). Die Evenness-Werte können dennoch hoch sein, da intensive Beweidung die Koexistenz von *Festuca rubra* und lichtliebenden niedrigwüchsigen Arten wie *Glaux maritima* und *Armeria maritima* ermöglicht. An diesem Beispiel zeigt sich, daß es nicht möglich ist, Strukturvielfalt anhand eines einzelnen Parameters zu erfassen (vgl. Stock et al. 1994).

Zahlreiche Autoren belegen und prognostizieren die Entwicklung von artenarmen Dominanzbeständen auf langjährig unbeweideten Flächen (z.B. Dijkema et al. 1984, Bakker 1989). Häufig wird aus diesem Grund die Beweidung der Salzwiesen gefordert (Bakker et al. 1993). Im Sönke-Nissen-Koog-Vorland werden die nach der Beweidungsaufgabe ansteigenden Evenness-Werte (s.o.) zwar langfristig vermutlich wieder abnehmen, wenn Pionier-Arten ausfallen, die durch die vormalige Beweidung gefördert wurden. Der Vergleich mit Süderhafen zeigt jedoch, daß die Evenness langjährig unbeweideter Pflanzenbestände nicht geringer ist als die der mit 1,0 und 3,4 Schafeinheiten/ha beweideten Flächen. Bereits der Vergleich der Artenzahlen der Salzwiese von Süderhafen mit denen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes ergab keine nennenswerten Unterschiede zwischen beweideten und langjährig unbeweideten Flächen (s. 5.1.2.2). Innerhalb von unbeweideten *Elymus pycnanthus*-Beständen ist die Evenness zwar auch in Süderhafen gering - ebenso wie auf Schiermonnikoog (Bakker 1989). Gleichzeitig wurden jedoch in Süderhafen sowohl in der oberen als auch in der unteren Salzwiese zahlreiche Pflanzenbestände aufgenommen, die eine hohe Evenness aufweisen. Demnach kommt es ohne Beweidung langfristig nicht grundsätzlich zur Ausbildung großflächiger Dominanzbestände einzelner Arten (vgl. 5.1.2.3).

5.2 Variabilität abiotischer Standortparameter

Beweidung kann die Wachstumsbedingungen und das Konkurrenzgefüge innerhalb von Pflanzengemeinschaften in Salzwiesen stark überprägen. Bei Beweidungsaufgabe werden Vegetationszusammensetzung und -zonierung jedoch zunehmend durch die abiotischen Standortfaktoren und die realisierten Nischen (Hutchinson 1957) der jeweiligen Pflanzenarten bestimmt (s. 5.1.1.3, 5.1.1.4, Dierßen et al. 1994 c).

Salzwiesen sind bekannt für ihre extremen und wechselnden Standortbedingungen (Beetink 1977, Jefferies et al. 1979, Adam 1990). Ihre Böden (Salzmarschen) sind aufgrund der periodischen Meerwasserüberflutung durch Wechselfeuchte und Salzeinfluß gekennzeichnet (Schachtschabel et al. 1992). In Abhängigkeit von dem Ausgangsmaterial, den lokalen Sedimentationsbedingungen, der Höhe über MThw und dem Alter können sie sich hinsichtlich physikalischer Parameter wie etwa der Korngröße, der Lagerungsdichte oder dem Durchlüftungsgrad von Standort zu Standort stark unterscheiden (Brümmer 1968, Gray & Bunce 1972, Chapman 1974). Bodenchemische Parameter wie Salz- und Nährstoffgehalte werden einerseits von den bodenphysikalischen Bedingungen und andererseits von Witterung und Überflutung beeinflußt, so daß sie sowohl kleinräumig als auch zeitlich stark variieren können (Beetink 1977, Jefferies et al. 1979, Horn & Zhang 1995).

Bodensalinität und Bodendurchlüftung stellen in Salzwiesen vermutlich die entscheidenden abiotischen Faktoren für das Pflanzenwachstum dar. Zahlreiche Untersuchungen zeigen, daß sie nicht nur einzeln, sondern vor allem in Kombination die Konkurrenzverhältnisse zwischen verschiedenen Pflanzenarten beeinflussen (Gray & Scott 1977 b, Rozema & Blom 1977, Cooper 1982, van Diggelen 1988).

Unterschiede im Durchlüftungsgrad wirken sich auf die Sauerstoffversorgung der Wurzeln und über die Änderung des Redoxpotentials auf die Verfügbarkeit von Nähr- und Schadstoffen aus (Armstrong et al. 1985, van Diggelen 1988, Schachtschabel et al. 1992). Außerdem werden die Zersetzung organischer Substanz und die Stickstoff-Nettomineralisation stark vom Bodenwassergehalt beeinflußt (Scherfose 1987, Hemminga et al. 1991, Kiehl et al. in prep.).

Um den Meerwassereinfluß auf die Bodendurchlüftung in der vorliegenden Arbeit summarisch zu erfassen, wurden an ausgewählten Standorten Bodenprofilansprachen durchgeführt. Anhand der Lage und Mächtigkeit der durch Oxidations- und Reduktionsmerkmale geprägten Horizonte (Reynders 1983, Kuntze et al. 1988) ist es möglich, wechselfeuchte und ständig nasse Bereiche zu unterscheiden und daraus Rückschlüsse auf die Wachstumsbedingungen von Pflanzenarten mit unterschiedlicher Nässetoleranz zu ziehen.

Um Witterungs- und Überflutungseinflüsse zeitlich und kleinräumig zu erfassen, wurden Bodenwassergehalte bestimmt. Standortintern können zeitliche Veränderungen der Wasserversorgung und Durchlüftungsbedingungen dadurch gut charakterisiert werden. Bei gleicher Bodenart kann auch die kleinräumige Variabilität, etwa in Abhängigkeit vom Mikrorelief, bestimmt werden.

Bestimmungen der Bodensalinität wurden in Geländeuntersuchungen bisher im allgemeinen durchgeführt, um die Standorteigenschaften bestimmter Pflanzengemeinschaften anhand von Salinitätsgradienten zu beschreiben (z.B. Schmeisky 1974, Richter 1987). In der Regel wurden dabei für jeden Standort, Bodenhorizont und Termin Mittelwerte angegeben. Häufig wurden die Untersuchungen nur einmalig durchgeführt (z.B. Brümmer 1968, Brümmer & Finnern 1986, Blume et al. 1986) und besitzen damit den Charakter von Momentaufnahmen (Giani et al. 1993).

Weitere Arbeiten verdeutlichen die Bedeutung der Variabilität der Salzkonzentrationen: Von Giani et al. (1993) wurde die Variabilität der Salzgehalte von Vorlandböden im Jahresverlauf, im Verlauf des Gezeitenrhythmus sowie unter dem Einfluß von extremen Witterungsbedingungen beschrieben. De Leeuw et al. (1991) stellten Zusammenhänge zwischen Schwankungen der Bodensalinität und dem Witterungseinfluß über den Zeitraum mehrerer Jahre fest. Aegerter (1993) untersuchte im Verlauf einer Vegetationsperiode die zeitliche Änderung der Salzgehalte in verschiedenen Bodentiefen entlang von Höhengradienten in der Salzwiese von Süderhafen und im Sönke-Nissen-Koog-Vorland.

In der vorliegenden Untersuchung soll die zeitliche Variabilität der Salzkonzentrationen im *Puccinellia*-Rasen des Sönke-Nissen-Koog- und im *Festuca*-Rasen des Friedrichskoog-Vorlandes untersucht werden, um jahreszeitliche Änderungen der Standortbedingungen sowie Extremsituationen in Abhängigkeit von Überflutung und Niederschlag zu charakterisieren und ihre Bedeutung für die Vegetationsentwicklung abzuschätzen.

Neben zeitlichen treten auch erhebliche räumliche Schwankungen der Salzkonzentrationen insbesondere entlang von Höhengradienten auf (Aegerter 1993). Untersuchungen zur kleinräumigen Variabilität verschiedener bodenphysikalischer und -chemischer Parameter innerhalb homogener Pflanzenbestände einer Zone wurden für Salzwiesen bisher nur von Vestergaard (1982) im Ostseeraum durchgeführt. Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wurde die räumliche Variabilität der Bodensalinität innerhalb verschiedener Vegetationszonen kurzfristig und langfristig unbeweideter Vorlandsalzwiesen auf verschiedenen Maßstabsebenen untersucht. Die Schwerpunkte liegen dabei auf der Analyse der Auswirkung der Begruppung sowie der Beurteilung des Einflusses von Niederschlägen und Überflutungen auf die Salzkonzentrationen.

trationen und ihre Variabilität in verschiedenen Zonen. Ziel ist, die Bedeutung der räumlichen und zeitlichen Variabilität für das Pflanzenwachstum und die Vegetationszonierung abzuschätzen.

5.2.1 Allgemeine Charakterisierung der Böden

5.2.1.1 Vergleich der Untersuchungsgebiete

Die Böden des Sönke-Nissen-Koog- und des Friedrichskoog-Vorlandes sind typische Salzmarschen mit dem Profilaufbau Ah - Go - Gr (s. Abb. 23, Dierßen et al. 1994 a, Zhang & Horn 1993, Horn & Zhang 1995). Zwischen Go- und Gr-Horizont können auch Übergangshorizonte (Gro - Gor) vorkommen.

Die Böden des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes weisen höhere Ton- und geringere Feinsandanteile auf als diejenigen des Friedrichskoog-Vorlandes. Als Bodenarten treten im Sönke-Nissen-Koog-Vorland etwa toniger Schluff, schluffig-toniger Lehm, toniger Lehm und lehmiger Ton auf (vgl. Dierßen et al. 1994 a, Horn & Zhang 1995). Deichnah sind die Sandanteile der Böden geringer und die Tongehalte höher als deichfern.

Im Friedrichskoog-Vorland sind die Böden grobkörniger als im Sönke-Nissen-Koog-Vorland. Dabei überwiegt in deichnaher Lage schluffig-lehmiger Sand und sandig-lehmiger Schluff sowie deichfern sandiger Schluff (Dierßen et al. 1994 a). Typisch für die Böden des Friedrichskoog-Vorlandes ist eine ausgeprägte Sturmflutschichtung, die durch die vertikal kleinräumig wechselnde Ablagerung feinkörniger und grobkörniger Sedimente entstanden ist. Im Sönke-Nissen-Koog-Vorland liegen die Carbonatgehalte der Böden zwischen 2,5 und 4,5 % (Zhang & Horn 1993). Die Carbonatgehalte der Böden im Friedrichskoog-Vorland sind ähnlich (Dierßen et al. 1994 a), in einzelnen Horizonten aber auch höher.

Die Böden im Vorland von Süderhafen sind ebenfalls als Salzmarsch einzuordnen. In den oberen Horizonten kommen meistens tonige und sandige Lehme vor (s. Abb. 24, Aegerter 1993). In tieferen Horizonten (ab 50 - 65 cm) ist dagegen Feinsand vorherrschend.

Sönke-Nissen-Koog-Vorland, 0,0 Schafseinheiten / ha

0	Ah	gräulich-braun	
2	GoAh	tl	dunkelgräulich-braun, Rostflecken 3 %
6			
	Go	sT	dunkelgräulich-braun, Rostflecken 30 %
			↓ dunkelgrau Rostflecken 35 %
31			
	Gor	IT	dunkelgrau, Rostflecken 5 %, Schwarze Flecken 1 %
45	Gr	tL	sehr dunkelgrau, Schwarze Flecken 20 %
57			

Sönke-Nissen-Koog-Vorland, 3,4 Schafseinheiten / ha

0	Ah	grau	
2	GoAh	tl	dunkelgräulich-braun Rostflecken 1-2 %
6			
		sT	grau, Rostflecken 15 %
12		sL	dunkelgrau
14			Rosi flecken 1-2 %
	Go		
		tL	dunkelgrau, Rostflecken 15 %
46	Gor	tL	dunkelgrau, Rostflecken 1 %
50	Gr	tL	schwarz-weiß, Schwarze Flecken 70 %
60			

Friedrichskoog-Vorland, 0,0 Schafseinheiten / ha

0	Ah	gräulichbraun	W5
6		Rostflecken 1 %	
19	Go	sL	
		gebändert: braunlichgrau (hellgrau) Rostflecken 20 %	W4
		sL (IS)	
		gebändert: grau (hellgrau): Rostflecken 15 %	W3
38			
		sT	
		dunkelgrau Rostflecken 10 %	W3
77			
	Gro	IS	W2
		grau	
		Rostflecken 5 %	
92			
102	Gr	tl	
		marmoriert, dunkelgrau	
		IS	
		marmoriert, grau	
120			

Friedrichskoog-Vorland, 1,0 Schafseinheiten / ha

0	GoAh	uS	grau, Rostflecken 1 %	W5
2		sL		
5		uS		
7		sL		
12		uS (sL)	gebändert, hellgrau (dunkelgrau)	W4
	Go			
30		sL	dunkelgrau Rostflecken 15 %	W4
34		uS (sL)	gebändert: hellgrau (dunkelgrau) Rostflecken 15 %	W2
67		tS	grau Rostflecken 10 %	
96	Gr	uS	grau	
110				

Abb. 23: Bodenprofile im Sönke-Nissen-Koog-Vorland (oben) und Friedrichskoog-Vorland (unten) nach Dierßen et al. (1994 a), Legende zu W1 bis W6 : s. Abb. 24.

Süderhafen

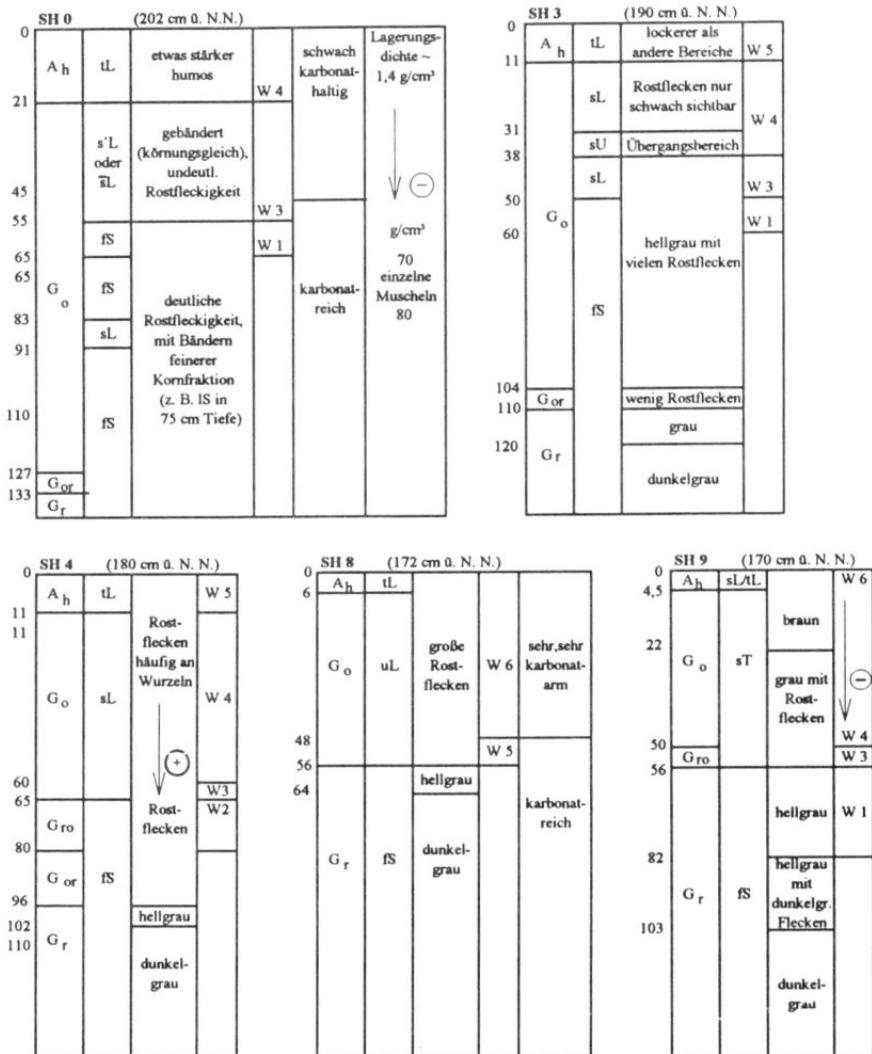


Abb. 24: Bodenprofile im Vorland von Süderhafen in unterschiedlicher Höhe über NN (aus Aegerter 1993)

5.2.1.2 Bodenprofile entlang beetübergreifender Transekte

Bei der Untersuchung von Bodenprofilen entlang zweier Transekte, die 10 m entfernt voneinander auf der Untersuchungsfläche SK I im Sönke-Nissen-Koog-Vorland liegen (s. 3.6.1), zeigt sich im gesamten Beet die Horizontabfolge Ah - Go (- Gro, Gor) - Gr der Salzmarschen (s. Abb. 25). Die Mächtigkeit der Ah-Horizonte variiert innerhalb eines Beetes nur geringfügig. In einigen Fällen ist sie in der Gruppe und der Beetmitte geringer als in den übrigen Beetbereichen. Die Mächtigkeit der Oxidations-Horizonte, die zahlreiche Eisenkonkretionen aufweisen (s. Tab. A10, Anhang), nimmt dagegen mit zunehmender Höhe über NN zu. Sie ist in der Gruppe am geringsten und in der Beetmitte am größten. Die Berechnung der Spearman-Rangkorrelation für den Zusammenhang zwischen Höhenlage über NN und der Mächtigkeit der Oxidationshorizonte (Go) ergibt einen Korrelationskoeffizienten von $r_s=0,72$ ($p<0,001$). Zum Zeitpunkt der Bodenprofilansprache liegt der Grundwasserspiegel beider Transekte im Go-Horizont. Die beiden Transekte unterscheiden sich vor allem durch das Auftreten von Übergangshorizonten (Gro, Gor) im Beetseitenbereich von Transekt A. Dagegen schließt sich bei Transekt J der Gr-Horizont direkt an den Go-Horizont an.

Der Reduktionshorizont (Gr) liegt in den Gruppen und am Gruppenrand wesentlich näher an der Bodenoberfläche als in der Beetmitte. In der Mitte des Beetes ist dabei nicht nur die Entfernung von der Bodenoberfläche größer, sondern auch die absolute Höhe des Gr über NN niedriger. Der Einfluß der Höhe über NN auf die Tiefe des Gr lässt sich durch den Spearman-Rangkorrelationskoeffizienten von $r_s = 0,63$ ($p<0,01$) belegen.

Die Untersuchung der Bodenart ergab, daß die Böden der in mittlerer Entfernung vom Deich liegenden Untersuchungsfläche überwiegend aus tonigem Lehm bestehen (s. Abb. 25). Bei den Profilen der Beetseiten von Transekt A kommt toniger Lehm in fast allen Bodenschichten vor und wird teilweise lediglich von millimeterbreiten Feinsand- und Schluffbändern unterbrochen, die als Sturmflutablagerungen zu deuten sind (s. Tab. A10, Anhang). Der Boden der Beetseiten von Transekt J ist in tieferen Horizonten feinkörniger. Dort überwiegt lehmiger Ton, der ebenfalls die Hauptbodenart in den Gruppen beider Transekte darstellt. In der Beetmitte beider Transekte wechselt die Bodenart häufig. Dort sind sowohl 5-10 cm mächtige Feinsand- und Schluff-Schichten als auch Schichten lehmigen Tons zu finden.

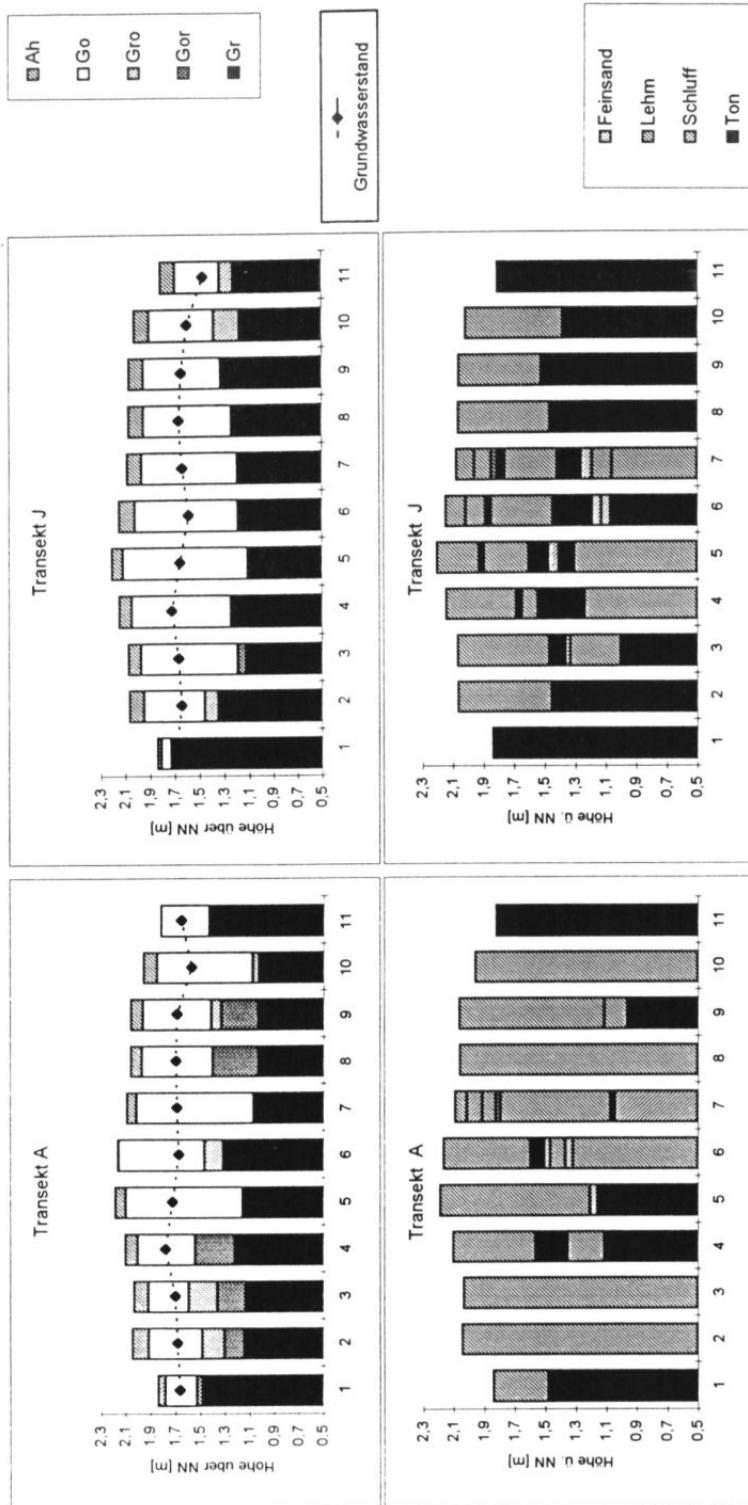


Abb. 25: Bodenprofile entlang der beetübergreifenden Transekte A und J (s. Abb. 9) auf der Probefläche SK I im Sönke-Nissen-Koog-Vorland. Oben: Horizontabfolge; unten: Hauptbodenarten. Das Mthw liegt bei 1,57 m ü. NN. Die vollständige Beschreibung der Profile befindet sich in Tabelle A10 (Anhang)

5.2.1.3 Diskussion

Sedimentation und Bodenart

Salzmarschen der Wattenmeerküste entstehen durch Ablagerung von Sedimenten unter strömungsarmen Bedingungen (Dijkema 1987). Ihre Bodentextur wird durch die Zusammensetzung der als Sedimentquellen fungierenden vorgelagerten Wattflächen und die lokalen Sedimentationsbedingungen geprägt (Brümmer 1968). Die feinkörnigen ton- und schlufffreien Böden des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes sind typisch für Salzmarschen an der nordfriesischen Festlandküste, vor denen Schlick- oder Mischwatt liegt (Dijkema & van Tienen 1989). Die Ergebnisse der Bodenansprachen im Rahmen der vorliegenden Untersuchung stimmen im wesentlichen mit den Ergebnissen der Bohrstockkartierung von Horn & Zhang (1995) überein.

Die Böden des Friedrichskoog-Vorlandes sind sandreicher, da in Dithmarschen in der Meldorf-Bucht Sandwattflächen als Sedimentquellen überwiegen (Dijkema & van Tienen 1989). Die für Salzmarschen typische Sturmflutschichtung, die dadurch entsteht, daß bei Sturmfluten größere und während normaler Fluten feinere Sedimente abgelagert werden, tritt in beiden Gebieten auf. Sie ist in den Böden der Untersuchungsflächen im Friedrichskoog-Vorland ausgeprägter als im Sönke-Nissen-Koog-Vorland. Die wechselnde Ablagerung etwa von Sand- und Tonschichten hat eine starke kleinräumige Heterogenität des Bodens vor allem hinsichtlich der Nährstoffversorgung und der Durchlüftungsbedingungen zur Folge. Die Untersuchung der Bodenprofile im Beetquerschnitt (5.2.1.2) verdeutlicht, daß die Abfolge verschiedener Bodenarten auch durch die Begrüppung beeinflußt wird. In der Beetmitte ist die Heterogenität besonders groß, da dort das beim Gruppenauhub anfallende Bodenmaterial abgelagert wird. Im Vorland von Süderhafen, welches nahe an einem Hauptpriel liegt, wird im Verlauf von Sturmfluten mehr Sand abgelagert als auf den weniger exponierten Untersuchungsflächen im Sönke-Nissen-Koog-Vorland (Aegerter 1993). Insgesamt gesehen sind die abgelagerten Sedimente mit Ausnahme der Horizonte unterhalb von 50 cm unter Flur jedoch aufgrund der sandärmeren vorgelagerten Wattflächen feiner als im Friedrichskoog-Vorland.

Grundwassereinfluß

Die Horizontabfolge Ah - Go - Gr der Salzmarschen entsteht wie bei den Gleyen durch den Einfluß des Grundwassers (Schachtschabel et al. 1992). Im Vorland bewirken die zeitlich schwankenden Grundwasserstände einen häufigen Wechsel oxidierender und reduzierender Bedingungen im Boden (Armstrong 1985). Vor allem der Go - Horizont ist durch Wechselfeuchte geprägt. Hier herrschen häufig oxidierende Bedingungen, so daß Eisen und Mangan

ausgefällt werden (Schachtschabel et al. 1992). Die zum Zeitpunkt der Bodenprofilansprachen hoch anstehenden Grundwasserstände (s. Abb. 25) deuten jedoch darauf hin, daß hier zeitweilig auch reduzierende Bedingungen herrschen. Die Ansprache der Bodenprofile im Beetquerschnitt zeigt, daß die Mächtigkeit der Oxidationshorizonte und die Tiefe der Reduktionshorizonte unter Flur mit ansteigendem Höhenniveau über dem Meeresspiegel zunimmt (s. 5.2.1.2). Dieser Zusammenhang, der bereits von Brümmer (1968) dargestellt wurde, bestätigt sich auch beim Vergleich mit Daten von Dierßen et al. (1994 a). Für zwölf Bodenprofile in beweideten und unbeweideten Parzellen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes konnte nicht nur für die Tiefe des Gr- und die Mächtigkeit des Go-Horizontes sondern auch für die Mächtigkeit des Ah-Horizontes eine positive Korrelation mit der Höhe über NN gefunden werden (s. Tab. 4). Für die Böden im Vorland von Süderhafen (Aegerter 1993) ergeben sich ebenfalls enge Korrelationen zwischen der Höhe über NN und der Lage der entsprechenden Horizonte. Generell liegt der Gr bei vergleichbarer Höhe über MThw oder NN dort jedoch tiefer unter Flurniveau als im Sönke-Nissen-Koog-Vorland. Vermutlich sorgt die Sandschicht unter den Marschsedimenten und die Nähe zum Hauptprielpolder (s. 5.2.1.1) in Süderhafen für eine verbesserte Bodendurchlüftung.

Tab. 4: Zusammenhang zwischen der Höhe über NN und der Tiefe des Gr-Horizontes, bzw. der Mächtigkeit von Go- und Ah-Horizont (Daten von Aegerter 1993, Dierßen et al. 1994 a). r_s : Spearman-Rangkorrelationskoeffizient, * $p<0.05$, ** $p<0.01$, *** $p<0.001$

Standort	n	NN vs. Gr			NN vs. Go			NN vs. Ah		
		r_s			r_s			r_s		
Sönke-Nissen-Koog										
(Dierßen et al. 1994 a)	12		0.86 ***		0.85 **		0.83 **			
Süderhafen										
(Aegerter 1993)	5		0.97 **		0.90 *		0.97 **			

Der Zusammenhang zwischen der Höhe über NN und der Mächtigkeit der Ah- und Go-Horizonte oder der Lage des Gr-Horizontes ist hauptsächlich durch den Tideeinfluß auf die Grundwasserdynamik und Bodendurchlüftung zu erklären. Der tägliche Wechsel der Gezeiten und insbesondere Spring- und Nipptidezyklen bedingen kurzfristig wechselnde Grundwasserstände (vgl. Armstrong et al. 1985). Da das Meerwasser bei Hochwasser lateral von Prielen und Gräben aus in den Boden eindringt (Chapman 1974, Aegerter 1993), werden auch Wasserstände wirksam, bei denen die Bodenoberfläche selbst nicht überflutet wird. Dabei

nimmt der Tideeinfluß auf die Grundwasserdynamik zu, je näher ein Standort an zu- bzw. ableitenden Prielen oder Gräben liegt und je grobkörniger das Substrat ist. Nach Beetzink (1966) kann sich der Druck des Gezeitenwassers vor allem bei Springfluten in Sandschichten, die unter den Marschsedimenten liegen, über größere Entfernung fortspflanzen. Das Beispiel der Grundwassermessungen von Dierßen et al. (1994 a) im Friedrichskoog-Vorland zeigt, daß der Tideeinfluß selbst an deichnahen Standorten, die etwa 800-1000 m vom Watt entfernt liegen und nur über kleinere Gruppen mit dem Prielsystem verbunden sind, erheblich sein kann. In den feinkörnigeren Böden des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes ist die Perkolation vermutlich verlangsamt. Dennoch werden auch hier die Grundwasserstände von den Gezeiten beeinflußt (Dierßen et al. 1994 a). In Süderhafen konnte Aegerter (1993) eine starke Abhängigkeit der Grundwasserstände vom Tidegeschehen nachweisen. Dort wird das Eindringen des Hochwassers ebenso wie die Drainage bei Niedrigwasser durch die Nähe zum Priel und den sandigen Untergrund erleichtert.

Neben kurzfristigen Schwankungen der Grundwasserstände nach starken Niederschlägen (Dierßen et al. 1994 a) oder im Verlauf von Spring- und Nipp tidezyklen (Armstrong et al. 1985) treten außerdem jahreszeitliche Veränderungen auf. Während der Sommermonate kommen in den oberen Bodenhorizonten (Ah, Go) bei hohen Evapotranspirationsraten und niedrigeren Fluten regelmäßig längere Phasen guter Bodendurchlüftung vor, während in den niederschlags- und überflutungsreichen Wintermonaten häufiger und über längere Zeiträume anaerobe Bedingungen herrschen. Im Gr-Horizont, der im Gegensatz zu den darüberliegenden Bodenhorizonten nahezu ständig naß ist, führen die reduzierenden Bedingungen zur Bildung toxischer Substanzen, deren Anwesenheit - neben der Sauerstoffarmut selbst - ein Streßfaktor für Pflanzen ist (van Diggelen 1988, Crawford 1989, Armstrong et al. 1994). Aus diesem Grund wird der Gr-Horizont von den Wurzeln vieler Pflanzenarten gemieden.

Diese Beispiele zeigen, daß die Höhenlage eines Standortes nicht nur wegen der tatsächlichen Überflutungshäufigkeit, sondern auch aufgrund der Gezeitenabhängigkeit der Grundwasserdynamik für die jeweilige Lage der Bodenhorizonte von Bedeutung ist. Der Einfluß der Wechselfeuchte auf das Pflanzenwachstum wird in Kapitel 6.2 diskutiert.

5.2.2 Zeitliche Variabilität der Salzkonzentrationen und der Bodenwassergehalte

Um die zeitliche Variabilität im *Puccinellia*-Rasen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes und im *Festuca*-Rasen des Friedrichskoog-Vorlandes zu vergleichen, werden im folgenden die Bodenwassergehalte und Salzkonzentrationen sowie ihre Beeinflussung durch Witterung und Überflutung im Verlauf eines Jahres beschrieben. Um festzustellen, ob Bodenfeuchte und Salinität durch Beweidung beeinflusst werden, wurden in beiden Vorländern Untersuchungen in den Parzellen mit 3,4 und 1,0 Schafeinheiten/ha sowie der unbeweideten Parzelle durchgeführt. Eine Kurzcharakteristik der Standorte findet sich unter 3.6.2.1. Exemplarisch werden zur Charakterisierung der kurzzeitigen Variabilität Ergebnisse einer einmonatigen Meßkampagne im Sönke-Nissen-Koog-Vorland dargestellt, während der extreme Witterungsbedingungen auftraten.

5.2.2.1 Zeitliche Variabilität im Jahresverlauf

Sowohl die Bodenwassergehalte als auch die Salzkonzentrationen der Bodenlösung in Böden des Sönke-Nissen-Koog- und Friedrichskoog-Vorlandes weisen eine jahreszeitliche Dynamik auf (s. Abb. 26). Im Winterhalbjahr sind die Chloridkonzentrationen an allen Standorten niedrig und die Bodenwassergehalte vergleichsweise hoch. Im Sommer steigt die Salinität stark an. Im Friedrichskoog-Vorland und in der unbeweideten Parzelle des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes ist gleichzeitig eine deutliche Abnahme der Bodenfeuchte zu erkennen.

In den Böden des *Puccinellia*-Rasens kommen generell höhere und häufiger sehr hohe Salinitäten ($> 20\%$) vor als im *Festuca*-Rasen oder im *Elymus*-Bestand (s. Abb. 27). Im Sommerhalbjahr treten im *Puccinellia*-Rasen zudem stärkere Schwankungen auf. Eine Abhängigkeit der Salinität von der Beweidungsintensität ist in beiden Vorländern nicht festzustellen.

Die Bodenwassergehalte sind im *Festuca*-Rasen des Friedrichskoog-Vorlandes in der Regel niedriger und durch eine höhere Variabilität charakterisiert als im *Puccinellia*-Rasen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes. Im *Festuca*-Rasen kommen während der Sommermonate an allen untersuchten Standorten die niedrigsten Wassergehalte vor. Im *Puccinellia*-Rasen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes weisen die Standorte der unbeweideten und der mit 1,0 Schafeinheiten/ha beweideten Parzelle eine ähnliche Saisonalität bei insgesamt höheren Werten auf. Am intensiv beweideten Standort ist der Bodenwassergehalt dagegen während des gesamten Jahres relativ hoch. Die Bodenwassergehalte des *Elymus*-Standortes liegen bei geringeren Amplituden in der selben Größenordnung wie im *Festuca*-Rasen.

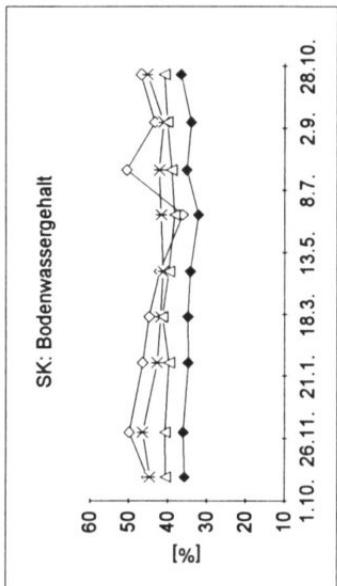
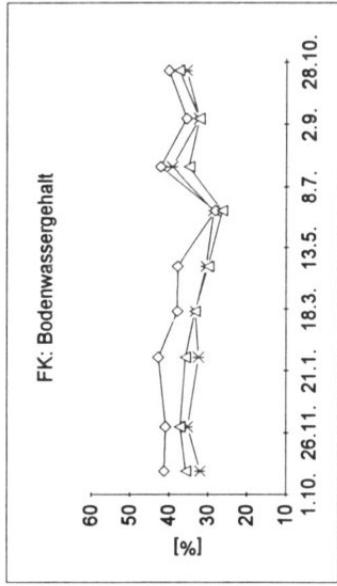
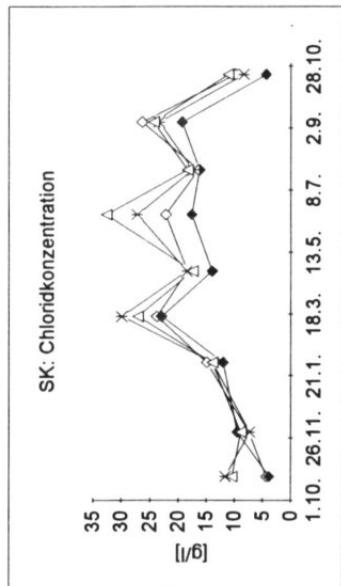
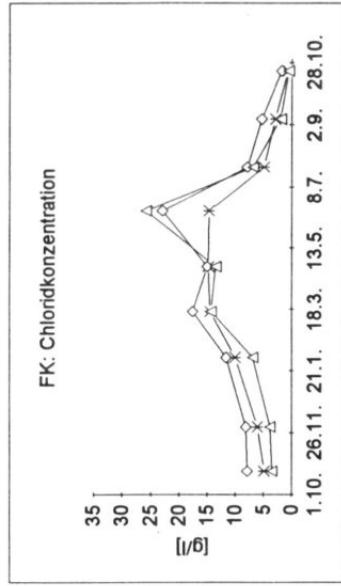
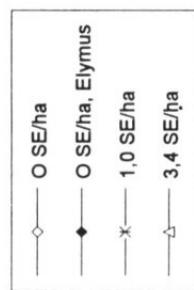


Abb. 26: Jahreszeitliche Veränderung der Chloridkonzentrationen (oben) sowie der Bodenwassergehalte (unten) im Sönke-Nissen-Koog-Vorland (SK, *Puccinellia*-Rasen, *Elymus*-Bestand) und im Friedrichskoog-Vorland (FK, *Festuca*-Rasen) im Zeitraum von Oktober 1992 bis Oktober 1993



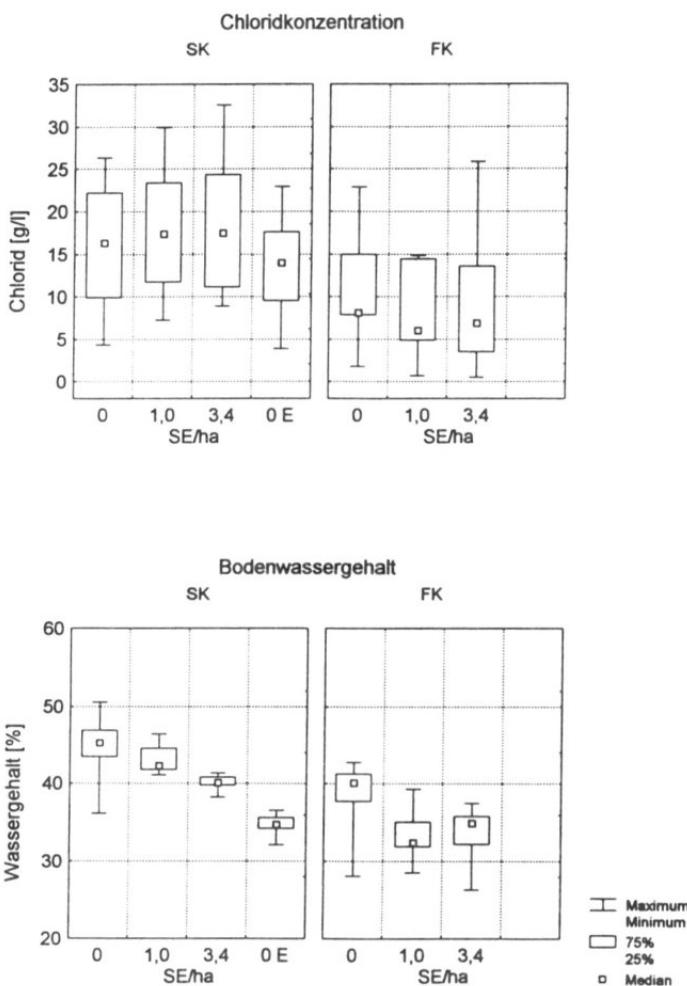
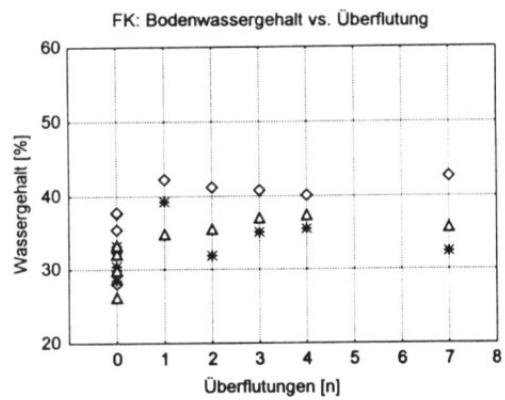
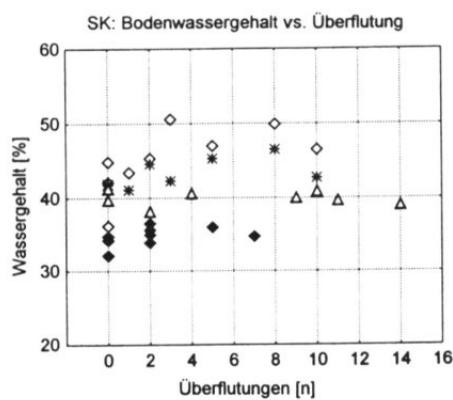
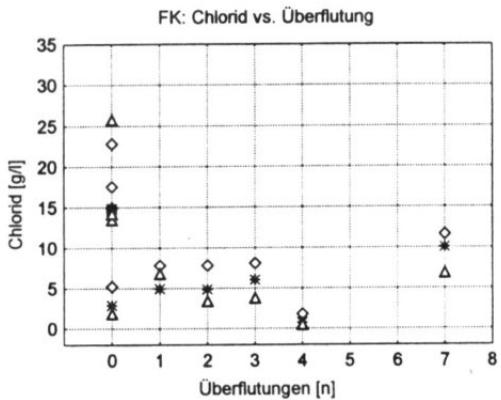
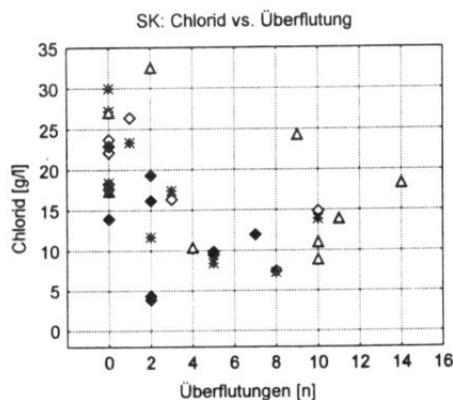


Abb. 27: Zeitliche Variabilität (Median, Quartile, Amplituden) der Chloridkonzentrationen sowie der Bodenwassergehalte im Sönke-Nissen-Koog-Vorland (SK, *Puccinellia*-Rasen, 0E: *Elymus*-Bestand) und im Friedrichskoog-Vorland (FK, *Festuca*-Rasen) im Zeitraum von Oktober 1992 bis Oktober 1993

Die Ergebnisse von Korrelationsanalysen belegen, daß sowohl die Salinität als auch die Bodenfeuchte durch Witterung und Überflutungen beeinflußt werden. Die Chloridkonzentration der Bodenlösung ist in beiden Untersuchungsgebieten negativ mit der Niederschlagssumme vor der jeweiligen Probenahme korreliert (s. Tab. 5).

Der Einfluß der Überflutungshäufigkeit auf die Salzkonzentration ist in beiden Untersuchungsgebieten wesentlich geringer als der Einfluß des Niederschlags. Hohe Salzkonzentrationen ($> 20 \text{ \%}$) treten sowohl im Sönke-Nissen-Koog- als auch im Friedrichskoog-Vorland fast ausschließlich in überflutungsfreien oder überflutungsarmen Perioden auf (s. Abb. 28). Die Spearman-Rangkorrelation zwischen Überflutung und Salzgehalten ergibt allerdings nur für die Parzelle mit 1,0 Schafeinheiten/ha im Sönke-Nissen-Koog-Vorland einen signifikanten Zusammenhang (s. Tab. 5). An einigen Standorten läßt sich allgemein ein Anstieg der Salzkonzentrationen bei sinkenden Bodenwassergehalten nachweisen.

Der Bodenwassergehalt ist im Sönke-Nissen-Koog-Vorland in der Parzelle mit 1,0 Schafeinheiten/ha und am *Puccinellia*-Standort der unbeweideten Parzelle positiv mit Niederschlag und Überflutungshäufigkeit korreliert. In der Parzelle mit 3,4 Schafeinheiten/ha und dem unbeweideten *Elymus*-Bestand sind die Bodenwassergehalte dagegen im Jahresverlauf so ausgeglichen, daß die Spearman-Rangkorrelation keine signifikanten Ergebnisse liefert. Im Friedrichskoog-Vorland treten niedrige Bodenwassergehalte ausschließlich in überflutungsfreien (Abb. 28) und niederschlagsarmen Perioden auf. In der intensiv beweideten Parzelle (3,4 Schafeinheiten/ha) kann der starke Einfluß der Überflutung durch den hohen Spearman-Rangkorrelationskoeffizienten belegt werden. Außerdem besteht hier eine schwache Korrelation mit der Niederschlagsmenge vor der Probenahme. In der unbeweideten Parzelle hängt der Wassergehalt vor allem von der Überflutungshäufigkeit ab. Für die Parzelle mit 1,0 Schafeinheiten/ha konnte zwar keine signifikante Korrelation gefunden werden. Auch dort sind besonders niedrige Wassergehalte jedoch an Zeiträume ohne jegliche Überflutung gebunden.



- ◊ 0 SE/ha
- * 1,0 SE/ha
- △ 3,4 SE/ha
- ◆ 0 SE/ha, Elymus

Abb. 28: Zusammenhang zwischen Chloridkonzentration beziehungsweise Bodenwassergehalt und der Anzahl der Überflutungen in den 10 Tagen vor der Probenahme (Zeitraum: Oktober 1992 bis Oktober 1993) im Sönke-Nissen-Koog-Vorland (SK) und im Friedrichskoog-Vorland (FK)

Tab. 5: Einfluß von Überflutung und Niederschlag auf Chloridkonzentration (links) und Bodenfeuchte (rechts) im *Puccinellia*-Rasen und *Elymus*-Bestand des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes sowie im *Festuca*-Rasen des Friedrichskoog-Vorlandes. In der mittleren Spalte ist außerdem die Korrelation zwischen Chloridkonzentration und Bodenwassergehalt dargestellt. r: Korrelationskoeffizient (Pearson's r), rs: Spearman-Rangkorrelationskoeffizient, n.s.: nicht signifikant, * p<0,05, ** p<0,01

Standort	Cl ⁻ [%] vs.	Cl ⁻ [%] vs.	Cl ⁻ [%] vs.	H ₂ O [%] vs.	H ₂ O [%] vs.
	Niederschlag [mm]	Überflutungs- häufigkeit [n]	H ₂ O [%]	Niederschlag [mm]	Überflutungs- häufigkeit [n]
	r _s	r _s	r	r _s	r _s
SK 0 SE/ha <i>Puccinellia</i>	-0,83**	ns.	n.s.	0,70*	0,80*
SK 1,0 SE/ha <i>Puccinellia</i>	-0,83**	-0,81*	-0,83**	0,68*	0,74*
SK 3,4 SE/ha <i>Puccinellia</i>	-0,82**	ns.	n.s.	ns.	ns.
SK 0 SE/ha <i>Elymus</i>	-0,77 *	ns.	-0,67*	ns.	ns.
FK 0 SE/ha <i>Festuca</i>	-0,88**	ns.	n.s.	ns.	0,78*
FK 1,0 SE/ha <i>Festuca</i>	-0,82**	ns.	n.s.	ns.	ns.
FK 3,4 SE/ha <i>Festuca</i>	-0,83**	ns.	-0,85**	0,68*	0,91*

5.2.2.2 Zeitliche Variabilität im Verlauf eines Monats

Die einmonatige Meßkampagne (3.7.-3.8.92) wurde nach einer siebenwöchigen Trockenperiode durchgeführt. Nach dem 13.5. fielen im Frühsommer 1992 kaum Niederschläge (3.6.: 4,9 mm, 17.6.92: 0,1 mm). Dadurch kam es bis zum 3.7.92 zu einer starken Anreicherung der Salze im Boden. Während der Meßkampagne waren die Chloridkonzentrationen im Sönke-Nissen-Koog-Vorland bei einem Probenahmeabstand von 3 - 4 Tagen durchgängig hoch (> 15 %). An beiden untersuchten Standorten traten allerdings starke Schwankungen zwischen hohen und extrem hohen Werten innerhalb von wenigen Tagen auf (s. Abb. 29 a).

Nachdem am 4.7.92 etwa 21 mm Niederschlag fielen, nahmen die Chloridkonzentrationen um mehr als die Hälfte ab. Sie lagen bis zum 21.7. bei gelegentlichen Niederschlägen und Überflutungen (Abb. 29 c & d) etwa im Bereich der Meerwasserkonzentration. Bereits nach wenigen niederschlagsfreien Tagen stiegen die Salzkonzentrationen dann jedoch bei sommerlichen Temperaturen (s. Kapitel 4) bis zum 24.7.92 erneut an beiden Standorten an. Eine kurzzeitige Überflutung am 21.7. führte nicht etwa zu einer Verdünnung der Salze sondern verstärkte die Anreicherung. Bis zum Ende des Untersuchungszeitraumes war nach dem Niederschlag am 28.7.92 und gelegentlichen Überflutungen eine Abnahme der Werte zu beobachten.

Der Bodenwassergehalt war nach der siebenwöchigen Trockenperiode am höhergelegenen unbeweideten Standort mit 30 % sehr niedrig (s. Abb. 29 b). Dieser Standort war seit dem 3.6.92 nicht mehr überflutet worden. Infolge des Niederschlags am 4.7.92 war ein leichter Anstieg der Bodenfeuchte zu beobachten. Während des übrigen Zeitraumes veränderten sich die Werte kaum. Am tiefergelegenen beweideten Standort, der in den beiden Tagen vor der Probenahme am 3.7. überflutet wurde, war der Bodenwassergehalt höher. Bei gelegentlichen Überflutungen und Niederschlägen blieb die Bodenfeuchte über den gesamten Zeitraum der Meßkampagne auf ähnlichem Niveau.

5.2.2.3 Diskussion

Salzdynamik

Die Salzkonzentrationen in den Böden des Sönke-Nissen-Koog- und des Friedrichskoog-Vorlandes weisen eine hohe zeitliche Dynamik auf, die in beiden Gebieten stärker durch die Niederschläge als durch die Überflutung im Zeitraum vor der Probenahme bestimmt wird. Die Beweidung führt entgegen den Angaben anderer Autoren weder zu einer Erhöhung der Salzkonzentrationen (Schmeisky 1974, Hansen 1982) noch zur Verringerung (Bakker 1985). Im jahreszeitlichen Verlauf sind niedrige Salzgehalte charakteristisch für die niederschlags- und überflutungsreichen Herbst- und Wintermonate. Darauf weisen auch die Ergebnisse von de Leeuw et al. (1991) und Jefferies et al. (1979) hin. Giani et al. (1993) konnten dagegen im Winter und nach einer Regenperiode keine besonders niedrigen Salzgehalte im Boden feststellen. Während der Frühjahrs- und Sommermonate können die Salzkonzentrationen stark schwanken. Übereinstimmend mit den Ergebnissen von de Leeuw et al. (1991), Aegerter (1993) und Giani et al. (1993) kommt es in niederschlagsfreien oder -armen Perioden zu einer Anreicherung der Salze auf Werte oberhalb der Meerwasserkonzentration. Dabei zeigt sich, daß solche hypersalinen Bedingungen im *Puccinellia*-Rasen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes häufiger auftreten als im höhergelegenen *Elymus*-Bestand oder im *Festuca*-Rasen des Friedrichskoog-Vorlandes. Dies steht im Gegensatz zu Aussagen von Beeftink (1977) und Jefferies et al. (1979), nach denen hypersaline Bedingungen in der oberen Salzwiese häufiger sind als in der unteren Salzwiese (vgl. auch Dierßen et al. 1994 b). Die Untersuchungsstandorte im *Puccinellia*-Rasen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes werden offenbar so häufig überflutet, daß relativ viel Salz eingetragen wird. Die Überflutungen finden aber nicht so häufig statt, daß eine Anreicherung der Salze durch die ausgleichende Wirkung des Meerwassers verhindert wird. Zudem kommt es im feinkörnigeren Boden dieses Gebietes (vgl. 5.2.1.1) ver-

mutlich zu einer stärkeren Salzanreicherung als im Friedrichskoog-Vorland (vgl. Brümmer 1968, Frahm 1971).

Während der Meßkampagne im Juli/August 1992 im Sönke-Nissen-Koog-Vorland fallen besonders hohe Salzgehalte direkt nach Niederschlägen aufgrund der Verdünnung um mehr als die Hälfte ab. Die Werte können sich aber schon nach wenigen niederschlagsfreien Tagen wieder verdoppeln. Kurzzeitige Überflutungen während regenfreier Zeiträume tragen bei warmem Wetter nicht etwa zur Verdünnung der Salze bis auf Meerwasserkonzentration bei, sondern führen, da das Wasser den Boden nur oberflächlich benetzt und schnell verdunstet, zur weiteren Anreicherung. Auf diese Weise kam es beispielsweise nach der Trockenperiode im Juni 1992 im *Puccinellia*-Rasen zu den extrem hohen Salzkonzentrationen Anfang Juli 1992 (Beginn der Meßkampagne, s. 5.2.2.2). Außerdem fand bei hohen Temperaturen und damit hohen Evapotranspirationsraten vermutlich verstärkt ein kapillarer Aufstieg der Salze aus tieferen Bodenschichten statt. Der Transport von Salzen aus tieferen in höhere Bodenschichten bei hohen Evaporationsraten konnte von Srivastava & Jefferies (1995 a) für kanadische Salzwiesen nachgewiesen werden.

Dieses Beispiel verdeutlicht, daß die untersuchten Standorte nicht nur im Friedrichskoog-Vorland, sondern auch im Sönke-Nissen-Koog-Vorland bereits so hoch liegen, daß eine ausgleichende Wirkung des Meerwassers, welche nach Beeftink et al. (1977) und de Leeuw et al. (1991) charakteristisch für Standorte der unteren Salzwiese ist, nicht mehr generell nachgewiesen werden kann.

Während der Wintermonate schwanken die Salzkonzentrationen zwar weniger, der Einfluß der Überflutung wird im Sönke-Nissen-Koog- und Friedrichskoog-Vorland jedoch auch in diesem Zeitraum durch den Witterungseinfluß überlagert. Trotz zahlreicher Überflutungen bleiben sie in diesem Zeitraum aufgrund hoher Niederschlags- und niedriger Evapotranspirationsraten unter der Meerwasserkonzentration. Obwohl es Übereinstimmungen bezüglich der Einflüsse von Witterung und Überflutung gibt, unterscheiden sich die untersuchten *Puccinellia*-Rasen aufgrund der häufiger auftretenden hypersalinen Bedingungen standörtlich von den *Festuca*-Rasen und dem *Elymus*-Bestand. Die Bedeutung der zeitlichen Variabilität der Salzkonzentrationen für die Vegetation wird abschließend in Kapitel 6.2 diskutiert. Eine zusammenfassende standörtliche Abgrenzung der oberen von der unteren Salzwiese ist in Kapitel 6.3 zu finden.

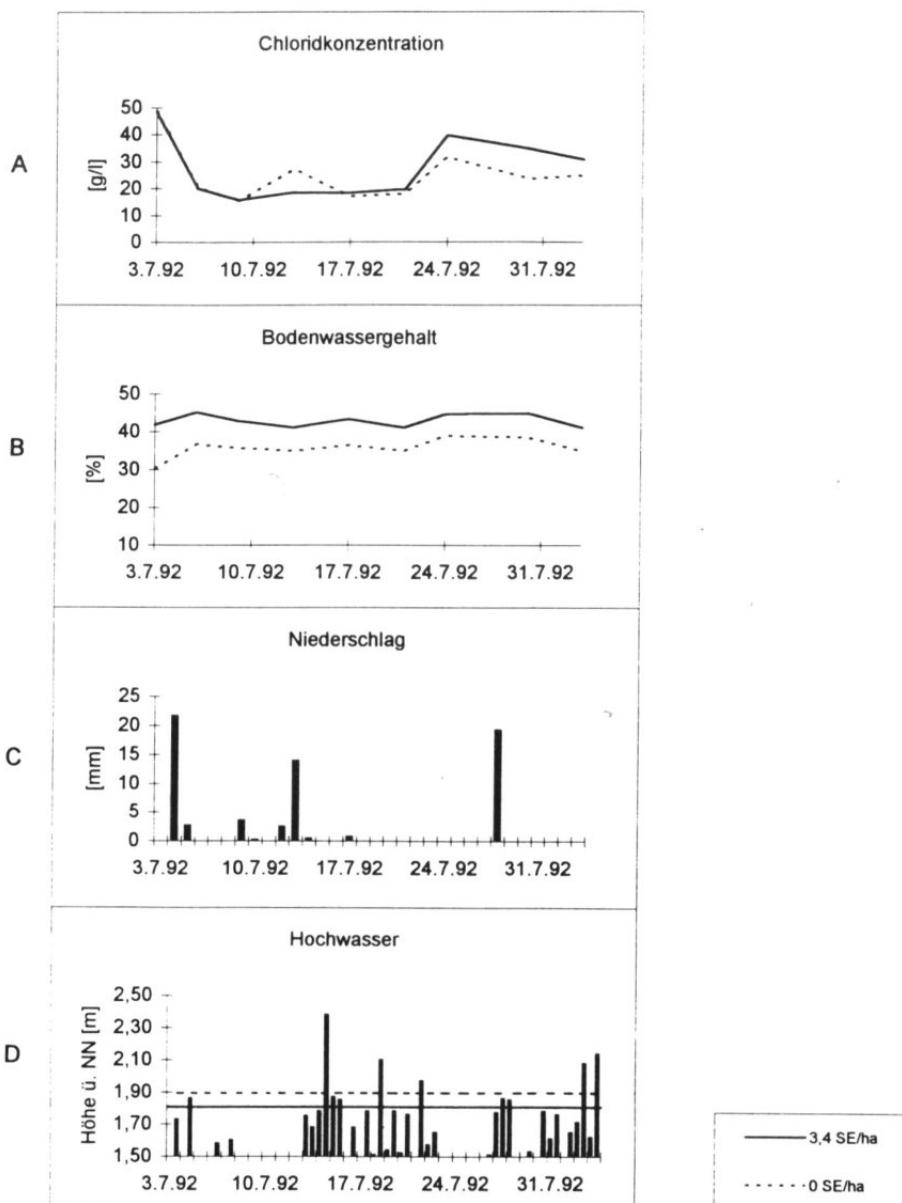


Abb. 29: Zeitliche Variabilität im Juli 1992: A Chloridkonzentrationen; B Bodenwassergehalte; C Tagessummen der Niederschläge; D Zeitpunkt der Hochwasser > 1,5 m ü. NN bezogen auf die Höhenlage der Untersuchungsflächen

Bodenfeuchte

Die Unterschiede zwischen den Bodenwassergehalten der beiden Vorländer sind zum Teil auf die unterschiedlichen Bodenarten zurückzuführen (s. 5.2.1.1). Sandige Böden haben allgemein eine geringere Feldkapazität als tonreichere Böden (Schachtschabel et al. 1992). Der Vergleich des *Elymus*-Standortes und des *Puccinellia*-Standortes in der unbeweideten Parzelle des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes, die sich hinsichtlich der Bodenart kaum unterscheiden, zeigt jedoch, daß in der oberen Salzwiese in der Regel niedrigere Bodenwassergehalte auftreten als in tiefergelegenen Zonen.

Die Ergebnisse der Korrelationsanalysen belegen, daß die Bodenwassergehalte ebenso wie die Salzkonzentrationen im Boden von Überflutung, Niederschlag und Trockenperioden beeinflußt werden (vgl. Brümmer 1968, Armstrong et al. 1985). Hohe Bodenwassergehalte treten vor allem während der überflutungs- und niederschlagsreichen Wintermonate auf. Im Verlauf von niederschlagsfreien und -armen Perioden kann es insbesondere in der oberen Salzwiese während der Sommermonate zur Austrocknung des Bodens kommen. Aegerter (1993) konnte zeigen, daß sich kurzzeitige Überflutungen kaum auf die Wassergehalte der oberen Bodenschicht auswirken. Das Meerwasser sickert offenbar erst bei Dauerüberflutungen in den Boden ein. Aufgrund des kapillaren Aufstiegs wirkt der Tiderhythmus über steigende Grundwasserstände jedoch vermutlich auch indirekt auf die Wassergehalte der oberen Bodenschichten. Auf die Bedeutung der Wechselfeuchte für Produktivität und Zonierung der Salzwiesenvegetation wird in Kapitel 6.2 und 6.3 eingegangen.

5.2.3 Räumliche Variabilität der Bodenwassergehalte und Salzkonzentrationen

5.2.3.1 Tiefenprofile

Da die Böden der untersuchten Vorländer bis in eine Tiefe von 50 cm zum Teil stark durchwurzt sind (Dierßen et al. 1994 b), wurden Salzkonzentrationen und Wassergehalte im *Festuca*-Rasen des Friedrichskoog-Vorlandes und im *Puccinellia*-Rasen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes in verschiedenen Bodentiefen gemessen. Damit soll die Frage geklärt werden, ob extrem hohe oder niedrige Salinitäten nur in der exponierten oberen Bodenschicht oder auch in tieferen Schichten auftreten.

Ergebnisse

Der Vergleich der im Frühjahr und Sommer 1992 untersuchten Tiefenprofile zeigt, daß im Sönke-Nissen-Koog-Vorland in allen Bodentiefen der untersuchten Standorte hohe Chlorid-

konzentrationen vorkommen (Abb. 30). Im April steigen die Werte auf den beweideten Flächen mit zunehmender Bodentiefe von 15-20 ‰ auf 25-30 ‰ an, während sie sich im Sommer in verschiedenen Bodentiefen kaum unterscheiden (1,0 Schafeinheiten/ha) oder unregelmäßig schwanken. In der unbeweideten Parzelle sind im Sommer bei Werten zwischen 20 und 25 ‰ Chlorid kaum Unterschiede zwischen verschiedenen Bodentiefen zu erkennen. In den Böden des Friedrichskoog-Vorlandes sind die Salzkonzentrationen Mitte August 1992 mit Werten um 5 ‰ in allen untersuchten Bodentiefen deutlich niedriger als in den Böden des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes. Die tiefenabhängigen absoluten Schwankungen der Werte sind an diesem Untersuchungstermin gering.

Diskussion

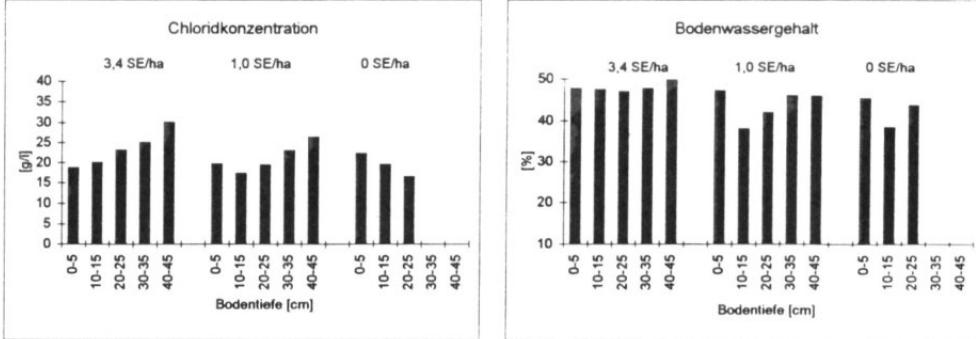
Überflutungen, Niederschläge und Temperaturextreme wirken direkt auf die obere Bodenschicht, auf tiefere Schichten jedoch in abgeschwächter Form. Aus diesem Grund werden in der oberen Bodenschicht häufig die stärksten zeitlichen Schwankungen der Salinität festgestellt (Chapman 1974, Beaufink et al. 1977, Giani et al. 1993). Dies trifft auch für die Böden im Sönke-Nissen-Koog- und Friedrichskoog-Vorland zu (s. Dierßen et al. 1994 a, b). In der oberen Salzwiese des Friedrichskoog-Vorlandes liegen die Salze in tieferen Bodenschichten vermutlich nur verdünnt in niedrigerer Konzentration vor, da sie seltener und in geringerer Menge eingetragen werden. Aus diesem Grund sind dort aufgrund niedrigerer Maxima zugleich geringere Schwankungen zu verzeichnen. Zu ähnlichen Ergebnissen kam auch Aegerter (1993) bei Untersuchungen an hochgelegenen Standorten von *Elymus x oliveri* in Süderhafen. In den Böden des tiefergelegenen *Puccinellia*-Rasens des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes treten extrem hohe Salzkonzentrationen (> 40 ‰) zwar nur in der oberen Bodenschicht (0-5 cm) auf, Akkumulations- und Verdünnungseffekte und damit erhebliche zeitliche Schwankungen sind jedoch auch in tieferen Schichten nachzuweisen. Am Beispiel der Untersuchung im April 1992 im Sönke-Nissen-Koog-Vorland zeigt sich, daß die Verlagerung von Salzen aus den oberen in tiefere Bodenschichten dort zu einer starken Akkumulation führen kann. Niederschlags- und überflutungsbedingte Auswaschung kann vermutlich im Wechsel mit Evapotranspirationsvorgängen zu wechselndem Auf- und Abstieg der Ionen führen und damit sowohl räumlich als auch zeitlich in allen Bodenschichten eine starke Variabilität hervorrufen (vgl. Srivastava & Jefferies 1995 a).

Auch Ergebnisse von Aegerter (1993) und Dierßen et al. (1994 a, b) weisen darauf hin, daß die zeitliche Variabilität der Chloridkonzentrationen in der unteren Salzwiese von Süderhafen und im Sönke-Nissen-Koog-Vorland nicht nur in der oberen Bodenschicht, sondern auch in 25-30 cm Tiefe hoch ist (s. Abb. 31). Im Sönke-Nissen-Koog-Vorland ist die Schwankungsbreite der

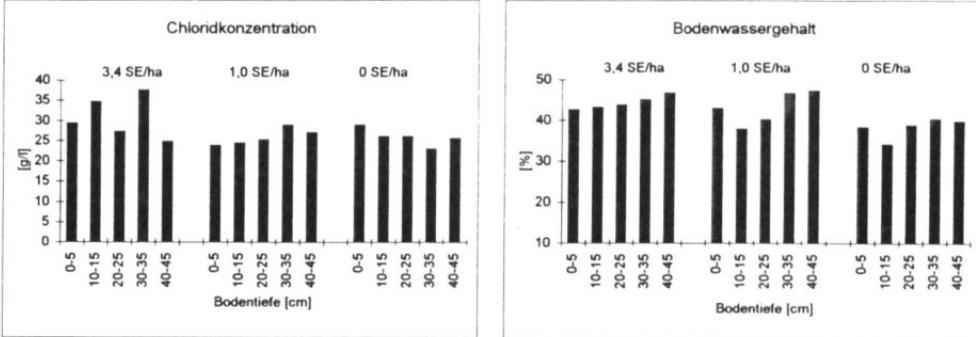
Salzgehalte in tieferen Bodenschichten nach Angaben von Aegerter (1993) etwas geringer, weil dort im Gegensatz zur oberen Bodenschicht keine besonders niedrigen Werte auftreten. Beestink (1977) kommt für den Höhenbereich des Puccinellion zu ähnlichen Ergebnissen.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß es in der oberen Salzwiese nach Trockenperioden zur Anreicherung der Salze in der oberen Bodenschicht kommen kann, die sich offenbar nicht bis in tiefere Schichten fortsetzt. Besonders niedrige Salzgehalte können dort nach Niederschlägen in der oberen Bodenschicht und nach länger andauernden Regenfällen ohne weitere Überflutung auch in tieferen Schichten auftreten. In der unteren Salzwiese kann dagegen entgegen der Aussage von Giani et al. (1993) auch in tieferen Bodenschichten, die noch stark durchwurzt werden (vgl. Dierßen et al. 1994 b), eine Chloridakkumulation auf Werte oberhalb der Meerwasserkonzentration stattfinden. Diese ist zwar geringer als in der oberen Bodenschicht, jedoch physiologisch durchaus von Bedeutung. Hier zeigt sich eine Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Richter (1987). Besonders niedrige Salzgehalte kommen in der unteren Salzwiese nur nach längeren Niederschlagsperioden in der oberen Bodenschicht vor.

Sönke-Nissen-Koog-Vorland 23.4.92



Sönke-Nissen-Koog-Vorland, 10.8.92



Friedrichskoog-Vorland 18.8.92

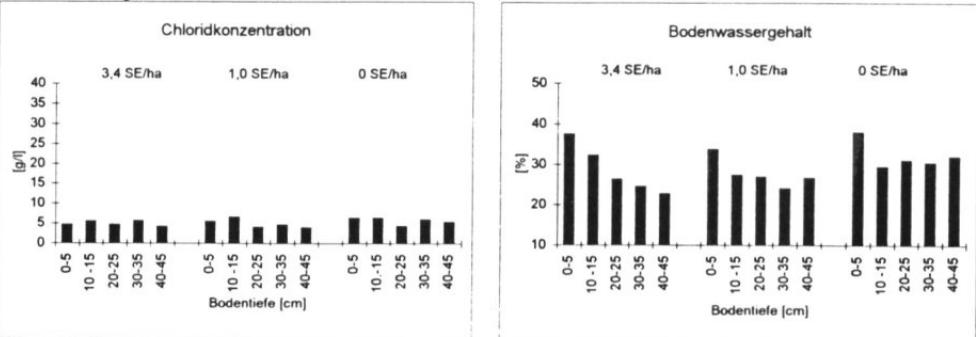


Abb. 30: Chloridkonzentrationen (links) und Bodenwassergehalte (rechts) in Abhängigkeit von der Bodentiefe im Mai und August 1992 im *Puccinellia*-Rasen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes (SK) sowie im August 1992 im *Festuca*-Rasen des Friedrichskoog-Vorlandes

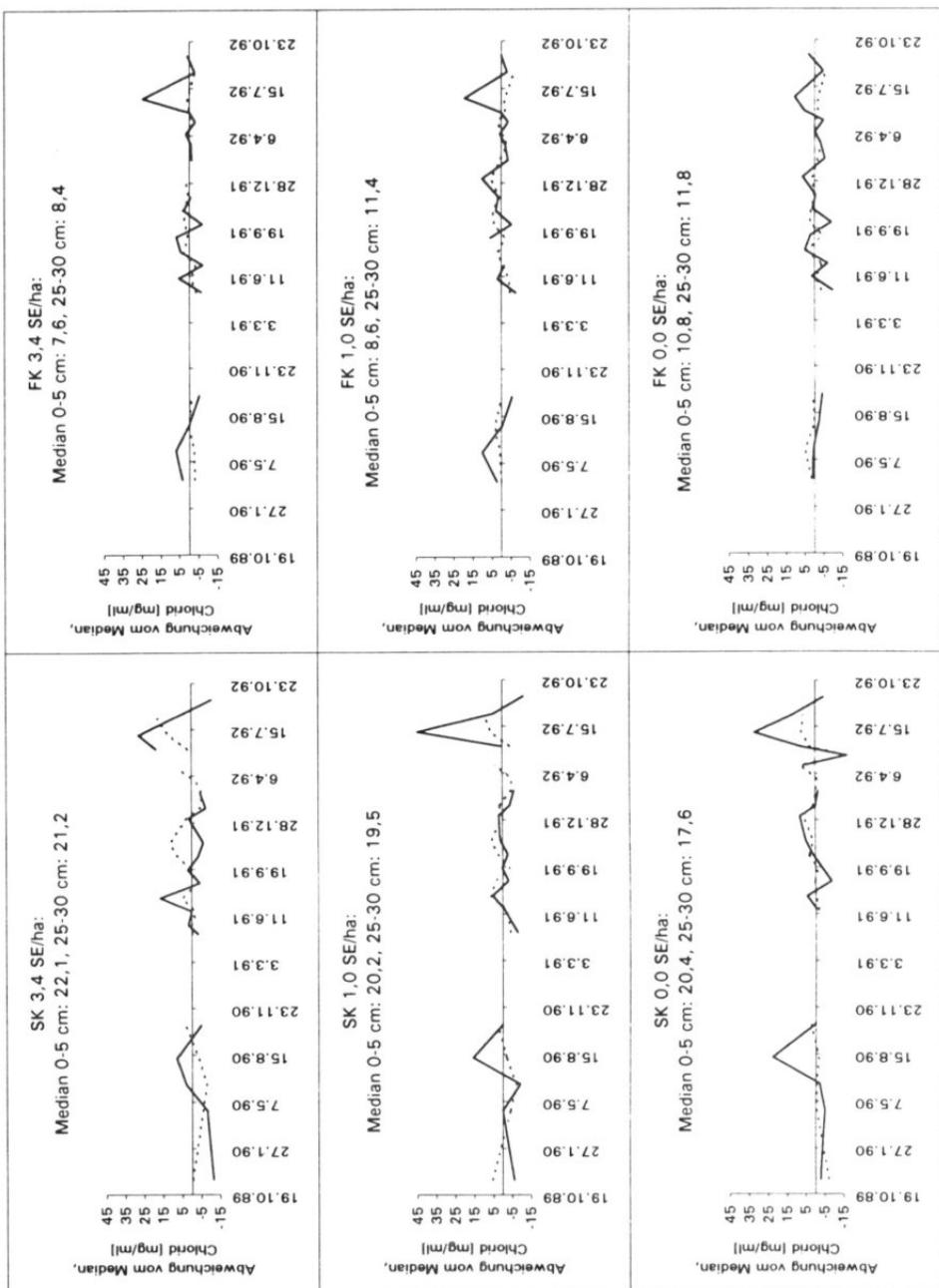


Abb. 31: Abweichung der Chloridkonzentrationen vom Median im *Puccinellia*-Rasen des Sönken-Nissen-Koog-Vorlandes (SK) und im *Festuca*-Rasen des Friedrichskoog-Vorlandes (FK) in verschiedenen Bodentiefen. Zeitraum: Oktober 1989 bis Oktober 1992 (aus Dierßen et al. 1994 b)

5.2.3.2 Kleinräumige Variabilität im geprägten Vorland

Um die kleinräumige horizontale Variabilität der Bodenwassergehalte und Salzkonzentrationen zu erfassen, wurden auf einem Beet der unbeweideten Parzelle des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes im 1 m² -Raster Bodenproben der oberen Bodenschicht untersucht (s. 3.6.2.3). Zur Beschreibung von Extremsituationen erfolgte eine Probenahme nach einer mehrwöchigen Trockenperiode im Mai 1993 und eine weitere nach einer niederschlagsreichen Periode im September 1993. Am zweiten Probenahmetermin wurden Untersuchungen auf zwei verschiedenen Maßstabsebenen (1 m²- und 0,0625 m² -Raster) durchgeführt. Die Beschreibung der Vegetationsverteilung auf dieser Probefläche (SK I) sowie der Standortamplituden dominanter Arten finden sich in Kapitel 5.3.1.

Salzkonzentrationen und Bodenwassergehalte nach einer Trockenperiode

Vor der Probenahme am 12.5.1993 ist Probefläche SK I fünf Wochen lang nicht überflutet worden. Nach anfänglichen Regenfällen (5.-22.4.: 20 mm) sind die letzten drei Wochen vor der Probenahme niederschlagsfrei.

Am 12.5.93 sind im Sönke-Nissen-Koog-Vorland hohe Salinitäten bei gleichzeitig niedrigen Bodenwassergehalten zu beobachten (s. Abb. A3, Anhang). Die Chloridkonzentrationen der Bodenlösung weisen im 1 m² -Raster starke räumliche Schwankungen auf. Während in der Gruppe (Raster-Nr. 11) die höchsten Chloridkonzentrationen auftreten, sind sie an den Standorten der Beetseite (z.B. Raster-Nr. 2, 3 und 7, 8) in der Regel niedriger und weniger variabel. In der Beetmitte (Raster-Nr. 4 u. 5) treten sowohl besonders hohe als auch besonders niedrige Werte auf. Insgesamt gesehen variieren die Chloridkonzentrationen hier am stärksten.

Eine Abhängigkeit der Chloridkonzentrationen von der Höhe über NN lässt sich für diesen Probenahmetermin statistisch nicht nachweisen (s. Tab. 6). Die hohen Werte sind offenbar auf eine Aufkonzentration infolge der trockenen Witterung zurückzuführen, denn die Korrelationsanalyse zeigt, daß die Chloridkonzentration bei abnehmender Bodenfeuchte ansteigt (Pearson's $r = -0,45$ $p < 0,001$).

Die Bodenwassergehalte sind nach der Trockenperiode auf der gesamten Fläche niedrig. Die niedrigsten Werte treten bei hohen Schwankungsbreiten in der Beetmitte auf (Raster-Nr. 4 u. 5). Die Bodenfeuchte aller übrigen Beetbereiche ist dagegen deutlich höher und weniger variabel. Kleinräumige Schwankungen sind zum Teil auf unterschiedliche Höhenlagen zurückzuführen. Der Spearman-Rangkorrelationskoeffizient von - 0,38 ($P < 0,001$) belegt eine schwache Abnahme des Bodenwassergehalts bei zunehmender Höhe über NN.

Salzkonzentrationen und Bodenwassergehalte nach einer niederschlagsreichen Periode

Im September 1993 fallen bis zur Probenahme (27.9.) 89 mm Niederschlag, davon allerdings fast die Hälfte (37 mm) in der Woche direkt vor dem Probenahmetermin. Nur die Gruppe und der Gruppenrand werden in diesem Monat überflutet (s. Abb. A3, Anhang). Die Beetseiten sind dagegen fünf Wochen und die Beetmitte sieben Wochen lang nicht dem Meerwasser ausgesetzt.

Am 27.9.93 haben sich die Salzkonzentrationen im Sönke-Nissen-Koog-Vorland im Vergleich zu den Werten im Mai auf die Hälfte bis ein Zehntel verringert. Wie im Mai treten auch im September die höchsten Chloridkonzentrationen in der Gruppe auf. An den Standorten der Beetseite sind die Werte deutlich niedriger. Sie weisen eine mittlere Variabilität auf, ähnlich wie die Werte der Gruppe. Die Ergebnisse der Untersuchungen im $0,0625 \text{ m}^2$ -Raster zeigen allerdings, daß die Variabilität im Beetseitenbereich kleinräumig höher ist als im 1 m^2 -Raster. Am Gruppenrand verdeutlichen die Werte des $0,0625 \text{ m}^2$ -Rasters die allmähliche Zunahme der Salinität mit abnehmender Höhe über NN.

In der Beetmitte konnte bei der Untersuchung im 1 m^2 -Raster kaum Chlorid nachgewiesen werden. Auch die absoluten Schwankungsbreiten sind hier sehr gering. Die Ergebnisse der Untersuchungen im $0,0625 \text{ m}^2$ -Rasters weisen jedoch darauf hin, daß dieser Befund kleinräumig nur für die höchstgelegenen Bereiche der Beetmitte gilt, während bereits bei einer Höhenabnahme von wenigen Zentimetern vereinzelt höhere Werte und damit größere Amplituden auftreten (Abb. A3, Anhang).

Für die gesamte Fläche faßt das Ergebnis der Spearman-Rangkorrelation die Abhängigkeit der Salinität von der Höhenlage und Überflutungshäufigkeit zusammen (s. Tab. 6). Trotz der Variabilität innerhalb einzelner Beetabschnitte sind eindeutige Zunahmen der Chloridkonzentrationen mit steigender Überflutungshäufigkeit bei abnehmender Höhenlage festzustellen. Dies gilt sowohl für die Werte des 1 m^2 -Rasters als auch für die des $0,0625 \text{ m}^2$ -Rasters.

Die Bodenwassergehalte sind nach längeren Regenfällen im September 1993 auf der gesamten Fläche deutlich höher als im Mai. Sowohl im 1 m^2 - als auch im $0,0625 \text{ m}^2$ -Raster kommen die niedrigsten Werte in der Beetmitte vor. Hier ist die Variabilität auf beiden Maßstabsebenen vergleichsweise gering. Lediglich die tiefergelegenen Teilflächen des $0,0625 \text{ m}^2$ -Rasters im Übergangsbereich von der Beetmitte zur Beetseite bilden eine Ausnahme. Bei höheren Wassergehalten und erhöhter Variabilität sind sie eher der Beetseite zuzuordnen. Wie bereits im Mai ist die Bodenfeuchte im September an den Standorten der Beetseite am höchsten. Im 1 m^2 -Raster zeigt sich hier eine geringere Variabilität der Bodenwassergehalte als im $0,0625 \text{ m}^2$ -Raster.

Raster. Am Gruppenrand (Raster-Nr. 10) treten bei der Untersuchung im 1 m² -Raster etwas geringere Bodenfeuchten auf als im Bereich der Beetseite. In der Gruppe selbst sind die Werte wie auch die Schwankungsbreiten ähnlich hoch wie in den Böden der Beetseiten. Diese Unterschiede zwischen Gruppe, Gruppenrand und Beetseiten finden sich in den Ergebnissen des 0,0625 m² -Rasters aber nicht wieder.

Die Spearman-Rangkorrelation ergibt für die Bodenwassergehalte des 1 m² -Rasters eine schwache negative Korrelation mit der Höhe über NN, jedoch keine signifikante Korrelation mit der Überflutungshäufigkeit (s. Tab. 6). Für die Daten des 0,0625 m² -Rasters ist der Zusammenhang zwischen Bodenfeuchte und Höhenlage deutlicher. Der Einfluß der Überflutungshäufigkeit ist auf dieser Maßstabsebene zwar signifikant, aber sehr schwach.

Tab. 6: Einfluß von Höhenlage und Überflutung auf Chloridkonzentration (links) und Bodenfeuchte (rechts) in Böden der Fläche SK I im Mai und September 1993. In der mittleren Spalte ist außerdem die Korrelation zwischen Chloridkonzentration und Bodenwassergehalt dargestellt. r: Korrelationskoeffizient (Pearson's r), r_s : Spearman-Rangkorrelationskoeffizient, n.s.: nicht signifikant, * p<0,05, ** p<0,01, *** p<0,001

Termin, Rastergröße	Cl ⁻ [%] vs.	Cl ⁻ [%] vs.	Cl ⁻ [%] vs.	H ₂ O [%] vs.	H ₂ O [%] vs.
	Höhe ü. NN [m]	Überflutungshäufigkeit [n]	H ₂ O [%]	Höhe ü. NN [m]	Überflutungshäufigkeit [n]
12.5.93					
1 m ² -Raster (n=108)	ns.	-	- 0,45***	- 0,38***	-
27.9.93					
1 m ² -Raster (n=108)	- 0,51***	0,45***	n.s.	- 0,3**	ns.
27.9.93					
0,0625 m ² -Raster (n=95)	- 0,34***	0,51***	n.s.	- 0,6***	0,24*

5.2.3.3 Kleinräumige Variabilität im langjährig unbeweideten, ungegrüpten Vorland

Die folgende Darstellung der kleinräumigen Variabilität der Salzkonzentrationen und Bodenwassergehalte im Vorland von Süderhafen dient der Charakterisierung der Standortbedingungen in einer langjährig unbeweideten und ungegrüpten Salzwiese, in der sich eine natürliche Vegetationszonierung über Jahrzehnte ungestört entwickeln konnte. Hier wurden nach der Regenperiode im September 1993 mit dem 1 m² -Raster und dem 0,0625 m² -Raster (s. 3.6.2.3) ebenfalls zwei Maßstabsebenen erfaßt. Die räumliche Verteilung

verschiedener Pflanzenarten und ihre Abhängigkeit von den untersuchten Standortfaktoren wird in Kap. 5.3.2 beschrieben.

Auf der Untersuchungsfläche SH I im Vorland von Süderhafen unterscheiden sich die Salzkonzentrationen und ihre Variabilität in den verschiedenen Zonen deutlich voneinander. Auf beiden Maßstabsebenen wurden in der unteren Salzwiese (Raster-Nr. 1-6) hohe Chloridkonzentrationen festgestellt (s. Abb. 32). Die räumliche Variabilität der Salinität ist im 1 m² - Raster wesentlich höher als im 0,0625 m² -Raster. Im Übergangsbereich zur oberen Salzwiese (Raster-Nr. 7-8) nehmen die Salzkonzentrationen allmählich ab. Die Variabilität ist dort im 1 m² -Raster geringer und im 0,0625 m² -Raster etwas größer als in der unteren Salzwiese.

In der oberen Salzwiese (Raster-Nr. 9-12) sind die Chloridkonzentrationen, von wenigen Ausnahmen abgesehen, niedrig. Ihre Variabilität ist auf beiden untersuchten Maßstabsebenen gering. Mit abnehmender Geländehöhe nehmen sowohl die Absolutwerte als auch die Schwankungsbreiten der Salzkonzentrationen zum Transekttende (Raster-Nr. 13-15) hin wieder zu.

Durch die Berechnung der Spearman-Rangkorrelation kann der Zusammenhang zwischen Chloridkonzentrationen und Höhenlage oder Überflutungshäufigkeit zusammenfassend nachgewiesen werden. Auf beiden Maßstabsebenen nimmt die Konzentration der Salze mit zunehmender Höhe über NN und abnehmender Überflutungshäufigkeit deutlich ab (s. Tab. 7). Die im Vergleich zum Sönke-Nissen-Koog-Vorland höheren Beträge der Korrelationskoeffizienten zeigen, daß die Bodensalzkonzentrationen in Süderhafen stärker durch Überflutungen beeinflußt werden.

Die Bodenwassergehalte sind in der unteren Salzwiese in Süderhafen (Raster-Nr. 1-6) mit Werten von 50-60 % relativ hoch (Abb.32). Im 1 m² -Raster ist die Variabilität gering, ähnlich wie im 0,0625 m² -Raster. Im Übergangsbereich (Raster-Nr. 7-8 u. 13-15) sinken die Wassergehalte auf beiden Maßstabsebenen in der Regel leicht ab, während ihre Variabilität zunimmt.

In der oberen Salzwiese ist die Bodenfeuchte am geringsten. Die Streuungen der Werte sind hier im 1 m² -Raster deutlich höher als im 0,0625 m² -Raster.

Die Abhängigkeit der Bodenwassergehalte von der Höhe über NN und damit der Überflutungshäufigkeit der Probeflächen wird durch die relativ hohen Korrelationskoeffizienten der Spearman-Rangkorrelation belegt. Da sowohl Salinität als auch Bodenfeuchte mit steigender Überflutungshäufigkeit zunehmen, besteht auch zwischen diesen beiden Parametern ein positiver Zusammenhang.

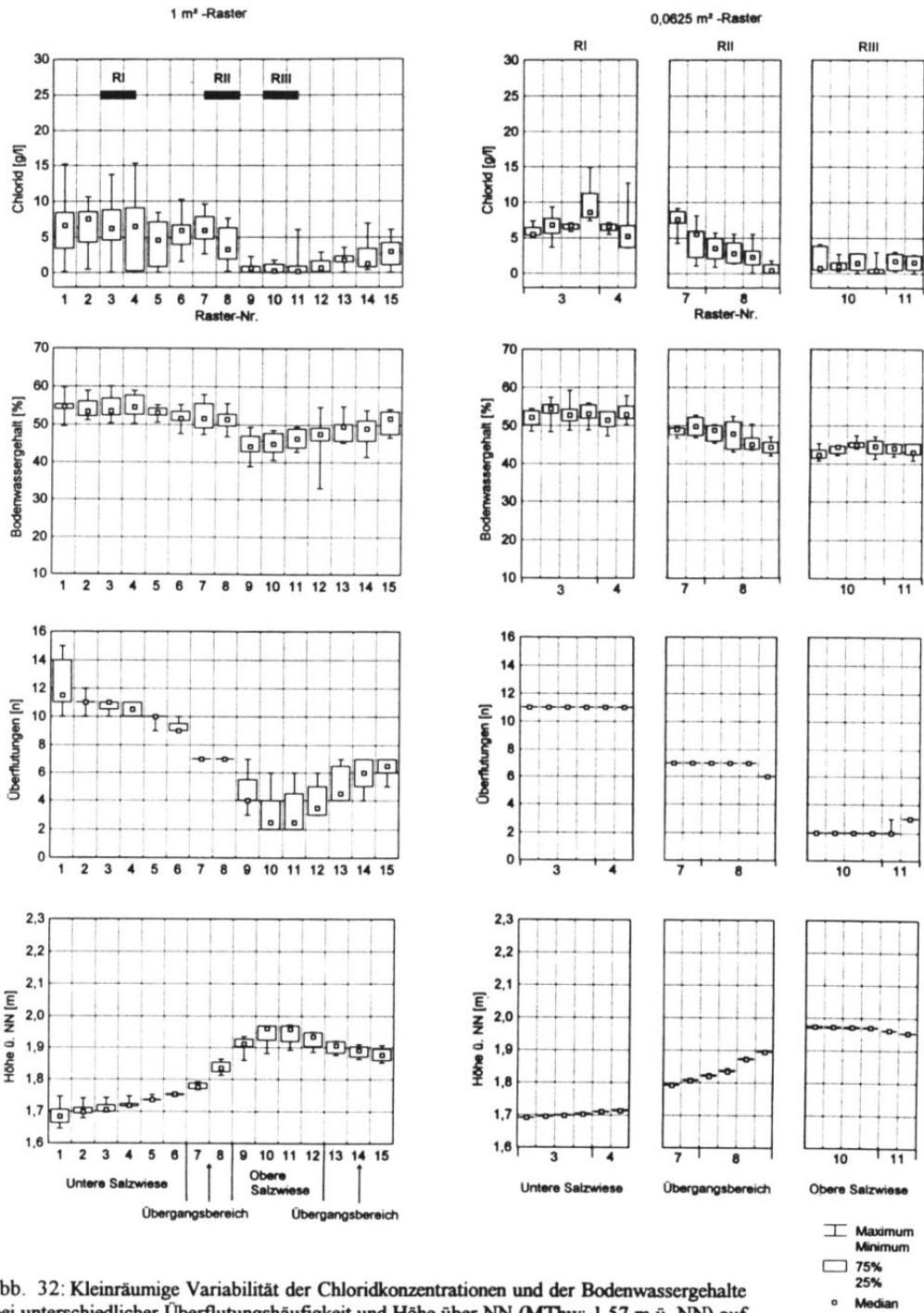


Abb. 32: Kleinräumige Variabilität der Chloridkonzentrationen und der Bodenwassergehalte bei unterschiedlicher Überflutungshäufigkeit und Höhe über NN (MThw: 1,57 m ü. NN) auf zwei Maßstabsebenen im Vorland von Süderhafen (Fläche SH I) im September 1993. Probenahmeschema s. Abb. 10, die Bezeichnungen R I, R II, R III geben die Lage der 0,0625 m^2 -Rasterflächen im 1 m^2 -Raster wider.

Tab. 7: Einfluß von Höhenlage und Überflutung auf Chloridkonzentration (links) und Bodenfeuchte (rechts) in Böden der Fläche SH I im September 1993. In der mittleren Spalte ist außerdem die Korrelation zwischen Chloridkonzentration und Bodenwassergehalt dargestellt. r: Korrelationskoeffizient (Pearson's r). r_s : Spearman-Rangkorrelationskoeffizient, n.s.: nicht signifikant, *** $p < 0,001$

Termin, Rastergröße	Cl ⁻ [%] vs.	Cl ⁻ [%] vs.	Cl ⁻ [%] vs.	H ₂ O [%] vs.	H ₂ O [%] vs.
	Höhe ü. NN [m]	Überflutungs- häufigkeit [n]	H ₂ O [%]	Höhe ü. NN [m]	Überflutungs- häufigkeit [n]
27.9.93					
1 m ² -Raster (n=119)	- 0,62***	0,59***	0,46***	- 0,73***	0,74***
27.9.93					
0,0625 m ² -Raster (n=107)	- 0,77***	0,76***	0,69***	- 0,81***	0,83***

5.2.3.4 Diskussion: Kleinräumige horizontale Variabilität im geprägten und ungeprägten Vorland

Einfluß von Witterung und Überflutung

Die Rasteruntersuchungen im Mai und September zeigen ebenso wie die Zeitreihen (s. 5.2.2), daß die Witterung einen starken Einfluß auf die Variabilität der Bodensalzkonzentrationen im Sönke-Nissen-Koog-Vorland hat. An beiden Untersuchungsterminen wurde der größte Teil der Probefläche über den Zeitraum mehrerer Wochen kaum oder gar nicht überflutet. Im Frühjahr 1993 fielen nach der letzten Überflutung Anfang April zunächst noch Niederschläge, die eine Auswaschung der Ionen bewirkten, denn die Chloridkonzentrationen liegen am 12.5.93 in den meisten Fällen unter der Meerwasserkonzentration. In der Beetmitte treten am selben Termin jedoch auch Chloridkonzentrationen oberhalb der Meerwasserkonzentration auf. Da in den letzten drei Wochen vor der Probenahme keine Niederschläge mehr fielen und gleichzeitig überdurchschnittlich hohe Temperaturen herrschten (s. Kap. 4), kam es offenbar stellenweise wieder zu einem Aufstieg der Salze (vgl. Srivastava & Jefferies 1995 a) und aufgrund der sinkenden Bodenwassergehalte zur Anreicherung. Die hohe Variabilität der Salzkonzentrationen innerhalb eines Beetes zeigt allerdings, daß die Anreicherung und Aufkonzentration von Salzen kleinräumig sehr unterschiedlich sein kann. Dafür können verschiedene Gründe in Betracht gezogen werden. Hohe Werte kommen nach Bertness & Hacker (1994) und Srivastava & Jefferies (1995 a) beispielsweise besonders häufig an vegetationsfreien Stellen vor, an denen die Evaporation infolge des Mangels an Beschattung erhöht ist. Allerdings wurden im Sönke-Nissen-Koog-Vorland auch bei Vegetationsbedeckung hohe

Salinitäten gemessen, und vegetationslose Stellen kommen in der unbeweideten Parzelle selbst im Frühjahr kaum vor. Aegerter (1993) konnte zeigen, daß die Bodentemperaturen unter verschiedenen Halophytenarten unterschiedlich hoch sein können. Da auch die Transpiration von Art zu Art differiert, kann davon ausgegangen werden, daß sich die Evapotranspirationsraten und damit die Bodenwasserverluste in Beständen verschiedener Arten unterscheiden. Zudem spielen vermutlich im Bereich der Beetseiten die räumliche Heterogenität der Bodentextur (s. 5.2.1.2) sowie das unterschiedliche Vorkommen von SchrumpfungsrisSEN (vgl. Horn & Zhang 1995) und Kapillaren, in denen salzhaltige Bodenlösung aufsteigen kann, eine Rolle. In der Beetmitte ist das "gewachsene" Marschbodenprofil häufig gestört, da dort in der Regel der Gruppenaushub deponiert wurde (s. 5.2.1.2). Aus diesem Grund dürfte die Beweglichkeit der Salze dort im Boden kleinräumig besonders stark variieren.

Der Vergleich der Ergebnisse von Mai und September zeigt, daß das räumliche Muster der Salzkonzentrationen sich zeitlich verändert. An Probenahmepunkten, an denen im Mai besonders hohe oder niedrige Werte gemessen wurden, treten nicht automatisch entsprechend hohe oder niedrige Werte im September auf. Insbesondere der Vergleich der Variabilität in verschiedenen Beetbereichen verdeutlicht, daß das räumliche Muster nicht zeitlich konstant ist. Während die höchste Variabilität im Mai in der Beetmitte auftrat, ist sie dort im September besonders niedrig. Lediglich in der Gruppe konnten an beiden Terminen im Vergleich zu den Beetstandorten hohe Salinitäten bei mittlerer Variabilität gemessen werden.

Nach der Regenperiode hat auf dem gesamten Beet eine Salzauswaschung stattgefunden. Selbst in der Gruppe liegen die Werte unter der Meerwasserkonzentration, obwohl dort noch sechs Überflutungen in den 30 Tagen vor der Probenahme stattfanden. In der Beetmitte sind die Salze nahezu vollständig ausgewaschen, da hier bereits mehrere Wochen seit der letzten Überflutung vergangen sind, und es während dieses Zeitraums ständig regnete. Die räumlichen Schwankungen der Salzkonzentrationen sind in den Böden der Beetseiten vermutlich auf die räumliche Heterogenität von Bodentextur und Gefüge zurückzuführen, da diese Parameter nicht nur Aufstieg und Anreicherung (s.o.), sondern auch die Auswaschungsgeschwindigkeit von Salzen beeinflussen (Schachtschabel et al. 1992).

Allgemein belegen diese Ergebnisse, daß die Salzkonzentrationen im September stark durch die vorangegangenen Niederschläge geprägt sind. Werden die verschiedenen Beetbereiche miteinander verglichen, so wird der Einfluß der Überflutung deutlich. Je nach Beetlage und Überflutungshäufigkeit im Zeitraum vor der Probenahme ist die niederschlagsbedingte Salzauswaschung unterschiedlich weit fortgeschritten. Während sie in der Beetmitte fast vollständig und im Beetseitenbereich bereits stellenweise erfolgt ist, wurde in der Gruppe durch

Überflutungen immer wieder Salz nachgeliefert und eine stärkere Auswaschung damit verhindert.

In der Salzwiese von Süderhafen sind die Salzkonzentrationen nach der Regenperiode aufgrund der Auswaschung in den höchstgelegenen Standorten ebenfalls am niedrigsten und variieren absolut gesehen nur geringfügig. Da das Vorland von Süderhafen einen größeren und kontinuierlicheren Höhenbereich umfaßt als das Sönke-Nissen-Koog-Vorland, ist der Einfluß des Tidegeschehens auf Salinität und Bodenfeuchte in diesem Gebiet trotz der Überlagerung durch die Niederschläge deutlicher. In der unteren Salzwiese treten in Süderhafen aufgrund der häufigen Überflutungen in der Regel höhere Salinitäten auf. Der Niederschlagseinfluß zeigt sich darin, daß selbst an den tiefsten Standorten, die noch 10 - 15 mal in den 30 Tagen vor der Probenahme überflutet wurden, an zahlreichen Stellen sehr niedrige Salzkonzentrationen vorkommen. Dies führt insgesamt gesehen zu einer hohen Variabilität der Salzkonzentrationen in der unteren Salzwiese. Auch Vestergaard (1982) fand im Ostseeraum in der unteren Salzwiese eine höhere Variabilität der Salzkonzentrationen als in höhergelegenen Zonen. Unterschiede im Mikrorelief können in der ungegrüpten Salzwiese von Süderhafen sicherlich kleinräumig zur Ansammlung von Regenwasser in Senken und damit zur stärkeren Verdünnung führen. Dadurch sind vermutlich die stellenweise sehr niedrigen Salinitäten in der unteren Salzwiese zu erklären. Die Bedeutung des Mikroreliefs für räumliche Muster wird für andere Lebensräume z.B. von Stark (1994) beschrieben. Außerdem spiegeln die Ergebnisse möglicherweise auch den Einfluß der räumlichen Heterogenität von Bodentextur und Gefuge auf Auswaschungs- und Anreicherungsvorgänge wider.

Generell bestätigen die Ergebnisse beider Vorländer die Aussage von de Leeuw et al. (1991), nach der der Witterungseinfluß mit ansteigender Höhe über NN zunimmt.

Einfluß der Begrüppung

Die Methode der künstlichen Landgewinnung mit Hilfe der Begrüppung und Schaffung von Beeten wird in Schleswig-Holstein etwa seit Beginn des zwanzigsten Jahrhunderts praktiziert (König 1987). Ziel der Begrüppung ist primär, durch Entwässerung die Bodendurchlüftung zu verbessern und damit günstige Bedingungen für das Pflanzenwachstum zu schaffen (Erchinger 1987, Dijkema et al. 1991). Eine tatsächliche Aufhöhung des Bodens durch das Aushubmaterial findet nach den Angaben der letztgenannten Autoren kaum statt, da der größte Teil des Materials bei Überflutungen wieder erodiert.

Die Beetmorphologie im Sönke-Nissen-Koog-Vorland ist dennoch stark durch die Begrüppung geprägt. Das ungleichmäßige Auftreten verschiedener Bodenarten in der Beetmitte

(5.2.1.2) zeigt, daß das dort aufgebrachte Bodenmaterial trotz des auch in diesem Vorland zu beobachtenden Abtrags (Stelter 1996) zumindest nicht vollständig wieder erodiert ist.

Die Ergebnisse der Raster-Untersuchungen machen deutlich, daß sich die unterschiedlichen Beetbereiche je nach Höhenlage und Nähe zur Gruppe standörtlich unterscheiden. Die Beetmitte zeichnet sich durch besonders niedrige Bodenwassergehalte aus. Sie wird einerseits aufgrund ihrer Höhe selten überflutet. Andererseits zeigt sich an den nicht nur relativ zur Bodenoberfläche, sondern auch absolut im Verhältnis zu NN tiefliegenden Gr-Horizonten (s. 5.2.1.2), daß das lateral von den Gruppen aus eindringende Meerwasser (Beetink 1966, Chapman 1974) offenbar häufig gar nicht bis zur Beetmitte vordringt. Damit dürfte auch der kapillare Aufstieg, der die Bodenwassergehalte in den oberen Bodenschichten beeinflußt, dort vermindert sein. Typisch für die Beetmitte ist zudem, daß es aufgrund der seltenen Überflutungen im Verlauf von Niederschlagsperioden zur fast vollständigen Auswaschung der Salze im Boden kommt. Die Ergebnisse vom Mai deuten allerdings darauf hin, daß die Salze sich im Verlauf von Trockenperioden aufkonzentrieren können. Dennoch sind extrem hohe Salzkonzentrationen für diesen Standort aufgrund der seltenen Überflutungen kaum zu erwarten. Damit ist die Beetmitte der Fläche SK I vergleichbar mit den im Rahmen der Zeitreihen untersuchten Standorten von *Festuca rubra* und *Elymus pycnanthus* (s. 5.2.2.1, 5.2.2.3). Typisch für diese Standorte der oberen Salzwiese sind witterungsabhängig schwankende Salzkonzentrationen, die jedoch die Meerwasserkonzentration selten übersteigen.

Der Bereich der Beetseite liegt tiefer und wird demzufolge häufiger überflutet. Bodenfeuchte und Salinität werden außerdem durch tideabhängige Grundwasserstandsschwankungen (5.2.1.3) und das bei niedrigeren Fluten seitlich von der Gruppe aus eindringende Meerwasser beeinflußt. Die Bodenwassergehalte und Salzkonzentrationen sind dadurch höher und die Salzauswaschung aufgrund der häufigeren Nachlieferung geringer als in der Beetmitte. Obwohl extrem hohe Salzkonzentrationen im Rahmen der Rasteruntersuchungen nicht beobachtet wurden, ist anzunehmen, daß es ähnlich wie an dem ebenfalls im Beetseitenbereich liegenden Zeitreihen-Standort von *Puccinellia maritima* (5.2.2.1) bei kurzen Überflutungen im Verlauf von Trockenperioden zu hypersalinen Bedingungen kommen kann. Die Beetseiten sind damit standörtlich zum oberen witterungsbeeinflußten Bereich der unteren Salzwiese zu rechnen, in dem Überflutungen nicht mehr ausgleichend wirken (s. 5.2.2.3, Beetink 1977, de Leeuw et al. 1991). Die zum Gruppenrand hin abnehmenden Bodenwassergehalte zeigen, daß die Entwässerungsbedingungen bei gleicher Höhenlage dort besser sind als in den Böden der Beetseite. In der Gruppe selbst finden sich aufgrund der häufigeren Überflutungen die höchsten Salzkonzentrationen. Während überflutungsfreier Zeiträume werden Salze vermutlich auch

lateral mit dem Sickerwasser aus dem Beet in die Gruppe transportiert (vgl. Chapman 1974). Die Gruppe ist im Sönke-Nissen-Koog-Vorland der einzige Standort, an dem der Meerwassereinfluß zeitlich weitgehend konstant ist.

Beim Vergleich mit der Untersuchungsfläche in Süderhafen wird deutlich, daß die verschiedenen Höhenzonen im ungegrüppten Vorland breiter sind und kontinuierlicher ineinander übergehen. Durch die Begruppung sind im Sönke-Nissen-Koog-Vorland zwar "Sonderstandorte" entstanden (vgl. Schwabe & Kratochwil 1984). Dennoch sind einige Höhenbereiche, etwa zwischen MThw und Beetseitenniveau, flächenmäßig kaum vertreten. Insbesondere der Bereich von MThw bis etwa 0,2 m über MThw (= 1,8 m ü. NN), der im Sönke-Nissen-Koog-Vorland fast völlig fehlt, zeichnet sich im ungegrüppten Vorland durch eine ausgeprägte kleinräumige Variabilität der Standortbedingungen aus. Aufgrund großräumiger Höhengradienten etwa vom Deich zum Watt sind tiefergelegene Flächen der unteren Salzwiese im geprägten Vorland zwar großflächig an anderen Orten vertreten. Dort fehlt dann wiederum vielfach der Übergangsbereich zur oberen Salzwiese. Die Bedeutung der Begruppung für die Vegetationszonierung wird in den Kapiteln 5.3.3 und 6.3 diskutiert. Schlußfolgerungen für den Küstenschutz werden in Kapitel 6.4.2 dargestellt.

Räumliche Variabilität auf verschiedenen Maßstabsebenen

Bei der Untersuchung der Heterogenität von Ökosystemen ist es notwendig, verschiedene Maßstabsebenen (scales) zu erfassen (Allen & Hoekstra 1991), da sich nicht nur die Werte der gemessenen Parameter selbst, sondern auch ihre Schwankungsbreiten in Abhängigkeit von den betrachteten Ausschnitten des Gesamtsystems unterscheiden können (s. 3.7, Kolasa & Rollo 1991).

Der Vergleich der im 1 m² -Raster mit den im 0,0625 m² -Raster erhobenen Daten verdeutlicht, daß sich die räumliche Variabilität der Bodenwassergehalte und Salzkonzentrationen in beiden untersuchten Vorländern innerhalb einer Höhenlage in der Regel mit zunehmendem Abstand zwischen den Probenahmepunkten erhöht. Je größer das Probenahmeraster, desto größer ist demnach die Variabilität zwischen den einzelnen Punkten. Eine Ausnahme bilden lediglich die Chloridkonzentrationen im September im Sönke-Nissen-Koog-Vorland, die im 0,0625 m² -Raster zum Teil stärker variieren als im 1 m² -Raster. Untersuchungen von Horn & Zhang (1995) entlang von Transekten vom Deich zum Watt im Sönke-Nissen-Koog-Vorland zeigen, daß die räumliche Variabilität der Salinität und Bodenfeuchte auf größeren Bezugsflächen noch wesentlich höher ist als auf den beiden in dieser Arbeit untersuchten Maßstabsebenen. Neben Gradienten der Bodenart (s. 5.2.1.1), die sich auf die Bodenwassergehalte und die Lagerungsdichte auswirken (Horn & Zhang 1995), spielen lokal unterschiedliche Höhenlagen und

kleinräumig wechselnde hydrologische Bedingungen eine erhebliche Rolle für die räumliche Variabilität der Salzkonzentrationen.

Beim Vergleich verschiedener Höhenbereiche im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wird für beide Maßstabsebenen deutlich, daß sich bereits geringfügige Änderungen des Höhenniveaus in veränderten Bodenwassergehalten und Salzkonzentrationen widerspiegeln (vgl. auch Aegerter 1993). Dies gilt besonders für die Übergänge zwischen Beetmitte und Beetseite oder Gruppenrand und Gruppe sowie im ungegrüpten Vorland für den Höhenbereich zwischen oberer und unterer Salzwiese.

5.3 Die Vegetationszonierung kurzfristig und langfristig unbeweideter Salzwiesen in Abhängigkeit von den Standortfaktoren

In den Kapiteln 5.2.3.2 und 5.2.3.3 wurde bereits beschrieben, daß sich die verschiedenen Beetbereiche im ungegrüpten Vorland ebenso wie die verschiedenen Höhenlagen über NN im ungegrüpten Vorland hinsichtlich ihrer Standortbedingungen unterscheiden. Im folgenden werden die Verteilungsmuster der dominanten Arten für die Untersuchungsflächen SK I und SH I dargestellt und ergänzend für die Standorte dieser Arten Mediane, Quartile und Amplituden der Höhenlage, Bodenwassergehalte und Salzkonzentrationen verglichen.

5.3.1 Sönke-Nissen-Koog-Vorland, fünf Jahre unbeweidet, ungegrüpft

Ähnlich wie bei den bereits unter 5.1.1.3 charakterisierten Flächen in der unbeweideten Parzelle des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes haben sich auch auf der Fläche SK I verschiedene Vegetationszonen an den Standorten Beetmitte, Beetseite und Gruppenrand entwickelt (s. Abb. A4, Anhang).

Im Beetseitenbereich dominieren *Puccinellia maritima*, *Aster tripolium* und *Suaeda maritima*. *Artemisia maritima* wächst großflächig in der Beetmitte. Ein kleinerer Bestand dieser Art kommt direkt am Gruppenrand vor. *Festuca rubra* kommt ebenfalls überwiegend in der Mitte des Beetes vor, kann sich allerdings zum Teil zur Beetseite hin ausbreiten. Im Gegensatz zu den übrigen Arten ist *Halimione portulacoides* nicht auf bestimmte Bereiche beschränkt, sondern kommt fleckenhaft auf dem gesamten Beet vor.

Während der Trockenperiode im Mai 1993 (s. 5.2.3.2) unterscheiden sich die Salzkonzentrationen der Böden unter den verschiedenen Pflanzenarten im Sönke-Nissen-Koog-Vorland kaum (s. Abb. 33). Hypersaline Bedingungen, das heißt Salzkonzentrationen oberhalb der Meerwasserkonzentration, treten an den Standorten aller Pflanzenarten auf. Einzelne besonders

niedrige Werte sind nur in den Böden unter *Halimione*, *Aster*, *Puccinellia* und *Suaeda* zu finden.

Bezüglich der Bodenwassergehalte zeigen sich schwache Unterschiede zwischen den Arten. Die Standorte von *Festuca* und *Artemisia* weisen geringere Bodenwassergehalte auf als die Beetbereiche, auf denen *Puccinellia* und *Suaeda* vorkommen. Die Standorte von *Aster* und *Halimione* nehmen eine intermediäre Stellung ein.

Nach der Regenperiode im September 1993 (s. 5.2.3.2) sind die Salzkonzentrationen auf dem gesamten Beet niedriger als im Mai (Abb. A3, Anhang). An diesem Termin lassen sich Unterschiede zwischen den Standorten der verschiedenen Pflanzenarten feststellen (Abb. 33). So kommen etwa in den Böden unter *Puccinellia maritima* und *Suaeda maritima* höhere maximale Salzkonzentrationen und bei Betrachtung der Mediane höhere Bodenwassergehalte vor als an den höher liegenden Standorten von *Halimione portulacoides*, *Artemisia maritima* und *Festuca rubra*.

Obwohl sich bereits eine Einnischung der Arten in unterschiedlichen Höhen über NN erkennen lässt, sind die Schwankungsbreiten der Chloridkonzentrationen und der Bodenfeuchte insgesamt gesehen für alle Arten groß.

Sönke-Nissen-Koog-Vorland

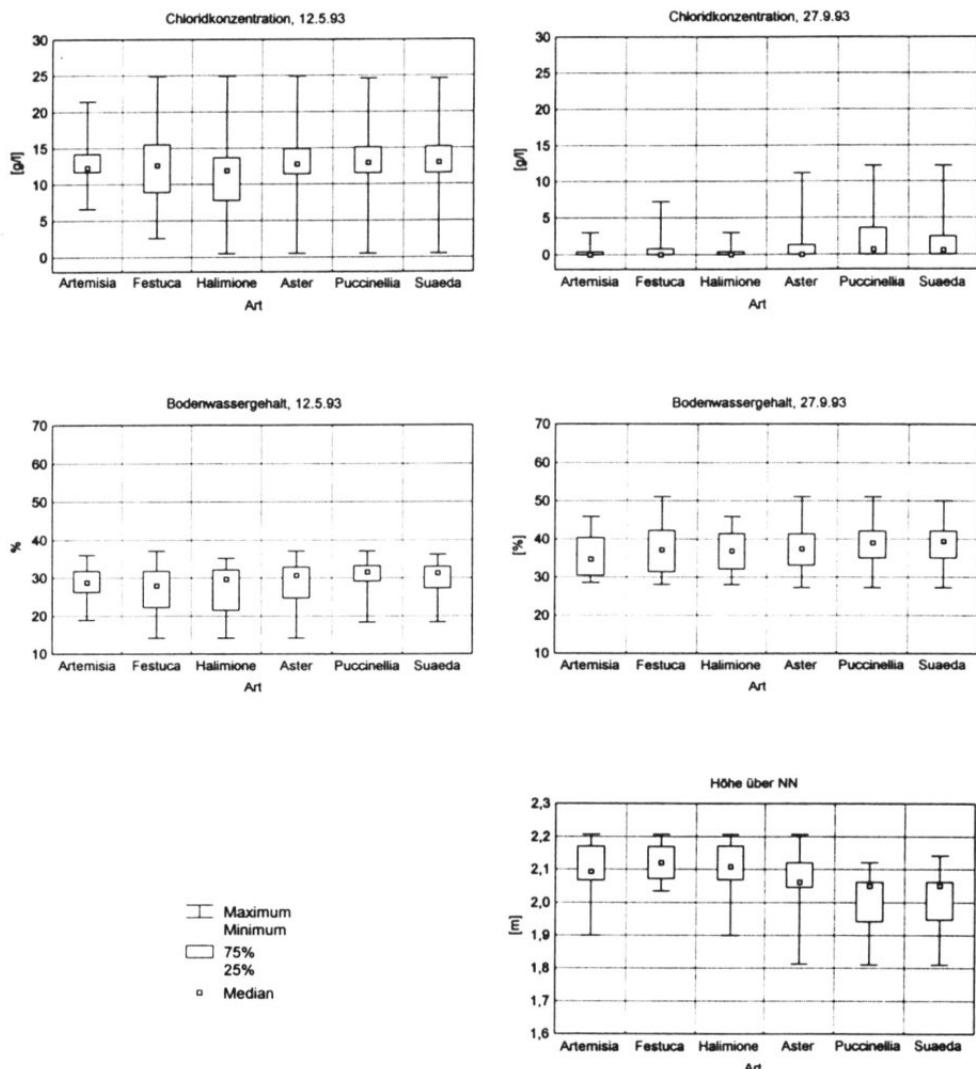


Abb. 33: Median, Quartile und Amplituden der Chloridkonzentrationen, Bodenwassergehalte und Höhe über NN an den Standorten verschiedener Pflanzenarten (> 10 % Deckung) auf der Fläche SK I im kurzfristig unbeweideten Sönke-Nissen-Koog-Vorland, MThw: 1,57 m ü. NN

5.3.2 Vorland von Süderhafen, mehr als 25 Jahre unbeweidet, ungegrüppt

Im Vorland von Süderhafen gedeihen (s. 5.2.3.3) *Puccinellia maritima* und *Suaeda maritima* großflächig in der unteren Salzwiese (s. Abb. A5, Anhang). Auffällig sind die ringförmig wachsenden *Triglochin maritimum*-Klone und die fleckenhaft auftretenden *Halimione portulacoides*-Halbsträucher, welche kleinflächig dominieren. *Aster tripolium* wächst in der unteren Salzwiese zwischen den anderen Arten, erreicht aber keine höheren Deckungen.

Der Übergangsbereich zur oberen Salzwiese ist vor allem durch *Halimione* geprägt, die hier jedoch ebenfalls keine größeren geschlossenen Bestände ausbildet. *Plantago maritima* und *Limonium vulgare* sind in mittlerer Höhe kleinflächig vertreten.

Artemisia maritima und *Festuca rubra* wachsen ausschließlich in der oberen Salzwiese.

Im Vorland von Süderhafen können die verschiedenen Vegetationszonen im September 1993 anhand der Höhe und Salinität deutlicher unterschieden werden als im Sönke-Nissen-Koog-Vorland.

Die Böden unter *Puccinellia*, *Triglochin*, *Suaeda* und *Aster* zeichnen sich im Vergleich zu den übrigen Standorten durch höhere Mediane und Maxima der Salzkonzentrationen und Bodenwassergehalte aus (Abb. 34). Trotz der ausgeprägten räumlichen Variabilität der Salinität in der unteren Salzwiese (s. 5.2.3.3) gibt es keine artspezifischen Standortunterschiede. *Halimione* hat ihren Schwerpunkt in mittlerer Höhe bei etwas niedrigeren Salzkonzentrationen. Die großen Schwankungsbreiten ergeben sich dadurch, daß einzelne Bestände dieser Art sowohl in der unteren als auch in der oberen Salzwiese vorkommen. An den höhergelegenen Standorten von *Artemisia maritima* und *Festuca rubra* sind die Salzkonzentrationen geringer und der Boden ist deutlich trockener als an den Standorten der übrigen Arten.

Süderhafen 27.9.93

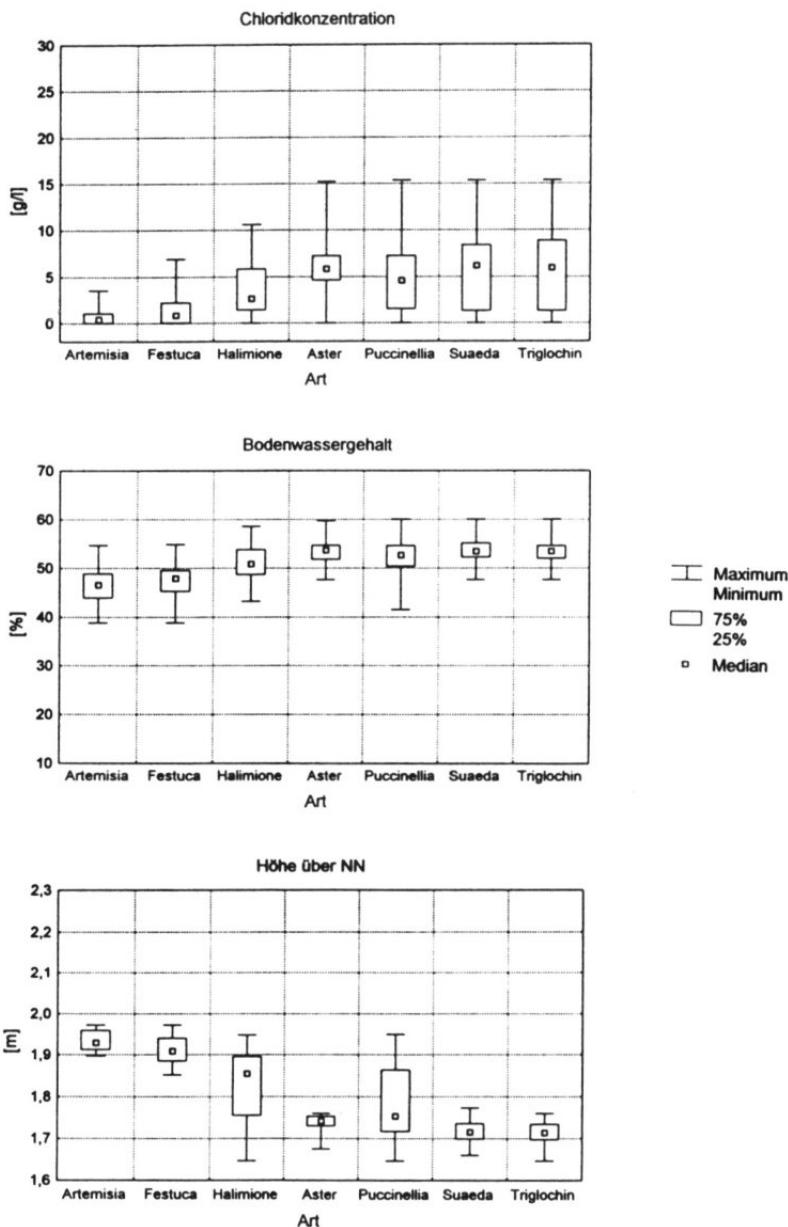


Abb. 34: Median, Quartile und Amplituden der Chloridkonzentrationen, Bodenwassergehalte und Höhe über NN an den Standorten verschiedener Pflanzenarten (> 10 % Deckung) auf der Fläche SH I im langfristig unbeweideten Vorland von Süderhafen; MThw: 1,57 m ü. NN

5.3.3 Diskussion

In beiden Untersuchungsgebieten unterscheiden sich die Standortbedingungen verschiedener Vegetationszonen. Im Sönke-Nissen-Koog-Vorland sind durch die Begrüppung die Kleinstandorte Beetmitte, Beetseite, Gruppenrand und Gruppe entstanden, die sich standörtlich differenzieren lassen (s. 5.2.3.2). Obwohl die Vegetationsveränderung hier aufgrund der fünf Jahre zurückliegenden Beweidungsaufgabe noch relativ schnell verläuft (vgl. 5.1.1, Dierßen et al. 1994 c), haben sich bereits bestimmte Arten entsprechend ihrer Höhenpräferenz angesiedelt. Die im Vergleich zur langfristig unbeweideten Salzwiese großen Schwankungsbreiten der Salinität und Bodenfeuchte für einzelne Arten zeigen, daß die fundamentalen Nischen der Arten (Hutchinson 1957) groß sind. Die Vegetationszonierung, die durch die Abfolge der Arten entsprechend ihrer realisierten Nischen unter dem Einfluß der Konkurrenz entsteht, ist im kurzfristig unbeweideten Vorland vermutlich noch nicht endgültig.

Artemisia maritima und *Festuca rubra*, die als Arten der oberen Salzwiese salzärmere, gut durchlüftete Böden bevorzugen (Gray & Scott 1977 b, Scherfose 1987), wachsen bevorzugt in der Beetmitte (vgl. auch 5.1.1.3). Gruppenränder können von ihnen nur besiedelt werden, wenn sie aufgrund ihrer Steilheit gut entwässert sind. Die Ausbreitung dieser Arten in die nur wenige Zentimeter tiefer gelegenen Beetseiten wird möglicherweise durch die dort häufiger auftretenden hohen Salzkonzentrationen und die höhere Bodenfeuchte behindert. *Puccinellia maritima* und *Suaeda maritima* können die Beetmitte nur so lange besiedeln (s. 5.1.1.3), bis sie von den zuvor durch Beweidung geschädigten Arten *Artemisia* und *Festuca* verdrängt werden. Dieses Beispiel verdeutlicht den Einfluß der Konkurrenz auf die obere Verbreitungsgrenze einer Art in Salzwiesen (vgl. Pielou & Routledge 1976, Bertness & Ellison 1987). Da die Sukzession fünf Jahre nach der Beweidungsaufgabe noch nicht abgeschlossen ist, ist es zur Zeit noch fraglich, ob *Puccinellia* und *Suaeda* auch an den Standorten der Beetseite - etwa von *Halimione portulacoides* - verdrängt werden und damit auf noch tiefer gelegene Flächen etwa in der Gruppe beschränkt wären. Auch für *Halimione* stellt sich die Frage, ob die Art weiterhin in allen Beetbereichen siedeln kann, oder ob sie in der Beetmitte der Konkurrenz von *Artemisia maritima* oder *Elymus spec.* unterliegt (vgl. Bockelmann 1996).

Diese Ergebnisse stehen im Gegensatz zu den Angaben von Aegerter (1993) aus dem vorhergehenden Jahr, nach denen eine standörtliche Differenzierung verschiedener Vegetationstypen im Sönke-Nissen-Koog-Vorland kurz nach Beweidungsaufgabe noch nicht möglich war. Dennoch ist davon auszugehen, daß die Vegetationsdynamik noch relativ hoch ist und künftig eine weitere Differenzierung von Vegetationszonen entsprechend der Standortbedingungen erfolgen wird.

Im Vergleich zum ungegrüppten Vorland wird die Standortvielfalt im geprägten Vorland dadurch gemindert, daß die Höhen verschiedener Zonen sich nur geringfügig unterscheiden und bestimmte Höhenbereiche zwischen MThw und dem Beetseiteniveau flächenmäßig kaum vorhanden sind (vgl. 5.2.3.2). Dadurch können langfristig - zumindest kleinräumig - einzelne Vegetationszonen ausfallen. Eine weitere Differenzierung von Kleinlebensräumen dürfte durch die Aufgabe der Gruppenunterhaltung und die damit verbundene Wiedervernässung des Vorlandes gefördert werden (Kiehl & Stock 1994, Stock et al. 1994).

Das Vorland von Süderhafen umfaßt einen größeren Höhenbereich, und die Übergänge zwischen verschiedenen Höhenlagen sind kontinuierlicher als im Sönke-Nissen-Koog-Vorland (s. 5.2.3.3). Ähnlich wie in der Untersuchung von Aegerter (1993) lassen sich die verschiedenen Vegetationszonen im langjährig unbeweideten Vorland aufgrund der Standortfaktoren deutlich voneinander abgrenzen. Wie im Sönke-Nissen-Koog-Vorland besiedeln *Festuca rubra* und *Artemisia maritima* die trockeneren, salzärmeren Standorte. Dabei stimmen die Amplituden der Salzkonzentrationen im September 1993 für diese Arten in beiden Vorländern nahezu überein (s. Abb. 33 & 34). *Puccinellia maritima*, *Suaeda maritima*, *Aster tripolium* und *Triglochin maritimum* tolerieren höhere Salinitäten und Bodenwassergehalte (Cooper 1982, Groenendijk et al. 1987, van Diggelen 1988). Sie haben ihren Verbreitungsschwerpunkt in Höhenlagen, die im Sönke-Nissen-Koog-Vorland allenfalls in den Gruppen zu finden sind. Obwohl die Standortbedingungen in der unteren Salzwiese in Süderhafen heterogen sind (5.2.3.2), ist es anhand der gemessenen Faktoren nicht möglich, die mosaikartige Verteilung dieser Arten standörtlich zu erklären. Zum Teil ist die Verteilung sicherlich zufallsbedingt und davon abhängig, welche Art sich zuerst angesiedelt hat (Brereton 1971). Außerdem sind bestimmte Muster durch Wuchsform und Lebensform der Arten entstanden (vgl. Barkman 1979). So handelt es sich etwa bei den "*Triglochin maritimum* - Ringen" jeweils um einzelne Klone, die zentrifugal wachsen und in der Mitte absterben. Horst- oder rosettenartig wachsende Arten wie *Plantago maritima* oder *Limonium vulgare* sind dagegen fleckenhaft verteilt. Das Verteilungsmuster von *Puccinellia maritima*, *Aster tripolium* und *Suaeda maritima* entsteht in unbeweideten Salzwiesen dadurch, daß diese Arten je nach Standort klein- oder großflächiger ausgebildete Lücken zwischen den längerlebigen oder höherwüchsigen Arten *Triglochin* und *Halimione* besiedeln (vgl. 5.1.1.4).

Vermutlich sind die extremen und sehr variablen Standortbedingungen in der unteren Salzwiese des ungegrüppten Vorlands der Grund dafür, daß es für einzelne Arten wie *Halimione portulacoides* nicht möglich ist, großflächig dominant zu werden.

Da sich die Zonierung in Süderhafen bereits ungestört über mehrere Jahrzehnte entwickeln konnte, ist davon auszugehen, daß die aktuelle Vegetationsdynamik geringer ist als im Sönke-Nissen-Koog-Vorland. Dennoch wird es auch hier aufgrund der sedimentationsbedingten Geländeauflösung (Stelter 1996) langfristig zu Veränderungen der Standortbedingungen und damit auch der Vegetation kommen (Beeftink 1977, Dijkema 1983, Olff et al. 1992). Da die Sedimentationsraten auf den untersuchten, wenig exponierten Flächen vermutlich gering sind (Stelter 1996), dürfte die Sukzession jedoch nur langsam fortschreiten.

6 Abschlußdiskussion

6.1 Zusammenfassung des Einflusses der Schafbeweidung auf die Vegetation

Die Schafbeweidung hat einen entscheidenden Einfluß auf die Dominanzverhältnisse der Salzwiesenvegetation. Nach Beweidungsaufgabe breiten sich beweidungsempfindliche Arten wie *Halimione portulacoides*, *Aster tripolium* und *Artemisia maritima*, die bei intensiver Schafbeweidung nur vereinzelt vorkommen, innerhalb weniger Jahre stark aus. Maßgebend ist dabei, ob sie vor der Nutzungsänderung im Untersuchungsgebiet noch vorhanden waren (z. B. Sönke-Nissen-Koog-Vorland) und ob das Diasporen-Potential der Umgebung ausreichend ist (s. 5.1.1.2 - 5.1.1.4). Am Beispiel des Friedrichskoog-Vorlandes wird deutlich, daß die Vegetationsentwicklung wesentlich langsamer verläuft, wenn das Diasporen-Potential gering ist, und die Etablierung von Keimlingen und Jungpflanzen zudem durch die Dominanz einzelner Arten wie *Festuca rubra* behindert wird. Bei geringen Populationsgrößen kann auch extensive Beweidung aufgrund des selektiven Verbisses der Schafe die dauerhafte Ansiedlung typischer Halophytenarten behindern (s. 5.1.1.2, 5.1.1.4).

Die Ausbreitung beweidungsempfindlicher Pflanzenarten und der gleichzeitige Rückgang beweidungstoleranter Arten, wie *Puccinellia maritima*, *Suaeda maritima* und *Salicornia europaea* bewirken nach Beweidungsaufgabe eine Veränderung der Vegetationsstruktur. Diese zeigt sich in einer größeren kleinräumigen Variabilität der Vegetationshöhe (5.1.3.1), in erhöhten Evenness-Werten (5.1.3.2) und in einer zunehmend mosaikartigen räumlichen Verteilung einzelner Pflanzenarten (5.1.1.3, 5.1.1.4). Bei extensiver Beweidung ist die Strukturvielfalt kleinräumig geringer als auf unbeweideten Flächen. Großraumig entstehen Gradienten unterschiedlicher Beweidungsintensität, je nach Zugänglichkeit der entsprechenden Flächen (5.1.1.4). Entlang dieser Gradienten wird die Vegetation etwa mit zunehmender Entfernung vom Deich höher (5.1.3.1) und reicher an beweidungsempfindlichen Arten (5.1.1.2).

Bei abnehmendem Beweidungsdruck wird die kleinräumige Verteilung einzelner Pflanzenarten verstärkt durch abiotische Standortfaktoren bestimmt. Vor allem bei Beweidungsaufgabe kommt es entlang von kleinräumigen Höhengradienten im Beetprofil und entsprechend den Entwässerungsbedingungen zur Verschiebung oder Ausprägung neuer Vegetationszonen (5.1.1.3, 5.1.1.4).

Im Gegensatz zur Vegetationsstruktur wird die Artenvielfalt der Salzwiesenvegetation in geringerem Maße durch Beweidung beeinflußt. Sowohl intensive Beweidung als auch Beweidungsaufgabe können eine Artenverarmung zur Folge haben. Im allgemeinen bewirkt Beweidung eher Verschiebungen der Dominanzverhältnisse der Vegetation als Änderungen der Artenzahlen (5.1.2.1, 5.1.2.3). So gibt es beispielsweise kaum Unterschiede zwischen den Artenzahlen extensiv beweideter und unbeweideter Flächen. Auch auf langfristig unbeweideten Salzwiesen kommt es nicht generell zur Abnahme der Artenzahlen (5.1.2.2, 5.1.2.3).

Allgemein hängt der Einfluß der Schafbeweidung auf Arten- und Strukturvielfalt stark von der jeweils betrachteten Maßstabsebene ab.

6.2 Bedeutung der räumlichen und zeitlichen Variabilität der Standortbedingungen für die Vegetation

Salinität

Obwohl zahlreiche Untersuchungen über die Auswirkung unterschiedlicher Salinitäten auf Halophyten vorliegen (zusammengefaßt bei Flowers et al. 1986, Rozema 1991), gibt es nur wenige Informationen über den Einfluß fluktuierender Salzkonzentrationen, da die meisten Experimente unter konstanten Bedingungen durchgeführt wurden. De Leeuw et al. (1990) und Giroux & Bedard (1987) konnten nachweisen, daß hohe Salinitäten infolge von Niederschlagsdefiziten einen negativen Einfluß auf die Primärproduktion in Salzwiesen besitzen. Auch Ergebnisse produktionsbiologischer Untersuchungen im Sönke-Nissen-Koog- und Friedrichs-koog-Vorland deuten darauf hin, daß Salz- und Wasserstreß die Produktivität insbesondere in der oberen Salzwiese limitieren können (Dierßen et al. 1994 b).

Halophyten können als ausgewachsene Pflanzen hypersaline Bedingungen in der Regel für eine gewisse Zeit ertragen und überdauern (Jefferies et al. 1979). Da zeitweilig hohe Salzkonzentrationen in der oberen Salzwiese vorwiegend in der obersten Bodenschicht auftreten (s. 5.2.3.1), nehmen die Pflanzen dort vermutlich Wasser aus tieferen Bodenschichten auf. Die geringere Salztoleranz der Arten der oberen Salzwiese (Gray & Scott 1977 b, Weihe 1978 a & b, van

Diggelen 1988) wirkt sich insofern weniger gravierend aus. Gleichzeitig auftretende Wasserknappheit kann die Produktivität allerdings stark einschränken (Dierßen et al. 1994 b).

In der unteren Salzwiese, wo auch in tieferen Bodenschichten hohe und fluktuierende Salzkonzentrationen auftreten (vgl. Kap. 5.2.3.1), wachsen dagegen Pflanzenarten, die im ausgewachsenen Zustand hohe Salzkonzentrationen im Wurzelraum tolerieren. So waren trotz hypersaliner Bedingungen im Sommer 1992 kaum Produktionseinbußen im Sönke-Nissen-Koog-Vorland festzustellen (Dierßen et al. 1994 b).

Da Keimlinge und Jungpflanzen von Halophyten wesentlich empfindlicher auf Salzstress reagieren als ausgewachsene Pflanzen (Ungar 1987, Shumway & Bertness 1992), ist das Auftreten extremer Salzkonzentrationen in der oberen Bodenschicht für Reproduktion und Ausbreitung von entscheidender Bedeutung. Shumway & Bertness (1994), Bertness & Hacker (1994) und Srivastava & Jefferies (1995 a) konnten zeigen, daß insbesondere in Vegetationslücken, die potentielle Regenerationsnischen darstellen (Grubb 1977), häufig hypersaline Bedingungen herrschen. Daran wird deutlich, daß die Neuansiedlung und Ausbreitung von Arten nicht nur durch bereits vorhandene konkurrenzkräftige Arten (s. Kap. 5.1.1.2, 5.1.1.4), sondern auch durch extreme Standortbedingungen beeinträchtigt werden können (vgl. Srivastava & Jefferies 1995 b). Hypersaline Bedingungen, wie sie etwa im Frühjahr 1993 auftraten, haben vermutlich einen negativen Einfluß auf die Ansiedlung und Etablierung beweidungsempfindlicher Arten und die Populationsentwicklung Annueler. Extreme jährliche Populationsschwankungen infolge unterschiedlicher Niederschlagsraten, wie sie von Callaway & Sabraw (1994) für kalifornische Salzwiesen beschrieben wurden, sind in Nordsee-Salzwiesen nicht zu erwarten. Dennoch kann die Richtung der Sukzession durch die Witterungsbedingungen in den ersten Jahren nach Änderung oder Aufgabe der Beweidung sicherlich entscheidend beeinflußt werden. Wenn Keimung und Etablierung beweidungsempfindlicher Arten in trockenen Jahren bei hohen Salzkonzentrationen nicht möglich sind, so können sich zum Beispiel bereits vorhandene Arten vegetativ weiter ausbreiten, wie etwa *Festuca rubra* im Friedrichskoog-Vorland. Arten, die sich klonal ausbreiten, sind dabei im Vorteil, da junge Sprosse aufgrund ihrer Verbindung zur Mutterpflanze vermutlich weniger unter Salzstress leiden (Salzman & Parker 1985, Jefferies & Rudmik 1991). Haben sich klonal wachsende Arten großflächig etabliert, so werden die Bedingungen für die Neuansiedlung anderer Arten zunehmend schwieriger.

Auch für ausgewachsene Pflanzen ist das klonale Wachstum in einer räumlich und zeitlich heterogenen Umgebung vorteilhaft (Kroons & Hutchings 1995). Ein Klon kann mit seinen im Raum verteilten Ramets ungleichmäßig im Boden verteilte Ressourcen besser ausnutzen (z. B.

Friedman & Alpert 1991, Birch & Hutchings 1994). Außerdem schädigen lokal wirkende Streßfaktoren wie niedrige Redoxpotentiale oder hohe Salinitäten nicht die gesamte Pflanze, sondern können durch die Verbindung der Ramets untereinander sogar abgemildert werden (Salzman & Parker 1985).

Grundwasserdynamik und Bodenfeuchte

Witterungs- und tideabhängig schwankende Grundwasserstände sind charakteristisch für Salzmarschböden, deren Profileigenschaften durch den Wechsel oxidierender und reduzierender Bedingungen geprägt sind (5.2.1). Sauerstoffarmut und das Auftreten toxischer Substanzen wie etwa Sulfid bei Wassersättigung im Wurzelraum wirken sich ungünstig auf das Wachstum der meisten Pflanzenarten aus (Crawford 1989, Armstrong et al. 1994). Arten der oberen Salzwiese, die empfindlich gegenüber Nässe sind (Gray & Scott 1977 b, van Diggelen 1988), durchwurzeln daher in der Regel vor allem die oberen Bodenschichten, in denen Wassersättigung nur selten vorkommt. Arten der unteren Salzwiese können dagegen nasse Böden noch bis zu einer Tiefe von 50 cm stark durchwurzeln (Dierßen et al. 1994 b). Sie besitzen Durchlüftungsgewebe in ihren Wurzeln, in denen Sauerstofftransport bis in größere Bodentiefen auch unter reduzierenden Bedingungen möglich ist (Armstrong et al. 1991, Kutschera & Lichtenegger 1992). Insbesondere bei schwankenden Grundwasserständen dürfte eine stärkere Ausdehnung des Wurzelsystems vorteilhaft sein, um die Wasserversorgung der Pflanzen in Trockenperioden zu gewährleisten, wenn die obere Bodenschicht austrocknet und hypersalin ist (s. 5.2.2, 5.2.3.1). Ergebnisse von Dierßen et al. (1994 b) zeigen, daß sich niedrige Bodenwassergehalte während des trockenen Sommers 1992 negativ auf das Pflanzenwachstum in der *Festuca rubra*-Zone auswirkten, während im *Puccinellia*-Rasen keine Produktionseinbußen auftraten. Vermutlich wirkt in der unteren Salzwiese normalerweise Staunasse limitierend (Pigott 1969, Chapman 1974, van Diggelen 1988), so daß ein Absinken der Grundwasserstände und Bodenwassergehalte eher positive Auswirkungen hat. In der oberen Salzwiese nehmen die Bodenwassergehalte im Sommer dagegen so weit ab, daß es tatsächlich zur Limitierung durch Trockenheit kommt (vgl. Jefferies et al. 1979).

Auch der Einfluß der Wechselfeuchte auf die Zersetzung organischer Substanz (Hemminga et al. 1991) und die Stickstoffmineralisation wirkt sich vermutlich auf das Pflanzenwachstum aus. Da die Stickstoffmineralisation in Salzwiesen vor allem während Phasen guter Bodendurchlüftung stattfindet (Scherfose 1987, Dierßen et al. 1994 a, Kiehl et al. in prep.), ist es für Pflanzen möglicherweise günstig, mit einem ausgedehnten Wurzelsystem überall dort präsent zu sein, wo Mineralisationsschübe - wenn auch nur kurzzeitig - auftreten (vgl. Caldwell 1994, Fitter 1994). Stickstoffmineralisation findet zwar hauptsächlich in den oberen Bodenschichten

statt, wird dort jedoch nach einem Maximum im Frühsommer vermutlich durch die Verfügbarkeit leicht mineralisierbarer Stickstoffquellen limitiert (van Wijnen et al. in prep., Kiehl et al. in prep.). Möglicherweise treten mit zunehmender Bodenerwärmung im Verlauf des Sommers in Phasen niedriger Grundwasserstände - wenn auch geringe - Stickstoffmineralisationsschübe in tieferen Bodenschichten auf. Pflanzen, die aufgrund ihrer Nässetoleranz diesen Nährstoff dort nutzen können, besitzen einen Konkurrenzvorteil, da Stickstoff in Vorlandsalzwiesen das Pflanzenwachstum limitiert (Kiehl et al. 1997).

6.3 Bedeutung biotischer und abiotischer Standortfaktoren für die Vegetationszonierung

Die Vegetationszonierung in Salzwiesen entsteht durch die Veränderung der abiotischen Standortbedingungen in Abhängigkeit von der Höhe über MThw und dem Entwässerungsgrad, die unterschiedlichen physiologischen Amplituden der Pflanzenarten und nicht zuletzt durch den Einfluß interspezifischer Konkurrenz (vgl. Pielou & Routledge 1976, Scholten et al. 1987, Pennings & Callaway 1992). Da die Konkurrenzverhältnisse zwischen den Pflanzenarten aufgrund ihrer unterschiedlichen Regenerationsfähigkeit und der verbesserten Lichtversorgung durch Beweidung verändert werden, ist in beweideten Salzwiesen eine Verschiebung der Vegetationszonierung zu beobachten (5.1.1.1, 5.1.1.3, 5.1.1.4). Bei intensiver Beweidung wandern Vegetationstypen des Puccinellion, die typisch für die untere Salzwiese sind, in den Höhenbereich der mittleren und oberen Salzwiese ein. Nach Beweidungsaufgabe kommt es zu einer "Rückverlagerung" der Vegetationszonen in tiefere Bereiche, wenn sich in der oberen Salzwiese konkurrenzkräftige Arten wie *Artemisia maritima*, *Festuca rubra* oder *Elymus* spec. ausbreiten, die zuvor durch Beweidung geschädigt wurden (s. auch 5.3.1, 5.3.3).

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, daß es Unterschiede in der Höhenlage und Ausdehnung der Vegetationszonen in beweideten sowie kurzfristig und langfristig unbeweideten Salzwiesen gibt.

Die Vegetationszonen im langjährig unbeweideten Vorland von Süderhafen befinden sich etwa in derselben Höhe zu MThw, die auch von anderen Autoren für die entsprechenden Pflanzengemeinschaften angegeben wird (s. 5.3.2, vgl. Raabe 1981, Dijkema 1983).

Im Sönke-Nissen-Koog-Vorland haben sich fünf Jahre nach Beweidungsaufgabe *Festuca rubra* und *Artemisia maritima* bereits in den für sie typischen Höhenlagen angesiedelt (5.3.1). Andere Arten im Sönke-Nissen-Koog-Vorland wie etwa *Puccinellia maritima* oder *Halimione portulacoides* weisen jedoch noch weitere Amplituden auf, da die Sukzession nach Beweidungsaufgabe bisher nicht abgeschlossen ist (s. auch 5.3.3).

Im Friedrichskoog-Vorland vollzieht sich auf unbeweideten Flächen der oberen Salzwiese ebenfalls eine Ausbreitung von *Festuca rubra* auf Kosten von *Puccinellia maritima* (5.1.1.1). *Festuca* gedeiht in diesem Vorland in den von Raabe (1981) und Dijkema (1983) angegebenen Höhenbereichen.

Allgemein ist es aufgrund der beweidungsbedingten Verschiebung der Zonierung vor allem beim Vergleich beweideter und unbeweideter Flächen nicht möglich, direkt von der Vegetation auf die abiotischen Standortbedingungen zu schließen. Deshalb sollen im folgenden die untere Salzwiese (unter ungestörten Bedingungen: *Puccinellion*) und die obere Salzwiese (unter ungestörten Bedingungen: *Armerion*) standörtlich voneinander abgegrenzt werden.

Charakteristisch für die untere Salzwiese sind häufig hohe und sowohl kleinräumig als auch zeitlich stark schwankende Salzkonzentrationen im Boden (s. 5.2.2, 5.2.3). Im Verlauf von niederschlagsarmen Perioden kann es, besonders nach kurzzeitigen Überflutungen, zur extremen Anreicherung der Salze in der oberen Bodenschicht kommen. Auch in tieferen Schichten treten häufig hypersaline Bedingungen auf (5.2.3.1). Die von Beftink (1977) und de Leeuw et al. (1991) genannte ausgleichende Wirkung des Meerwassers konnte im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nicht bestätigt werden (s. 5.2.2.3). Sie trifft vermutlich eher für die Pionierzone in Bereichen unterhalb von MThw bis MThw zu. Da in Schleswig-Holstein sommerliche Trockenperioden oftmals mit Ostwind-Wetterlagen einhergehen, ist jedoch selbst für die Pionierzone anzunehmen, daß dort während überflutungssarmer Perioden eine Anreicherung von Salzen im Boden stattfindet.

Nicht nur die normalerweise häufigen Überflutungen sondern auch die hoch anstehenden und schwankenden Grundwasserstände haben in der unteren Salzwiese oftmals eine Wassersättigung des Bodens und damit reduzierende Bedingungen zur Folge (5.2.2.3, Armstrong 1985), die nur von wenigen Pflanzenarten toleriert werden können (z.B. Cooper 1982, van Diggelen 1988). Die Grundwasserstände können im Verlauf von Trockenperioden zwar absinken, jedoch vermutlich nicht soweit, daß eine ausreichende Wasserversorgung der Pflanzen nicht mehr gewährleistet wäre. Aufgrund der sonst auftretenden Nässelimitierung können sich Trockenperioden damit sogar positiv auf das Pflanzenwachstum auswirken (6.2, Dierßen et al. 1994 b).

In der oberen Salzwiese sind im Gegensatz zu den Angaben von Jefferies et al. (1979) Salzkonzentrationen oberhalb der Meerwasserkonzentration wesentlich seltener als in der unteren Salzwiese (5.2.2.1, 5.2.3.1). Zudem sind sie dort auf die obere Bodenschicht beschränkt, so daß hier auch Arten mit geringerer Salzresistenz wachsen können. Die kleinräumige Variabili-

tät der Salinität ist in der oberen Salzwiese geringer als an tiefergelegenen Standorten (5.2.3.2, 5.2.3.3).

Charakteristisch für die obere Salzwiese ist zudem, daß dort im Verlauf von niederschlagsarmen Perioden extreme Bodentrockenheit auftreten kann (5.2.2.1, 5.2.3.2), die bereits bei mäßig hohen Salzkonzentrationen niedrige Wasserpotentiale und damit Wasserstress für die Pflanzen zur Folge hat (vgl. 6.2, Jefferies et al. 1979). Die Pflanzenarten der oberen Salzwiese haben eine geringere Salzresistenz und Nässetoleranz als Arten der unteren Salzwiese (z.B. Gray & Scott 1977 b, van Diggelen 1988) und sind deshalb in der Regel nicht in der Lage, in tiefere Zonen einzuwandern (Hennings 1995). Trockenheit können sie dagegen aufgrund ihres xeromorphen Baues vermutlich besser ertragen als Arten der unteren Salzwiese.

Die im Rahmen der Zeitreihen beschriebenen Standorte des *Puccinellia*-Rasens (5.2.2) und die kleinräumig untersuchten Beetseiten (5.2.3.2) im Sönke-Nissen-Koog-Vorland sind standörtlich zum oberen Bereich der unteren Salzwiese zu rechnen (vgl. Raabe 1981, Dijkema 1983).

Die Standorte der Zeitreihenuntersuchung im *Festuca*-Rasen des Friedrichskoog-Vorlandes zählen aufgrund ihrer abiotischen Standortbedingungen ebenso wie der im Sönke-Nissen-Koog-Vorland untersuchte *Elymus*-Bestand (5.2.2.1) und die im Rahmen der Rasteruntersuchungen charakterisierte Beetmitte (5.2.3.2) zur oberen Salzwiese.

Im Sönke-Nissen-Koog-Vorland wird sich aufgrund der kleinräumig wechselnden Standortunterschiede verschiedener Beetbereiche die entsprechende Zonierung der Vegetation vermutlich weiter ausprägen. Im Friedrichskoog-Vorland werden die Vegetationstypen des *Puccinellion* auf hochgelegenen Flächen wahrscheinlich weiter zurückgehen. Die Ausbreitung von *Artemisia maritima*, einer Art, die neben *Festuca rubra* und *Elymus pycnanthus* typisch für die obere Salzwiese ist, dürfte aufgrund des geringen Diasporen-Potentials und der Dominanz von *Festuca* nur langsam forschreiten (s. 5.1.1.2, 5.1.1.4). Da nicht nur die Höhenlage über MThw sondern auch der Entwässerungsgrad die Anordnung der Vegetationszonen bestimmt, dürfte eine Wiedervernässung der Salzwiesen durch die Aufgabe der Gruppenunterhaltung (s. 6.4.1, 6.4.2) der großflächigen Dominanz einzelner Arten entgegenwirken. In diesem Fall wäre eine erneute Verschiebung der gesamten Vegetationszonierung in höhergelegene Bereiche zu erwarten.

6.4 Schlußfolgerungen für den Salzwiesenenschutz

6.4.1 Beweidung

Seit mehr als zehn Jahren wird intensiv die Frage diskutiert, ob die Beweidung der Wattenmeer-Salzwiesen aus naturschutzfachlicher Sicht sinnvoll ist (z.B. Hansen 1982, Bakker 1985, Kempf et al. 1987). International überwiegt die Auffassung, daß intensive Beweidung sich ungünstig auf die Dominanzverhältnisse und Strukturvielfalt der Salzwiesenvegetation auswirkt (u.a. Dijkema et al. 1984, Ovesen 1990).

Aufgrund unterschiedlicher Schutzziele besteht Uneinigkeit darüber, ob Salzwiesen extensiv beweidet werden sollten oder die Beweidung völlig einzustellen sei (vgl. auch Scherfose 1993). Gemäß dem Schutzziel des Nationalparks, welches sich an den IUCN-Richtlinien (Pongratz 1994) orientiert, wird in Schleswig-Holstein die ungestörte Entwicklung ohne jeglichen menschlichen Eingriff angestrebt, da die Salzwiesen der Nordseeküste überwiegend zum Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer gehören (Stock 1993, Stock et al. 1994). In den Niederlanden wird dagegen die extensive Beweidung der Salzwiesen mit dem Ziel gefordert, vor allem in der oberen Salzwiese die großflächige Ausbildung von Dominanzbeständen einzelner Arten zu verhindern (z.B. Bakker 1989, Bakker 1993, Bakker et al. 1993).

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, daß sich sowohl extensive Beweidung als auch Beweidungsaufgabe in Abhängigkeit von den lokalen Ausgangsbedingungen in Vorlandsalzwiesen unterschiedlich auswirken können (s. 5.1.1.4, 6.1). Zudem hängt es von der betrachteten Maßstabsebene ab, ob Beweidungsaufgabe einen positiven oder einen negativen Einfluß auf die Arten- und Strukturvielfalt der Vegetation hat (s. 5.1.2, 5.1.3). In der Diskussion um Schutzmaßnahmen sollten diese beiden Begriffe deshalb nicht ohne Angabe der Maßstabsebene sowie des jeweils zu berücksichtigenden Einzelparameters benutzt werden.

Zum gegenwärtigen Zeitpunkt können beweidungsempfindlichen Arten und Pflanzengemeinschaften, die infolge jahrzehntelanger intensiver Schafbeweidung in Schleswig-Holstein selten geworden waren (s. Einleitung, Dierßen et al. 1988, Mierwald & Beller 1990), auf unbeweideten Salzwiesen am besten regenerieren. Auf extensiv beweideten Flächen kann ihre Ausbreitung vor allem bei geringen Populationsgrößen durch den selektiven Verbiss der Schafe behindert werden.

Für zahlreiche Arten salzwiesentypischer phytophagier Wirbelloser ist nicht nur die Anwesenheit einer Pflanzenart, sondern auch ihr Entwicklungszustand - etwa das Auftreten generativer Organe - von großer Bedeutung (Heydemann 1985, Meyer & Reinke 1995). Die Kartierung

blühender *Aster tripolium* - Pflanzen (5.1.1.2) zeigt, daß voll entwickelte Pflanzen nur in unbeweideten und faktisch unbeweideten deichfernen Bereichen extensiv beweideter Flächen vorkommen. Auch bei anderen beweidungsempfindlichen Arten werden generative Organe bei extensiver Schafbeweidung bevorzugt verbissen (Wiggershaus 1994).

Obwohl es Beispiele für die Ausbildung artenarmer Dominanzbestände etwa von *Elymus pycnanthus* in unbeweideten Salzwiesen gibt (Bakker 1989, Andresen et al. 1990), konnte im Rahmen der vorliegenden Arbeit gezeigt werden, daß es nach Beweidungsaufgabe langfristig nicht zwangsläufig zur Abnahme der Artenzahlen und Evenness kommen muß. Vor allem die untere Salzwiese zeichnet sich in langfristig unbeweideten und ungegrüpften Vorländern durch eine mosaikartige Verteilung einzelner Pflanzenarten aus, von denen keine großflächig dominant wird. Bei guter Bodendurchlüftung kann sich im oberen Bereich der unteren Salzwiese möglicherweise *Halimione portulacoides* ausbreiten, während in der oberen Salzwiese *Elymus* spp. oder *Festuca rubra* dominieren können. Eine generelle Verarmung der Pflanzen- und Tiergemeinschaften kann auftreten, wenn in einem Gebiet kaum nasse tieferliegende Flächen vorhanden sind und es aufgrund lokaler Strömungsbedingungen nicht zur Neubildung der unteren Salzwiese kommt (vgl. Andresen et al. 1990). Dies ist vor allem im geprüpften Vorland ein Problem, weil dort bestimmte Höhenbereiche um MThw und knapp darüber flächenmäßig kaum vertreten sind (s. 5.2.3.4). Zudem fördert die Begruppung vermutlich aufgrund der verstärkten Entwässerung nach Aufgabe der Beweidung die Ausbreitung der obengenannten konkurrenzkräftigen Arten.

Beweidungsaufgabe führt zur Verschiebung der Vegetationszonierung (5.1.1.4, 5.3.3). Solange genügend Standorte vorhanden sind, an denen aufgrund guter Sedimentationsbedingungen Salzwiesen neu entstehen können, wird es auf unbeweideten Flächen dennoch nicht zum Ausfall ganzer Vegetationszonen und der für sie typischen Pflanzen- und Tierarten kommen. Im geprüpften Vorland kann auch eine Aufgabe der Gruppenunterhaltung die Standortvielfalt erhöhen (s. 6.4.2). Eine damit verbundene Wiedervernässung hemmt vermutlich die großflächige Ausbreitung potentiell dominanter Arten. Deshalb ist es sinnvoll, gleichzeitig mit der Aufgabe der Beweidung die Gruppenunterhaltung zu stoppen. Die Effekte von Nutzungs- und Managementänderungen sollten langfristig beobachtet werden.

6.4.2 Küstenschutz

Da die Salzwiesen die Wellenenergie des Meeres dämpfen und damit erheblich zur Deichsicherheit beitragen, sind sie für den Küstenschutz von großer Bedeutung (Dieckmann 1987,

Erchinger 1987, Dijkema et al. 1990). Die Erhaltung der Salzwiesen wird allgemein sowohl seitens des Küstenschutzes als auch des Naturschutzes als oberstes Schutzziel angesehen (Ovesen 1990, Erchinger et al. 1994, Stock et al. 1994). Obwohl der Bau von Lahnungen eine natürliche Dynamik des Ökosystems erheblich einschränkt, kann in besonders erosionsgefährdeten Gebieten vermutlich nicht darauf verzichtet werden (Stock et al. 1994).

Die Begrüppung kann in der Pionierzone die erstmalige Besiedlung mit Pflanzen und damit Bodenfestigkeit und Sedimentation fördern (Dijkema et al. 1990, 1991). Nach Möglichkeit sollte jedoch überall dort, wo die Sedimentationsbedingungen dies erlauben (Dijkema 1994), die Entstehung natürlicher Prielsysteme und einer anthropogen unbeeinflußten Höhenzonierung zugelassen werden.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, daß die Variabilität der Standortfaktoren gerade in der unteren Salzwiese auf ungegrüpten Flächen besonders hoch ist (s. 5.2.3.3, 5.2.3.4) und die dort auftretenden extremen Lebensbedingungen die Dominanz einzelner Pflanzenarten nicht ermöglichen (5.3.2, 5.3.3). Das für ungegrüpte Salzwiesen typische Mikrorelief, welches bereits in der Pionierzone etwa durch die in *Puccinellia*-Horsten erhöhte Sedimentation entsteht (Jakobsen 1954, Brereton 1971), wird durch die Begrüppung zerstört. Damit ist bereits frühzeitig die Grundlage für eine Vereinheitlichung der Standortbedingungen gegeben (vgl. Reents 1995), die eine spätere Dominanz einzelner Arten fördert. Die Untersuchungen im Sönke-Nissen-Koog-Vorland (5.2.3.2, 5.3.1) zeigen zwar, daß auch in begrüpten Salzwiesen unterschiedliche Kleinlebensräume entstehen können. Dennoch ist wie oben erwähnt die Lebensraumvielfalt aufgrund des Fehlens einzelner Höhenbereiche eingeschränkt (vgl. 5.3.3).

In Salzwiesen ist die Begrüppung aus küstenschutztechnischer Sicht nicht unbedingt notwendig (Dijkema 1994, Reents 1995). Eine Aufgabe der Gruppenunterhaltung und die damit verbundene Wiedervernässung würde sich vermutlich positiv auf die Standortvielfalt im ehemals gegrüpten Vorland auswirken (Kiehl & Stock 1994). Vor allem in der unteren Salzwiese kann sich aufgrund der hohen Überflutungsdynamik ein naturnäheres, mäandrierendes Entwässerungssystem bilden, wenn das Gruppennetz sich selbst überlassen wird (Stock et al. 1994). Indem einige Gruppen zusedimentieren und andere sich vertiefen entstehen, zahlreiche "Sonderstandorte", wodurch sich die Habitatvielfalt für Pflanzen- und Tierarten erhöht (vgl. Schwabe & Kratochwil 1984).

Nach dem Inkrafttreten des Landesnaturschutzgesetzes im Jahr 1993 wurde in Schleswig-Holstein verstärkt die Frage diskutiert, ob die Beweidung der Salzwiesen für den Küstenschutz notwendig ist (Dierßen et al. 1994 b, Stock et al. 1994, Horn & Zhang 1995). Obwohl Unter-

suchungen von Erchinger et al. (1994) und Horn & Zhang (1995) ergeben haben, daß Beweidung einen positiven Einfluß auf die Bodenfestigkeit von Salzwiesen hat, konnte weder auf langjährig unbeweideten Salzwiesen in den Niederlanden (Dijkema mündl. Mitt.) noch auf den im Rahmen dieser Arbeit untersuchten unbeweideten Flächen flächenhafte Erosion festgestellt werden. Die Bodenfestigkeit unbeweideter Salzwiesen reicht offenbar unter anderem aufgrund der hohen Durchwurzelungsintensität (Dierßen et al. 1994 b) bei weitem aus, um eine Erosion zu verhindern. Erosion tritt in Wattenmeer-Salzwiesen in Form von Kantenerosion an der Wattkante auf. Kantenerosion kann allerdings nur durch die Schaffung strömungsberuhigter Flächen mit Hilfe des Lahnungsbau reduziert werden. Untersuchungen von Dierßen et al. (1994 a) und Stelter (1996) ergaben zudem, daß die Nettosedimentationsraten in unbeweideten Salzwiesen deutlich höher sind als in beweideten Salzwiesen. Hier zeigt sich die Bedeutung der Vegetationsstruktur, denn die höhere und dichtere Vegetation unbeweideter Salzwiesen (5.1.3.1) fungiert als "Schlickfänger". Die beweidungsbedingten Vegetationshöhengradienten auf extensiv beweideten Salzwiesen erweisen sich vermutlich diesbezüglich als nachteilig, weil gerade die deichnah gelegenen, faktisch intensiv genutzten Flächen mit niedriger Vegetation nur geringe Sedimentationsraten aufweisen (Stelter 1996). Damit sind unbeweidete Salzwiesen wahrscheinlich eher in der Lage, aufgrund positiver Sedimentbilanzen einen künftigen Meeresspiegelanstieg (Dijkema et al. 1990, Schönfeld & Jensen 1991) zu kompensieren.

7 Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde die Auswirkung der Schafbeweidung auf die Salzwiesen-vegetation untersucht. Dabei lag der Schwerpunkt auf der Darstellung der Vegetationsdynamik, sowie der Arten- und Strukturvielfalt bei unterschiedlicher Beweidungsintensität und auf kurzfristig und langfristig unbeweideten Salzwiesen. Da die Vegetationsentwicklung und -zonierung auf unbeweideten Salzwiesen entscheidend durch die abiotischen Standortfaktoren bestimmt werden, wurde außerdem die räumliche und zeitliche Variabilität einiger Bodenparameter charakterisiert.

Für die Untersuchungen wurden Daten ausgewertet, die im Rahmen des Projektes „Ökosystemforschung Wattenmeer Schleswig-Holstein“ erhoben worden waren, und durch Zusatzuntersuchungen ergänzt.

Einfluß der Schafbeweidung

Im Jahr 1988 wurden Beweidungsparzellen in den bis dahin intensiv beweideten Salzwiesen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes (Nordfriesland) und des Friedrichskoog-Vorlandes (Dithmarschen) eingerichtet. Die Auswirkung der Extensivierung oder Aufgabe der Schafbeweidung wurde von 1989-1994 für jeweils vier verschiedene Beweidungsstufen untersucht (0, 0,5, 1,0 und 3,4 Schafeinheiten/ha). Um den Vergleich mit einer langfristig unbeweideten und ungegrüpperten Salzwiese zu ermöglichen, fanden weitere Erhebungen im Vorland von Süderhafen (Nordstrand) statt.

Vegetationsdynamik

In der unteren Salzwiese des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes besteht die Vegetation bei intensiver Beweidung (3,4 SE/ha) hauptsächlich aus *Puccinellia maritima*, *Suaeda maritima* und *Salicornia europaea*. Bei abnehmender Beweidungsintensität können sich beweidungs-empfindliche Arten wie *Aster tripolium* und *Halimione portulacoides* ausbreiten, die auf intensiv beweideten Flächen selektiv von den Schafen verbissen werden. Bei extensiver Beweidung (1,0 und 0,5 SE/ha) sind diese Arten deichnah kaum vertreten. Deichfern können sie auf Flächen, die von den Schafen nur selten aufgesucht werden, rasch größere Bestände aufbauen, insbesondere in der Parzelle mit 0,5 SE/ha. Auf der unbeweideten Parzelle breiten sich *Aster* und *Halimione* dagegen sowohl deichnah als auch deichfern aus. *Artemisia maritima*, *Festuca rubra* und *Elymus pycnanthus* sind im Sönke-Nissen-Koog-Vorland bei Beweidungsaufgabe nur an hochgelegenen Prielrändern und in den Beetmitten zu finden, die standörtlich zur oberen Salzwiese zählen.

In der oberen Salzwiese des Friedrichskoog-Vorlandes dominiert *Festuca rubra* sowohl auf beweideten als auch auf unbeweideten Flächen. Bei intensiver Beweidung (3,4 SE/ha) treten

hier die niedrigwüchsigen Arten *Glaux maritima* und *Armeria maritima* auf, die bei abnehmender Beweidungsintensität von *Festuca* verdrängt werden. Beweidungsempfindliche Arten wie etwa *Artemisia maritima* und *Elymus pycnanthus* breiten sich im Friedrichskoog-Vorland aufgrund des im Vergleich zum Sönke-Nissen-Koog-Vorland geringeren Diasporen-Potentials der Umgebung nur zögernd aus. Sie sind auf die unbeweidete Parzelle beschränkt, weil bei extensiver Beweidung aufgrund der geringen Populationsgröße vor allem bei den Dicotyledoneae nahezu alle Individuen selektiv von Schafen verbissen werden. In der unbeweideten Parzelle wird die Ansiedlung beweidungsempfindlicher Arten allerdings durch *Festuca rubra* erschwert.

Artenvielfalt

Der Einfluß der Beweidung auf die Artenvielfalt hängt in Salzwiesen stark von der betrachteten Maßstabsebene ab. Im *Puccinellia*-Rasen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes sind die Artenzahlen bei kleinen Bezugsflächen (1-4 m²) bei extensiver Beweidung höher als auf intensiv beweideten und unbeweideten Flächen. Bei Bezugsflächengrößen von 20-200 m² besteht kein signifikanter Unterschied zwischen extensiv beweideten und unbeweideten Salzwiesen. Intensiv beweidete Flächen weisen auf dieser Maßstabsebene dagegen deutlich niedrigere Artenzahlen auf. Im *Festuca*-Rasen des Friedrichskoog-Vorlandes sind die Artenzahlen in der unbeweideten Parzelle kleinflächig niedriger als auf beweideten Flächen. Auf größeren Bezugsflächen (ab 40 m²) treten keine signifikanten Unterschiede zwischen beweideten und unbeweideten Salzwiesen mehr auf.

Der Vergleich mit dem langjährig unbeweideten Vorland von Süderhafen ergab kaum signifikante Unterschiede gegenüber kurzfristig unbeweideten, extensiv und intensiv beweideten Salzwiesen des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes. Hier zeigt sich, daß Beweidungsaufgabe langfristig nicht grundsätzlich zur Abnahme der Artenvielfalt führt.

Vegetationsstruktur

Schafbeweidung beeinflußt die Vegetationsstruktur von Salzwiesen stärker als die Artenvielfalt. Die Vegetationshöhe und ihre Variabilität nehmen mit abnehmender Beweidungsintensität zu. Während die Variabilität der Vegetationshöhe auf unbeweideten Flächen kleinräumig hoch ist, treten bei extensiver Beweidung Gradienten auf. Ähnlich wie bei der Verbreitung beweidungsempfindlicher Arten ist der Beweidungseinfluß deichnah größer als deichfern.

Die Evenness der Vegetation nimmt im Sönke-Nissen-Koog-Vorland mit abnehmender Beweidungsintensität zu und ist in der unbeweideten Parzelle am höchsten. Im *Festuca*-Rasen des Friedrichskoog-Vorlandes finden sich niedrige Evenness-Werte sowohl auf extensiv beweideten als auch auf unbeweideten Flächen. Die Untersuchung im Vorland von Süderhafen zeigt,

daß es in langjährig unbeweideten Salzwiesen nicht generell zur Abnahme der Evenness kommt.

Allgemein ist der Einfluß der Beweidung auf Artenvielfalt und Strukturvielfalt auf die Ausbreitung beweidungsempfindlicher Arten und die Veränderung der kleinräumigen Verteilung der Vegetation zurückzuführen. Bei Beweidungsaufgabe wird das Verteilungsmuster der einzelnen Pflanzenarten mosaikartiger. Aufgrund kleinräumiger Höhenunterschiede kommt es zudem im gegrüpften Vorland zur Verschiebung der Vegetationszonierung entsprechend der Topographie der Beete.

Variabilität abiotischer Standortfaktoren in Salzwiesen

Da die Bedeutung abiotischer Standortfaktoren für die Vegetationsentwicklung und -zonierung bei Beweidungsaufgabe zunimmt, wurden die Untersuchungsgebiete standörtlich charakterisiert.

Im Sönke-Nissen-Koog-Vorland zeigen Bodenprofilansprachen im Beetprofil, daß der Gezeiteneinfluß auf Grundwasserdynamik und Bodendurchlüftung sich in der Mächtigkeit des Go-Horizonts und der Lage des Gr-Horizonts wiederspiegelt. Mit zunehmender Höhe über NN liegt der Gr tiefer unter Flur und nimmt die Mächtigkeit des Go zu.

Zeitliche Variabilität

Die Untersuchung der zeitlichen Variabilität der Bodenwassergehalte und Salzkonzentrationen ergab deutliche Unterschiede zwischen der von *Puccinellia maritima* dominierten unteren Salzwiese und dem *Festuca*-Rasen sowie einem *Elymus pycnanthus*-Bestand der oberen Salzwiese. Die Chloridkonzentrationen und die Bodenfeuchte sind in der unteren Salzwiese generell höher und hypersaline Bedingungen sind im Verlauf von Trockenperioden häufiger als in der oberen Salzwiese. Korrelationsanalysen zeigen, daß die Chloridkonzentrationen stärker durch Niederschläge als durch Überflutungen bestimmt werden. Die Bodenwassergehalte fallen mit abnehmender Niederschlagsrate und Überflutungshäufigkeit. Insbesondere in der oberen Salzwiese kann in niederschlagsarmen und überflutungsfreien Perioden extreme Bodentrockenheit auftreten.

Räumliche Variabilität

Der Vergleich verschiedener Bodentiefen zeigt, daß hohe Salinitäten in der unteren Salzwiese auch in tieferen Bodenschichten vorkommen, während sie in der oberen Salzwiese auf die obere Schicht beschränkt sind.

Die Untersuchung der kleinräumigen horizontalen Variabilität der Bodenfeuchte und Salinität auf einem Beet im Sönke-Nissen-Koog-Vorland auf zwei verschiedenen Maßstabsebenen macht deutlich, daß die Beetecken standörtlich zur oberen Salzwiese zu rechnen sind, während

Beetseiten und Gruppen zur unteren Salzwiese gehören. Nach Trockenperioden kann die kleinräumige Variabilität der Salzkonzentrationen in der Beetmitte sehr hoch sein. Nach Niederschlägen ist sie dort niedriger als im Bereich der Beetseiten. Im ungrüpperten Vorland von Süderhafen sind sowohl Bodenfeuchte als auch Salinität in der oberen Salzwiese niedriger und räumlich weniger variabel als in der stärker durch Überflutungen beeinflußten unteren Salzwiese. Teilbereiche der unteren Salzwiese, die nur knapp über MThw liegen, weisen im ungrüpperten Vorland eine besonders ausgeprägte Variabilität der Standortfaktoren auf. Vergleichbare Standorte sind im geprägten Vorland nur sehr kleinflächig vorhanden.

Einfluß auf die Vegetationszonierung

Im Vorland von Süderhafen hat sich über mehrere Jahrzehnte eine von Beweidung unbeeinflußte Vegetationszonierung entwickelt, da sich verschiedene Pflanzenarten unter dem Einfluß abiotischer Standortfaktoren und interspezifischer Konkurrenz eingenistet haben. Typisch für die tiefliegenden Flächen ist zudem eine mosaikartige Verteilung der Pflanzenarten, von denen keine großflächig dominant wird. Auch im kurzfristig unbeweideten, geprägten Vorland haben sich Pflanzenarten bereits in verschiedenen Beetbereichen entsprechend der jeweiligen Standortbedingungen angesiedelt. Die Nischen der meisten Arten haben jedoch noch eine größere Ausdehnung als in der langjährig unbeweideten Salzwiese.

Ausgehend von der Ergebnissen der Untersuchungen zur räumlichen und zeitlichen Variabilität der Bodenfeuchte und Salzkonzentrationen wird eine Differenzierung der Standortbedingungen für die Vegetation der unteren und der oberen Salzwiese vorgenommen.

Naturschutz und Management

Für die Festlandsalzwiesen der schleswig-holsteinischen Wattenmeerküste wird die Aufgabe der Schafbeweidung empfohlen, um die Wiederausbreitung beweidungsempfindlicher Pflanzenarten zu ermöglichen. Eine gleichzeitige Aufgabe der Gruppenunterhaltung und damit verbundene Wiedervernässung der Salzwiesen dürfte die großflächige Ausbreitung einzelner potentiell dominanter Pflanzenarten in langfristig unbeweideten Salzwiesen verhindern.

Die Bedeutung der Beweidung und Gruppenunterhaltung für den Kustenschutz wird abschließend diskutiert.

8 Summary

Salt-marsh vegetation patterns influenced by grazing and abiotic conditions

The impact of sheep grazing on salt marsh vegetation was investigated in Schleswig-Holstein (Northern Germany). Vegetation dynamics, plant species diversity and vegetation structure were studied at different stocking rates and in both short-term and long-term ungrazed salt marshes. Spatial and temporal variability of soil parameters were characterized since vegetation succession and zonation in ungrazed salt marshes are strongly influenced by abiotic conditions. The data analyzed in this study were collected mostly during the project "Ecosystem Research Wadden Sea, Schleswig Holstein" were analysed. Additional data collections were used to answer more specific questions.

Impact of sheep grazing on salt marsh vegetation

In 1988 experimental plots were established in intensively grazed salt marshes at Sönke-Nissen-Koog (Nordfriesland) and Friedrichskoog (Dithmarschen). From 1989 to 1994 the effects of reduction and abandonment of sheep grazing were studied at four different stocking rates (0, 0.5, 1.0, and 3.4 sheep units ha^{-1}). A long term ungrazed salt marsh was studied near Süderhafen (Nordstrand).

Vegetation dynamics

In the intensively grazed plot (3.4 sheep units ha^{-1}) of the low salt marsh at Sönke-Nissen-Koog the vegetation is dominated by *Puccinellia maritima*, *Suaeda maritima* and *Salicornia europaea*. If grazing is reduced, species sensitive to grazing e.g. *Aster tripolium* and *Halimione portulacoides* spread. Sheep graze selectively on these species at sites with high stocking rates. In moderately grazed plots (0.5 and 1.0 sheep units ha^{-1}) the abundance of species sensitive to grazing is low near the sea dike. With increasing distance from the dike and decreasing grazing pressure *Aster* and *Halimione* can build up large stands, especially at the site grazed by 0.5 sheep units ha^{-1} . In the ungrazed site these species spread over the whole area. After grazing abandonment in the Sönke-Nissen-Koog salt marsh *Artemisia maritima*, *Festuca rubra* and *Elymus pycnanthus* can only be found in higher elevated areas, e.g. creek banks and in the middle of land reclamation fields (German: Beet, 10 m x 100 m area of marsh land between two small ditches).

In the high salt marsh of Friedrichskoog, *Festuca rubra* dominates both grazed and ungrazed sites. The small herbs *Glaux maritima* and *Armeria maritima* can be found only at high stocking rates (3.4 sheep units ha^{-1}). They are overgrown by *Festuca* after grazing reduction. Species sensitive to grazing e.g. *Artemisia maritima* and *Elymus pycnanthus* are spreading

slower in the high salt marsh at Friedrichskoog than in the Sönke-Nissen-Koog salt marsh since the amount of diaspores is lower. These grazing sensitive species are restricted to the ungrazed sites of the Friedrichskoog salt marsh although their establishment is impeded by dense *Festuca rubra* mats. Due to the small population size of *Artemisia* sheep feed selectively on nearly all individual plants both at moderate and high grazing intensities.

Species diversity

The influence of grazing on plant species diversity depends strongly on the considered scale. In the *Puccinella maritima* sward, species richness in small areas (1-4 m²) is higher in moderately grazed plots than in heavily grazed and ungrazed plots. When the plot size increases (20-200 m²) species richness is lowest at high stocking rates and differences between moderately grazed and ungrazed plots are not significant. In the *Festuca-rubra* sward, species richness in small plots is lower at the ungrazed site than at the grazed sites. In larger areas (> 40 m²) no significant differences can be found between grazed and ungrazed plots. In 800 m² plots species richness is approximately the same at all grazed and ungrazed sites in both the low and the high salt marsh. In most cases species richness did not differ significantly between the long term ungrazed salt marsh of Süderhafen and the grazed and short term ungrazed sites in the salt marsh of Sönke-Nissen-Koog. Thus, grazing abandonment does not generally lead to species-poor vegetation types.

Vegetation structure

In salt marshes the influence of grazing on vegetation structure is stronger than its influence on plant species richness. Both vegetation height and its variability increase when grazing is reduced or stopped in the salt marshes at Sönke-Nissen-Koog and Friedrichskoog. Small scale spatial variability of vegetation height is high in ungrazed plots. In moderately grazed salt marshes vegetation height increases from the dike towards the tidal flats since actual grazing pressure decreases. Vegetation evenness increases when grazing is reduced and is highest at ungrazed sites in the low salt marsh of Sönke-Nissen-Koog. In the *Festuca rubra* sward of the Friedrichskoog salt marsh low evenness values are found in both moderately grazed and ungrazed plots. Studies in the long-term ungrazed salt marsh of Süderhafen show intermediate and high evenness values for most of the plots. If *Elymus pycnanthus* dominates, however, evenness is always low.

Generally, the impact of grazing reduction and abandonment on species diversity and vegetation structure is due to two factors: the spreading of grazing sensitive species and the changed spatial distribution of the vegetation. If grazing is stopped, a mosaic pattern of different plant species can develop. The observed shift of the vegetation zonation and the

establishment of certain species at different microsites is due to small elevation differences within the land reclamation fields of man-made salt marshes.

Variability of abiotic conditions in salt marshes

When grazing is stopped, the importance of abiotic conditions for present and future vegetation development increases. In order to characterize the abiotic conditions of the study areas temporal and spatial variabilities of different soil parameters were studied in relation to elevation, inundation and wheather conditions.

The analysis of soil profiles in the salt marsh of Sönke-Nissen-Koog shows that the tide influences groundwater dynamics and soil aeration. With increasing elevation the thickness of oxidized soil horizons and the depth of the reduced Gr horizon increase.

Temporal variability

The temporal variability of soil moisture and salt concentrations differs considerably between the *Puccinellia-maritima* swards of the low marsh and both the *Festuca-rubra* swards and an *Elymus-pycnanthus* stand of the high marsh. In the low salt marsh chloride concentrations and soil moisture are generally higher than in the high marsh. Furthermore in the low salt marsh hypersalinity during drought periods is more frequent than in the high marsh.

Correlation analyses indicate that chloride concentrations are more influenced by precipitation than by inundation. Soil moisture decreases with both decreasing precipitation rate and inundation frequency. Especially the soil of the upper salt marsh can become extremely dry during periods without inundation and with low precipitation. Both hypersaline conditions and drought are important factors for vegetation development and zonation.

Spatial variability

The analysis of chloride concentrations in different soil depths indicates that high salt concentrations occur in upper and deeper soil layers in the low salt marsh whereas they are restricted to the upper layer in the high marsh.

An investigation of the small scale horizontal variability of soil moisture and salinity in the Sönke-Nissen-Koog salt marsh shows a gradient from the elevated middle parts of the land reclamation fields to the lower side parts and the ditches. The habitat conditions of the elevated middle parts are characteristic for the high salt marsh while the habitats of the side parts and ditches correspond to the abiotic conditions of the low marsh. After drought periods the spatial variability of the salt concentrations is high in the middle of the land reclamation fields whereas it is low after precipitation. Long term ungrazed salt marshes without artificial ditches were investigated near Süderhafen. In this area both soil moisture and chloride concentrations are lower and less variabel in the high salt marsh than in the low marsh. The spatial variability of

soil conditions is particularly high in the parts of the low salt marsh which are situated only a few centimeters above MHW. Comparable sites are rare in salt marshes with artificial drainage systems.

Impact on vegetation zonation

In the salt marsh of Süderhafen a natural vegetation zonation could develop during the last decades without the influence of grazing. Both abiotic conditions and interspecific competition influence the establishment of different plant species in different niches. For the low parts of this salt marsh without artificial drainage system the mosaic pattern of different species is typical. However, after the short period of grazing abandonment in the Sönke-Nissen-Koog salt marsh the zonation of plant species corresponds to abiotic differences along the elevation profile of the 10 m x 100 m land reclamation fields.

Differences between the abiotic conditions in different vegetation zones are characterized based on the information about spatial and temporal variability of soil moisture and salinity.

Nature conservation and management

For the mainland salt marshes of the Schleswig-Holstein Wadden Sea the cessation of grazing is recommended in order to allow the establishment of species which had become rare due to former intensive sheep grazing. If the maintenance of the artificial drainage system is given up, a rewetting of the marsh might be initiated that prevents the extensive spreading of potential dominant species at long term ungrazed sites. In artificially drained salt marshes the habitat diversity is lower than in salt marshes with natural drainage systems. The significance of grazing and drainage management for coastal protection is discussed.

9 Literatur

- Adam, P. (1990): Saltmarsh ecology. Cambridge University Press, Cambridge, 461 S.
- Aegerter, E. (1993): Vegetationskundliche und bodenkundliche Analyse von Gradienten in lang- und kurzfristig unbeweideten Salzwiesen Schleswig-Holsteins. Julius-Maximilians-Universität, Würzburg, 128 S.
- AG Bodenkunde (1982): Bodenkundliche Kartieranleitung. 3. Auflage. Hannover, 331 S.
- Allen, T. F. H. & Hoekstra, T. W. (1991): Role of heterogeneity in scaling of ecological systems under analysis. In: Kolasa, J. & Pickett, T. A. (Hrsg.): Ecological heterogeneity. Ecological Studies 86, 47-68.
- Andresen, H., Bakker, J. P., Brongers, M., Heydemann, B. & Irmler, U. (1990): Long-term changes of salt marsh communities by cattle grazing. *Vegetatio* 89, 137-148.
- Armstrong, W., Wright, E. J., Lythe, S. & Gaynard, T. J. (1985): Plant zonation and the effects of the spring-neap tidal cycle on soil-aeration in a Humber salt marsh. *J. Ecol.* 73, 323-339.
- Armstrong, W., Beckett, P. M., Justin, S. H. F. W. & Lythe, S. (1991): Modelling and other aspects of root aeration by diffusion. In: Jackson, M. B., Davies, D. D. & Ambers, H. (Hrsg.): Plant life under oxygen deprivation. SPB Academic Publishing, The Hague, 267-282.
- Armstrong, W., Brändele, R. & Jackson, M. B. (1994): Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Bot. Neerl.* 43, 307-358.
- Backhaus, K., Erichson, B., Plinke, W. & Weiber, R. (1994): Multivariate Analysemethoden. 7. Auflage. Springer Verlag, Berlin, 594 S.
- Bakker, J. P. (1985): The impact of grazing on plant communities, plant populations and soil conditions on salt marshes. *Vegetatio* 62, 391-398.
- Bakker, J. P. (1989): Nature management by grazing and cutting. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 400 S.
- Bakker, J. P. (1993): Strategies for grazing management on salt marshes. *W. S. N. L.* 1993 (1), 8-10.
- Bakker, J. P., de Leeuw, J. & van Wieren, S. E. (1984): Micropatterns in grassland vegetation created and sustained by sheep-grazing. *Vegetatio* 55, 153-161.

- Bakker, J. P., Dijkstra, M. & Russchen, P. T. (1985): Dispersal, germination and early establishment of halophytes and glycophytes on a grazed and abandoned salt-marsh gradient. *New Phytol.* 101, 291-308.
- Bakker, J. P. & de Vries, Y. (1992): Germination and early establishment of lower salt marsh species in grazed and mown saltmarsh. *J. Veg. Sci.* 3, 247-252.
- Bakker, J. P., de Leeuw, J., Dijkema, K. S., Leendertse, P. C., Prins, H. H. T. & Rozema, J. (1993): Salt marshes along the coast of the Netherlands. *Hydrobiologia* 265, 73-95.
- Barkmann, J. J. (1979): The investigation of vegetation texture and structure. In: Werger, M. J. A. (Hrsg.): *The study of vegetation*. Dr. W. Junk Publishers, Hague, Boston, London, 125-160.
- Beeftink, W. G. (1966): Vegetation and habitat of the salt marshes and beach plains in the South-Western parts of the Netherlands. *Wentia* 15, 83-108.
- Beeftink, W. G. (1977): The coastal salt marshes of Western and Northern Europe: an ecological and phytosociological approach. In: Goodall, D. W. (Hrsg.): *Wet coastal ecosystems*. Elsevier, Amsterdam, 109-155.
- Beeftink, W. G., Daane, M. C., de Munck, W. & Nieuwenhuize, J. (1978): Aspects of population dynamics in *Halimione portulacoides* communities. *Vegetatio* 36, 31-43.
- Beeftink, W. G. (1979): The structure of salt marsh communities in relation to environmental disturbances. In: Jefferies, R. L. & Davy, A. J. (Hrsg.): *Ecological processes in coastal environments*. Blackwell, Oxford, London, 77-93.
- Berg, G. & Groeneweg, M. (1994): Groei en kwaliteitsverschillen in *Festuca rubra* binnen een micropatroon veroorzaakt door schapebeweiding. *Unveröffentlichter Bericht Universität Groningen*, 22 S.
- Berg, G., Esselink, P., Groeneweg, M. & Kiehl, K. (1997): Micropatterns in a *Festuca rubra* dominated salt-marsh vegetation induced by sheep grazing. *Plant Ecology* 132, 1-14.
- Bertness, M. D. & Ellison, A. M. (1987): Determinants of pattern in a New England salt marsh plant community. *Ecol. Mon.* 57 (2), 129-147.
- Bertness, M. D. & Hacker, S. D. (1994): Physical stress and positive associations among marsh plants. *Am. Nat.* 144 (3), 363-372.
- Birch, C. P. D. & Hutchings, M. J. (1994): Exploitation of patchily distributed soil resources by the clonal herb *Glechoma hederacea*. *J. Ecol.* 82, 635-664.

- Blume, H.-P., Brümmer, G., Finnern, H., Lamp, J. & Schnug, E. (1986): Landscapes, agriculture and soils of Schleswig-Holstein. Mittl. Dtsch. Bodenk. Ges. 46, 249-261.
- Bockelmann, A. C. (1996): Das Ausbreitungspotential von *Elymus x oliveri* - Analyse eines experimentell-ökologischen Untersuchungsansatzes. Diplomarbeit Universität Kiel, 125 S.
- Bortz, J. (1993): Statistik für Sozialwissenschaftler. 4. Auflage. Springer-Verlag, Berlin, 900 S.
- Brereton, A. J. (1971): The structure of the species populations in the initial stages of salt marsh succession. J. Ecol. 59, 321-338.
- Brümmer, G. (1968): Untersuchungen zur Genese der Marschen. Dissertation Universität Kiel, 350 S.
- Brümmer, G. W. & Finnern, H. (1986): Marshland soils of Nordfriesland. Mittl. Dtsch. Bodenk. Ges. 51, 43-62.
- Bullock, J. M., Clearhill, B. & Silvertown, J. (1994): Demography of *Cirsium vulgare* in a grazing experiment. J. Ecol. 82, 101-111.
- Caldwell, M. M. (1994): Exploiting nutrients in fertile soil microsites. In: Caldwell, M. M. & Pearcy, R. W. (Hrsg.): Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Academic Press, San Diego, 325-348.
- Caldwell, M. M. & Pearcy, R. W., Hrsg. (1994): Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Academic Press, San Diego, 429 S.
- Callaway, R. M. & Sabraw, C. S. (1994): Effects of variable precipitation on the structure and diversity of a California salt marsh community. J. Veg. Sci. 5, 443-438.
- Carson, W. P. & Peterson, C. J. (1990): The role of litter in an old-field community: impact of litter quantity in different seasons on plant species richness and abundance. Oecologia 85, 8-13.
- Chapman, V. J. (1974): Salt marshes and salt deserts of the world. Cramer, Leutershausen, 352 S.
- Connor, E. F. & McCoy, E. D. (1979): The statistics and biology of the species-area relationship. Am. Nat. 113, 791-833.

- Cooper, A. (1982): The effects of salinity and waterlogging on the growth and cation uptake of salt marsh plants. *New Phytol.* 90, 263-275.
- Crawford, R. M. M. (1989): *Studies in plant survival*. Blackwell, Oxford, 196 S.
- Crawley, M. J. (1983): *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell, Oxford, 436 S.
- CWSS (1992): *The Wadden Sea. Status and developments in an international perspective. Report to the sixth trilateral governmental conference on the protection of the Wadden Sea*. Esbjerg, November 13, 1991. Wilhelmshaven.
- de Leeuw, J., Olff, H. & Bakker, J. P. (1990): Year-to-year variation in peak above-ground biomass of six salt-marsh angiosperm communities as related to rainfall deficit and inundation frequency. *Aquat. Bot.* 36, 139-151.
- de Leeuw, J., van den Dool, A., de Munck, W., Nieuwenhuize, J. & Beeftink, W. G. (1991): Factors influencing the soil salinity regime along an intertidal gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 32, 87-97.
- Diaz, S., Acosta, A. & Cabido, M. (1992): Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *J. Veg. Sci.* 3, 689-696.
- Dieckmann, R. (1987): Bedeutung und Wirkung des Deichvorlandes für den Küstenschutz. In: Kempf, N., Lamp, J. & Prokosch, P. (Hrsg.): *Salzwiesen: Geformt von Küstenschutz, Landwirtschaft oder Natur? Tagungsbericht 1 der Umweltstiftung WWF-Deutschland*, Husum Druck- und Verlagsgesellschaft, Husum, 163-187.
- Dierßen, K. (1987): Salzrasenentwässerung und technische Vorlandgewinnung aus Sicht des Naturschutzes. In: Kempf, N., Lamp, J. & Prokosch, P. (Hrsg.): *Salzwiesen: Geformt von Küstenschutz, Landwirtschaft oder Natur? Tagungsbericht 1 der Umweltstiftung WWF-Deutschland*, Husum Druck- und Verlagsgesellschaft, Husum, 297-306.
- Dierßen, K., unter Mitarbeit von Glahn, H. v., Härdtle, W., Höper, H., Mierwald, U., Schrautze, J. & Wolf, A. (1988): *Rote Liste der Pflanzengesellschaften Schleswig-Holsteins*. Schriftenreihe Landesamt für Naturschutz und Landschaftspflege Schleswig-Holstein 6, 157 S.
- Dierßen, K., Eischeid, I., Härdtle, W., Hagge, H., Kiehl, K., Körber, P., Lütke-Twenhöven, F., Neuhaus, R. & Walter, J. (1991): Geobotanische Untersuchungen an den Küsten Schleswig-Holsteins. *Berichte der Reinhold-Tüxen-Ges.* 3, 129-155.

- Dierßen, K., Eischeid, I., Gettner, S., Hamann, U., Kiehl, K., Walter, J., Tischler, T., Mieth, A., Meyer, H., Reinke, H.-D., Tulowitzki, I., Fock, H. & Haase, A. (1994 a): Die Beweidungsexperimente im Sönke-Nissen-Koog- und Friedrichskoog-Vorland. Abschlußbericht Ökosystemforschung Wattenmeer TV A 5.2, A 5.3, Bioindikatoren im Supralitoral, Teilbericht A. UBA-Forschungsbericht 10802085/01.
- Dierßen, K., Eischeid, I., Gettner, S., Kiehl, K., Walter, J., Tischler, T., Mieth, A., Meyer, H., Reinke, H.-D., Tulowitzki, I., Fock, H. & Haase, A. (1994 b): Wachstum und Produktion in der Salzwiese und ihre Veränderung durch Beweidung. Abschlußbericht Ökosystemforschung Wattenmeer TV A 5.2, A 5.3, Bioindikatoren im Supralitoral, Teilbericht C. UBA-Forschungsbericht 10802085/01.
- Dierßen, K., Eischeid, I., Gettner, S., Kiehl, K., Walter, J., Tischler, T., Mieth, A., Meyer, H., Reinke, H.-D., Tulowitzki, I., Fock, H. & Haase, A. (1994 c): Dynamik im Salzwiesen-Ökosystem und ihre Veränderung durch Beweidung. Abschlußbericht Ökosystemforschung Wattenmeer TV A 5.2, A 5.3, Bioindikatoren im Supralitoral, Teilbericht D. UBA-Forschungsbericht 10802085/01.
- Dijkema, K. S. (1983): The salt-marsh vegetation of the mainland coast, estuaries and halligen In: Dijkema, K. S., & Wolff, W. J. (Hrsg.): Flora and vegetation of the Wadden-Sea islands and coastal areas. Report 9 of the Wadden-Sea Working Group, Balkema, Rotterdam, 185-220.
- Dijkema, K. S. (1987): Geography of salt marshes in Europe. Z. Geomorph. N. F. 31, 489-499.
- Dijkema, K. S. (1994): Auswirkung des Meeresspiegelanstieges auf die Salzwiesen. In: Lozán, J., Rachor, E., Reise, K., Westernhagen, H. v. & Lenz, W. (Hrsg.): Warnsignale aus dem Wattenmeer. Blackwell, Berlin, 196-199.
- Dijkema, K. S., Beeftink, W. G., Doody, J. P., Gehu, J. M., Heydemann, B. & Rivas-Martinez, S. (1984): Salt marshes in Europe. Council of Europe, Strasbourg, 180 S.
- Dijkema, K. S. & van Tienen, G. (1989): Habitats of the Netherlands, German and Danish Wadden Sea. 24 Karten, Texel, Leiden.
- Dijkema, K. S., Bossinade, J. H., Bouwsema, P. & Gloppe, R. J. (1990): Salt marshes in the Netherlands Wadden Sea: Rising high-tide levels and accretion enhancement. In: Beukema, J. J., Wolff, W. J. & Brouns, J. J. W. M. (Hrsg.): Expected effects of climatic change on marine coastal ecosystems. Kluwer, Dordrecht, 173-188.

- Dijkema, K. S., Bossinade, J. H., van den Bergs, J. & Kroese, T. A. G. (1991): Natuurtechnisch beheer van kwelderwerken in de Friese en Groninger Waddenzeegreppelonderhoud en overig grondwerk. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem, Leersum, Texel, 156 S.
- Erchinger, H. F. (1987): Salzwiesenbildung und -erhaltung, - Lahnungsbau und Begruppung für den Küstenschutz. In: Kempf, N., Lamp, J. & Prokosch, P. (Hrsg.): Salzwiesen: Geformt von Küstenschutz, Landwirtschaft oder Natur? Tagungsbericht 1 der Umweltstiftung WWF-Deutschland, Husum Druck- und Verlagsgesellschaft, Husum, 279-296.
- Erchinger, H. F., Coldewey, H. G., Manzenrieder, H., Meyer, C., Schulze, M. & Steinke, W. (1994): Erosionsfestigkeit von Hellern. Verbundbericht des MFT, Norden, 119 S.
- ESRI (1992): „ArcCAD“ user's guide. Redlands/California, U.S.A.
- Facelli, J. M. & Pickett, S. (1991): Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. Bot. Rev. 57, 1-32.
- Falk, D. (1994): Untersuchungen zur zeitlichen und räumlichen Variabilität von Stickstoffgehalten im Boden eines Buchenwaldes. Diplomarbeit Universität Kiel, 151 S.
- Favre, P. & Stöcklin, J. (1991): Regulation der Reproduktion bei *Epilobium dodonaei* vill. In: Schmid, B. & Stöcklin, J. (Hrsg.): Populationsbiologie der Pflanzen. Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Berlin, 96-108.
- Fitter, A. H. (1994): Architecture and biomass allocation as components of the plastic response of root systems to soil heterogeneity. In: Caldwell, M. M. & Pearcy, R. W. (Hrsg.): Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Academic Press, San Diego, 305-324.
- Flowers, T. J., Hajibagheri, M. A. & Clipson, N. J. W.: Halophytes. Q. Rev. Biol. 61, 313-337.
- Frahm, G. (1971): Die Lage des Andelrasens zum Mitteltidehochwasser in Abhängigkeit von der Bodenart an der schleswig-holsteinischen Westküste. Kieler Notizen, 3. Jg. (3), 37-44.
- Friedman, D. & Alpert, P. (1991): Reciprocal transport between ramets increases growth of *Fragaria chiloensis* when light and nitrogen occur in separate patches but only if patches are rich. Oecologia 86, 76-80.

- Giani, L., Keuchel, B., Nay, M. & Widzgowski S. (1993): Periodische und aperiodische Veränderungen in den Eigenschaften junger Marschböden im Deichvorland. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 156, 323-331.
- Giroux, J. F. & Bedard, J. (1987): Factors influencing above-ground production of *Scirpus* marshes in the St. Lawrence estuary, Quebec, Canada. Aqua. Bot. 29, 195-204.
- Gray, A. J. & Bunce, R. G. H. (1972): The ecology of Morecambe Bay: Soils and vegetation of the salt marshes: a multivariate approach. J. Appl. Ecol. 9, 221-234.
- Gray, A. J. & Scott, R. (1977 a): Biological flora of the British Isles. *Puccinellia maritima* (Huds.) Parl. J. Ecol. 65, 699-716.
- Gray, A. J. & Scott, R. (1977 b): The ecology of Morecambe Bay. VII. The Distribution of *Puccinellia maritima*, *Festuca rubra* and *Agrostis stolonifera* in the saltmarshes. J. Appl. Ecol. 14, 229-241.
- Gray, A. J., Parsell, R. J. & Scott, R. (1979): The genetic structure of plant populations in relation to the development of salt marshes. In: Jefferies, R. L. & Davy, A. J. (Hrsg.): Ecological processes in coastal environments. Blackwell, Oxford, 43-64.
- Groenendijk, A. M., Spieksma, J. G. & Vink-Lievaart, M. A. (1987): Growth and interactions of salt-marsh species under different flooding regimes. In: Huiskes, A. H. L., Blom, C. W. P. M. & Rozema, J. (Hrsg.): Vegetation between land and sea, Structure and processes. Geobotany 11, Dordrecht, 236-259.
- Grubb, P. J. (1977): The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol. Rev. 52, 107-145.
- Haeupler, H. (1982): Evenness als Ausdruck der Vielfalt der Vegetation. Dissertationes Botanicae 65, 268 S.
- Hagge, H. (1989): Kartierung der realen Vegetation der schleswig-holsteinischen Festlandsalzwiesen. Unveröffentlichtes Forschungsgutachten im Auftrag des Landesamtes für den Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer. Polykopie, Kiel, 25 S.
- Hansen, D. (1982): Entwicklung und Beinflussung der Nettoprimärproduktion auf Vorlandflächen und im Vogelschutzgebiet Hauke-Haien-Koog. Dissertation Universität Kiel, 273 S.
- Heinze, C. (1997): Sukzessionsabläufe langfristig unbeweideter Salzwiesen an ausgewählten Beispielen der schleswig-holsteinischen Westküste. Diplomarbeit Universität Kiel, 120 S.

- Hemminga, M. A., de Leeuw, J., de Munck, W. & Koutstaal, B. P. (1991): Decomposition in estuarine salt marshes: the effect of soil salinity and soil water content. *Vegetatio* 94, 25-33.
- Hennings, I. (1995): Die Wirkung von Stickstoff auf *Elymus repens*, *Elymus pycnanthus* und ihren Hybriden an der schleswig-holsteinischen Westküste. Diplomarbeit Universität Kiel, 83 S.
- Heydemann, B. (1983/84): Das Ökosystem "Küsten-Salzwiese"- ein Überblick. *Faun.-ökol. Mitteilungen* 5, 249-279.
- Heydemann, B. (1985): The Relations between plants and phytopagous insects in the saltmarshes of Northwestern Europe. *Mitt. Dtsch. Allg. Angew. Ent.* 4, 243-247.
- Hopkins, B. (1955): The species-area relations of plant communities. *J. Ecol.* 43, 409-426.
- Horn, R. & Zhang, H. (1995): Bewertung von Vorlandbewirtschaftungsverfahren nach boden-physikalischen Kriterien, Abschlußbericht zum Forschungsvorhaben des Landesamtes für Wasserhaushalt und Küsten Schleswig-Holstein, 117 S.
- Hutchinson, G. E. (1957): Concluding remarks. *Cold Spring Harbor symposium on quantitative biology*, 22, 415-427.
- Irmler, U. & Heydemann, B. (1986): Die ökologische Problematik der Beweidung von Salzwiesen an der Niedersächsischen Küste - am Beispiel der Leybucht. Hannover Niedersächsisches Landesverwaltungsamt, Beiheft zur Schriftenreihe Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen 15, 115 S.
- Jakobsen B. (1954): The tidal area in South-Western Jutland and the process of the salt marsh formation. *Geografisk Tidsskrift* 53, 49-61.
- Jefferies, R. L., Davy, A. J. & Rudmik, T. (1979): The growth strategies of coastal halophytes In: Jefferies, R. L., Davy, A. J. (Hrsg.): *Ecological processes in coastal environments*. Blackwell, Oxford, 243-268.
- Jefferies, R. L. & Rudmik, T. (1991): Growth, reproduction and resource allocation in halophytes. *Aqua. Bot.* 39, 3-16.
- Jensen, A. (1985): The effect of cattle and sheep grazing on salt-marsh vegetation at Skallingen, Denmark. *Vegetatio* 60, 37-48.
- Jensen, A., Skovhus, K. & Svendsen, A. (1990): Effects of grazing by domestic animals on saltmarsh vegetation and soils, a mechanistic approach. In: C. H. Ovesen (Hrsg.):

- Saltmarsh management in the Wadden-Sea region. Ministry of the Environment, Denmark, 153-161.
- Kempf, N., Lamp, J. & Prokosch, P. (1987): Salzwiesen: Geformt von Küstenschutz, Landwirtschaft oder Natur? Husum Druck-und Verlagsgesellschaft, Husum, 476 S.
- Ketner, P. (1972): Primary production of salt marsh communities on the island of Terschelling in the Netherlands. Dissertation Universität Amsterdam.
- Kiehl, K. & Stock, M. (1994): Natur- oder Kulturlandschaft. Wattenmeersalzwiesen zwischen den Ansprüchen von Naturschutz, Küstenschutz und Landwirtschaft. In: Lozán, J., Rachor, E., Reise, K., Westernhagen, H. v. & Lenz, W. (Hrsg.): Warnsignale aus dem Wattenmeer. Blackwell, Berlin, 190-196.
- Kiehl, K., Eischeid, I., Gettner, S. & Walter, J. (1996): Impact of different sheep grazing intensities on salt-marsh vegetation in Northern Germany. *J. Veg. Sci.* 7, 99-106.
- Kiehl, K., Esselink, P. & Bakker, J. P. (1997): Nutrient limitation and plant-species composition in temperate salt marshes. *Oecologia* 111, 325-330.
- König, D. (1987): Historisches über Wattenmeer-Salzwiesen. In: Kempf, N., Lamp, J. & Prokosch, P. (Hrsg.): Salzwiesen: Geformt von Küstenschutz, Landwirtschaft oder Natur? Tagungsbericht 1 der Umweltstiftung WWF-Deutschland, Husum Druck- und Verlagsgesellschaft, Husum, 31-70.
- Köstler, E. & Krogoll, B. (1991): Auswirkungen von anthropogenen Nutzungen im Bergland - Zum Einfluß der Schafbeweidung. Berichte der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege 9, 74 S.
- Kolasa, J. & Pickett, T. A. (1991): Ecological Heterogeneity. *Ecological Studies* 86, 332 S.
- Kolasa, J. & Rollo, C. D. (1991): Introduction: The heterogeneity of heterogeneity: A glossary. In: Kolasa, J. & Pickett, T. A. (Hrsg.): Ecological Heterogeneity. *Ecological Studies* 86, 1-23.
- Koutstaal, B. P., Markusse, M. M. & de Munck, W. (1987): Aspects of seed dispersal by tidal movements. In: Huiskes, A. H. L., Blom, C. W. P. M. & Rozema, J. (Hrsg.): Vegetation between land and sea. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, 226-233.
- Kroons, H. de & Hutchings, M. J. (1995): Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *J. Ecol.* 83, 143-152.

- Kuntze, H., Roeschmann, G. & Schwerdtfeger, G. (1988): Bodenkunde. 4. erw. Auflage Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 568 S.
- Kutschera, L. & Lichtenegger E. (1992): Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen Band 2, Stuttgart, Jena, New York.
- Leendertse, P. C. (1995): Impact of nutrients and heavy metals on salt marsh vegetation in the Wadden Sea. Dissertation Universität Amsterdam, 160 S.
- Leps, J. & Stursa; J. (1989): Species-area curve, life history strategies and succession: a field test of relationships. *Vegetatio* 83, 249-257.
- Leps, J., Michálek, J. Kulisek, P. & Uhlik, P. (1995): Use of paired plots and multivariate analysis for the determination of goat grazing preference. *J. Veg. Sci.* 6, 37-42.
- Londo, G. (1975): De decimale schaal voor vegetatiekundige opnamen von permanente kwadraden. *Groteria* 7, 101-186.
- Lorenzen, D. (1996): Die Anwendung eines Geographischen Informationssystems in der Landschafts- und Konfliktanalyse im Naturschutzgebiet Beltringharder Koog an der Westküste Schleswig-Holsteins. Diplomarbeit Universität Kiel, 170 S.
- Lozán, J. L. (1992): Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg, 237 S.
- Meyer, H., Fock, H., Haase, A., Reinke, H. D. & Tulowitzki, I. (1995): Structure of the invertebrate fauna in saltmarshes of the Wadden Sea coast of Schleswig-Holstein influenced by sheep-grazing. *Helgoländer Meeresunters.* 49, 563-589.
- Meyer, H. & Reinke, H. D. (1995): Spezialisierung und räumlich-zeitliche Einnischung der Wirbellosenfauna in Salzwiesen. *Mitt. Dtsch. Ges. Angew. Ent.* 10, 485-490.
- Mierwald, U. & Beller, J. (1990): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen Schleswig-Holsteins. Landesamt für Naturschutz und Landschaftspflege Schleswig-Holstein (Hrsg.). Kiel, 44 S.
- Neuhaus, R. (1994): Mobile Dunes and eroding saltmarshes. *Helgoländer Meeresunters.* 48, 343-358.
- Olff, H., de Leeuw, J., Bakker, J. .P. & Platerink, R. J. (1992): Nitrogen accumulation, vegetation succession and geese herbivory during salt marsh formation on the Dutch island of Schiermonnikoog. In: Olff, H.: On the mechanisms of vegetation succession. Dissertation Universität Groningen, 212 S.

- Ovesen, C. H., Hrsg. (1990): Proceedings of the second trilateral working conference on saltmarsh management in the Wadden-Sea region. 10-13 October 1989, Rømø, Denmark. Ministry of Environment, 203 S.
- Pennings, S. C. & Callaway, R. M. (1992): Salt marsh plant zonation: The relative importance of competition and physical factors. *Ecology* 73, 681-690.
- Pigott, C. D. (1969): Influence of mineral nutrition on the zonation of flowering plants in coastal salt-marshes. In: Rorison, I. H. (Hrsg.): *Ecological aspects of the mineral nutrition of plants*. Blackwell, Oxford, 25-35.
- Pielou, E. C. & Routledge, R. D. (1976): Salt marsh vegetation: latitudinal gradients in the zonation patterns. *Oecologia* 24, 311-321.
- Pongratz, E. (1994): Nationalparke am Scheideweg. *Nationalpark* 2/94, 16-21.
- Raabe, E.-W. (1981): Über die Vegetation des Vorlandes an der östlichen Nordseeküste. Mitt. AG Geobot. Schleswig-Holstein u. Hamburg 31, 118 S.
- Ranwell, D. S. (1961): *Spartina* salt marshes in Southern England: I. The effects of sheep grazing at the upper limits of *Spartina* marsh in Bridgwater Bay. *J. Ecol.* 49, 325-340.
- Ranwell, D. S. (1968): Coastal marshes in perspective. *Univ. Strathclyde regional studies group Bull.* 9, 1-26.
- Reents, S. (1995): Vergleich von Gruppensystemen in den Vorländern der Groninger Festlandküste mit natürlichen Prielsystemen in vier Referenzgebieten. Diplomarbeit Universität Kiel, 104 S.
- Rejmánek, M. & Rosén, E. (1992): Influence of colonizing shrubs on species-area relationships in alvar plant communities. *J. Veg. Sci.* 3, 625-630.
- Reynders, J. J. (1983): Redoxvorgänge in Salzmarschböden. *Mittlg. Dtsch. Bodenk. Ges.* 38, 271-276.
- Richter, R. (1987): Pflanzensoziologisch-ökologische Untersuchungen am Weserästuar zwischen Bremerhaven und Darum unter besonderer Berücksichtigung der Abhängigkeit der Vegetation von den Salzgehalten des Bodens. Dissertation Universität Hannover, 300 S.
- Rodríguez, M. A., Brown, V. K. & Gómez-Sal, A. (1995): The vertical distribution of below-ground biomass in grassland communities in relation to grazing regime and habitat characteristics. *J. Veg. Sci.* 6, 63-72.

- Rozema, J. (1991): Growth, water and ion relationships of halophytic monocotyledonae and dictotyledonae; a unified concept. *Aqua. Bot.* 39, 17-33.
- Rozema, J. & Blom, B. (1977): Effects of salinity and inundation on the growth of *Agrostis stolonifera* and *Juncus gerardii*. *J. Ecol.* 65, 213-222.
- Salzman, A. G. & Parker, M. A. (1985): Neighbors ameliorate local salinity stress for a rhizomatous plant in a heterogenous environment. *Oecologia* 65, 273-277.
- Schachtschabel, P., Blume, H.-P., Brümmer, G., Hartge, K.-H. & Schwertmann, U. (1992): Lehrbuch der Bodenkunde. 13. Auflage. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart, 491 S.
- Scherfose, V. (1987): Pflanzensoziologische & ökologische Untersuchungen in Salzrasen der Nordseeinsel Spiekeroog. II. Bodenchemische Untersuchungen, Stickstoff-Netto-Mineralisation und Salzbelastung. *Tuexenia* 7, 173-198.
- Scherfose, V. (1993): Zum Einfluß der Beweidung auf das Gefäßpflanzen-Artengefüge von Salz- und Brackmarschen. *Z. Ökologie u. Naturschutz* 2, 201-211.
- Schlichting, E., Blume, H. P. & Stahr, K. (1995): Bodenkundliches Praktikum. Pareys Studentexte 81, Blackwell, Berlin, 295 S.
- Schmeisky, H. (1974): Vegetationskundliche und ökologische Untersuchungen in Strandrasen des Graswarders vor Heiligenhafen/Ostsee. Dissertation Universität Göttingen, 103 S.
- Schönenfeld, W. & Jensen, J. (1991): Anwendung der Hauptkomponentenanalyse auf Wasserstandszeitreihen von deutschen Nordseepegeln. *Küste* 53, 191-204.
- Scholten, M., Blaauw, P. A., Stroetenga, M. & Rozema, J. (1987): The impact of competitive interactions on the growth and distribution of plant species in salt marshes. In: Huiskes, A. H. L., Blom, C. W. P. M. & Rozema, J. (Hrsg.): *Vegetation between land and sea, structure and processes*. Geobotany 11, 270-283.
- Schwabe, A. & Kratochwil, A. (1984): Vegetationskundliche und blütenökologische Untersuchung in Salzrasen der Nordseeinsel Borkum. *Tuexenia* 4, 125-152.
- Shannon, C. E. (1949, deutsch 1976): Die mathematische Theorie der Kommunikation. In: Shannon, C. E. & Weaver, W.: *Mathematische Grundlagen der Informationstheorie*. München, Wien, Oldenbourg, 41-143.
- Shumway, S. W. & Bertness, M. D. (1992): Salt stress limitation of seedling recruitment in a salt marsh plant community. *Oecologia* 92, 490-497.

- Shumway, S. W. & Bertness, M. D. (1994): Patch size effects on marsh plant secondary succession mechanisms. *Ecology* 75 (2), 564-568.
- Srivastava, D. S. & Jefferies, R. L. (1995 a): Mosaics of vegetation and soil salinity: a consequence of goose foraging in an arctic salt marsh. *Can. J. Bot.* 73, 75-83.
- Srivastava, D. S. & Jefferies, R. L. (1995 b): The effect of salinity on the leaf and shoot demography of two arctic forage species. *J. Ecol.* 83, 421-430.
- Stark, J. M. (1994): Causes of soil nutrient heterogeneity at different scales. In: Caldwell, M. M. & Pearcy, R. W. (Hrsg.): *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*. Academic Press, San Diego, 255-284.
- StatSoft (1994): *Statistica 5.0* software package. StatSoft Inc., Tulsa (USA).
- Stelter, T. (1996): Untersuchung der Höhenveränderung in Salzwiesen bei unterschiedlichen Beweidungsintensitäten an der schleswig-holsteinischen Westküste. Eine neue GIS-gestützte Auswertungsmethode. Diplomarbeit Universität Kiel, 58 S.
- Stock, M. (1993): Salt marshes in Schleswig-Holstein: From a green towards a natural succession. *W. S. N. L.* 1993 (1), 11-14.
- Stock, M., Kiehl, K. & Reinke, H.-D. (1994): Salzwiesenschutz im Schleswig-Holsteinischen Wattenmeer. Grundlagen, Zielsetzung und bisherige Umsetzung. Abschlußbericht des Teilprojektes Ökosystemforschung A 6.3 „Schutz und Managementkonzept für Salzwiesen“. Forschungskennziffer 108 02 085/21, 126 S.
- Svendsen, A. & Blicher-Mathiesen, G. (1992): The role of trampling on ecophysiological conditions in grazed saltmarshes. *W. S. N. L.* 1992 (1), 17-21.
- Tischler, T., Mieth, A., Meyer, H., Reinke, H.-D., Tulowitzki, I., Fock, H. & Haase, A. (1994): Ökologie von Salzwiesenarten und Salzwiesenlebensgemeinschaften - Wirbellosenfauna. Abschlußbericht Ökosystemforschung Wattenmeer TV A 5.3 Bioindikatoren im Supralitoral (Wirbellosenfauna). Teilbericht B. UBA-Forschungsbericht 10802085/01, 63 S.
- Thienemann, A. (1939): *Grundzüge einer allgemeinen Ökologie*, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 19 S.
- Underwood, A. J. (1981): Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanogr. Mar. Ann. Rev.* 19, 513-605.
- Ungar, I. A. (1987): Population ecology of halophyte seeds. *Bot. Rev.* 53, 301-334.

- van der Maarel, E. (1988): Species diversity in plant communities in relation to structure and dynamics. In: During, H. J., Werger, M. J. A. & Willem, J. H. (Hrsg.): Diversity and pattern in plant communities. SPB Academic Publishing, The Hague, 1-14.
- van Diggelen, J. (1988): A comparative study on the ecophysiology of salt marsh halophytes. Free University Amsterdam, 208 S.
- Vestergaard, P. (1982): Horizontal variability of some soil properties within homogeneous stands of coastal salt meadow vegetation. Nord. J. Bot. 2, 343-351.
- Wagenitz, G. (1979): Compositae I. In: Conert, H. J., Hamann, H. J. U., Schultze-Motel, W. & Wagenitz, G. (Hrsg.): Hegi. Illustrierte Flora von Mitteleuropa VI (Teil 3), 63-67.
- Weihe, K. v. (1978a): Untersuchungen zur Ökologie von *Puccinellia maritima* (Huds.) Parl. (Temperatur und Meersalzwirkung). Beitr. Biol. Pflanzen 54, 145-163.
- Weihe, K. v. (1978b): Untersuchungen zur Ökologie von *Festuca rubra* L. ssp. *litoralis* (G. F. W. Meyer) Auquier (Temperatur und Meersalzwirkung). Beitr. Biol. Pflanzen 54, 125-143.
- Westhoff, V. (1985): Nature management in coastal areas of Western Europe. In: Beeftink, W. G., Rozema, J. & Huiskes, A. H. L. (Hrsg.): Ecology of coastal vegetation. Vegetatio 62, 523-532.
- Westhoff, V. (1987): Salt marsh communities of three West Friesian Islands, with some notes on their long-term succession during half a century. In: Huiskes, A. H. L., Blom, C. W. P. M. & Rozema, J. (Hrsg.): Vegetation between land and sea. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, 16-40.
- Wiggershaus, A. (1994): Zur Populationsbiologie von *Aster tripolium*. Diplomarbeit Universität Kiel, 123 S.
- Zentralstelle für die floristische Kartierung der Bundesrepublik Deutschland Nord (1993): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. Flor. Rundbriefe 3, 478 S.
- Zhang, H. & Horn, R. (1993): Untersuchungen zur Bewertung von Vorlandbewirtschaftungsverfahren nach bodenphysikalischen Kriterien. Zwischenbericht. Inst. f. Pflanzenernährung und Bodenkunde der Universität Kiel, Forschungs- und Technologiezentrum Westküste, Büsum, 34 S.

Anhang

Tabellen:

Tab. A1: Überflutungshäufigkeit in Abhängigkeit von der Höhe über NN im Sönke-Nissen-Koog- und im Friedrichskoog-Vorland

Tab. A2 - A5: Vegetationsaufnahmen der Dauerflächen im Sönke-Nissen-Koog-Vorland

Tab. A6 - A9: Vegetationsaufnahmen der Dauerflächen im Friedrichskoog-Vorland

Tab. A10: Bodenprofile entlang der beetübergreifenden Transekte A und J auf der Fläche SK I

Tab. A11: Typische Bodenfarben (nach Munsell-Farbtafel) in den Profilen der Transekte A und J auf der Fläche SK I

Abbildungen

Abb. A1: Gruppensystem des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes

Abb. A2: Gruppensystem des Friedrichskoog-Vorlandes

Abb. A3: Kleinräumige Variabilität der Chloridkonzentrationen und der Bodenwassergehalte bei unterschiedlicher Überflutungshäufigkeit und Höhe über NN im Sönke-Nissen-Koog-Vorland (Fläche SK I) im Mai und im September 1993

Abb. A4: Kartierung der kleinräumigen Verteilung von Pflanzenarten in verschiedenen Bereichen eines Beetes im Sönke-Nissen-Koog-Vorland fünf Jahre nach Beweidungsaufgabe (Fläche SK I)

Abb. A5: Kartierung der kleinräumigen Verteilung von Pflanzenarten im langjährig unbeweideten Vorland von Süderhafen (Fläche SH I) in verschiedenen Höhen über NN

Tab. A1: Überflutungshäufigkeit (Anzahl der Tidehochwasser/Jahr) in Abhängigkeit von der Höhe ü. NN im Sönke-Nissen-Koog-und Friedrichskoog-Vorland, berechnet aus Pegeldaten (Friedrichskoog-Hafen und Bordelumer Außensiel bzw. Sönke-Nissen-Siel)

Höhe [cm]	Friedrichskoog					Sönke-Nissen-Koog				
	1989	1990	1991	1992	1993 (bis Okt.)	1989	1990	1991	1992	1993 (bis Okt.)
160	303	314	236	278	198	326	340	202	270	188
161	298	305	231	273	196	319	332	199	263	178
162	288	301	222	265	186	306	326	193	255	172
163	279	296	218	264	180	296	317	189	252	166
164	269	291	213	256	176	281	312	181	244	160
165	259	286	208	250	168	272	308	178	235	152
166	252	282	205	245	165	260	292	168	230	147
167	245	274	202	237	162	252	285	161	226	142
168	240	269	193	229	154	240	277	160	218	138
169	235	261	186	228	150	236	271	154	208	134
170	229	250	179	223	140	232	264	148	204	127
171	220	244	171	215	134	227	259	146	201	123
172	214	235	161	208	129	217	248	142	197	117
173	205	228	157	200	126	211	241	140	191	117
174	197	221	151	191	122	197	234	135	184	113
175	195	216	145	184	120	189	224	131	178	106
176	188	208	141	181	116	183	215	125	173	102
177	180	204	138	175	115	177	208	123	165	100
178	171	200	134	169	114	173	203	120	154	98
179	167	194	130	162	110	169	198	116	154	91
180	159	188	128	154	109	160	190	114	151	89
181	155	186	125	150	105	157	189	113	143	88
182	149	180	121	143	98	155	186	110	139	85
183	146	178	118	137	96	150	181	108	132	82
184	141	174	113	134	91	139	177	105	127	77
185	137	171	108	129	89	133	170	100	120	76
186	132	162	104	127	82	127	161	99	115	74
187	132	157	100	121	81	119	156	98	108	71
188	127	153	96	115	79	116	152	96	100	67
189	120	148	95	112	75	114	147	92	97	65
190	119	142	93	110	72	111	144	90	93	64
191	115	141	90	110	71	108	144	87	93	61
192	107	139	88	107	71	102	143	84	91	61
193	103	136	87	105	70	99	138	80	88	60
194	97	133	84	101	68	91	135	78	87	60
195	94	130	82	95	67	89	131	77	82	56
196	87	128	81	90	65	89	128	74	80	54
197	81	125	80	89	64	86	125	73	77	52
198	76	124	78	84	60	84	123	69	73	49
199	70	121	77	80	58	81	123	67	69	49
200	67	117	74	75	58	77	121	63	66	47
201	66	115	73	72	58	72	119	60	65	45
202	65	113	68	68	56	68	117	58	63	45
203	62	113	67	68	54	65	117	55	62	42
204	61	109	62	65	54	63	114	55	60	41
205	59	108	61	61	53	61	111	53	59	40
206	58	106	59	58	53	58	109	52	59	40
207	56	105	58	56	53	58	106	51	59	40
208	54	103	57	54	51	57	103	50	55	40
209	52	98	56	52	48	56	102	48	54	39
210	51	98	56	50	47	52	99	48	51	38
211	49	97	54	50	46	51	96	47	49	36
212	46	96	53	48	42	49	93	47	49	36
213	43	95	53	48	42	46	91	46	48	36
214	43	92	51	47	41	46	88	46	45	35
215	41	90	51	46	40	46	88	46	44	35
216	41	87	48	43	36	44	87	44	44	34
217	40	87	48	43	36	42	85	43	42	33
218	39	86	47	41	36	40	84	42	41	33
219	36	82	47	38	36	39	83	40	37	32
220	32	81	45	35	36	34	80	40	35	32

Fortsetzung Tab. A1

Höhe [cm]	Friedrichskoog					Sönke-Nissen-Koog				
	1989	1990	1991	1992	1993 (bis Okt.)	1989	1990	1991	1992	1993 (bis Okt.)
221	31	80	43	35	35	33	80	39	35	32
222	31	77	43	35	34	32	79	39	33	32
223	30	76	43	33	34	30	79	38	33	32
224	29	75	41	32	34	29	76	37	33	31
225	28	73	40	32	33	28	75	36	33	31
226	27	70	37	31	32	28	69	34	32	31
227	27	70	34	30	31	25	68	34	30	28
228	26	68	33	30	31	25	67	34	28	28
229	26	67	32	30	30	25	66	33	28	28
230	24	65	32	30	29	24	65	30	26	28
231	24	64	32	29	29	21	65	30	26	28
232	24	61	31	29	29	21	62	29	26	28
233	24	61	31	29	29	21	62	29	26	27
234	23	61	30	28	28	19	61	28	26	27
235	23	60	30	28	27	19	60	26	24	27
236	22	59	30	26	26	19	57	25	24	25
237	20	58	29	26	26	19	57	25	24	25
238	20	58	28	26	26	19	57	24	23	25
239	19	58	26	24	26	19	55	23	23	25
240	18	58	26	23	26	19	53	22	22	25
241	18	58	23	21	25					
242	18	56	23	21	25					
243	17	54	23	21	24					
244	16	54	21	21	24					
245	16	52	21	21	24					
246	15	50	21	21	24					
247	15	50	21	20	24					
248	14	48	21	20	23					
249	14	48	19	20	23					
250	14	47	19	20	23					
251	14	46	18	18	23					
252	13	46	18	18	23					
253	13	45	16	18	22					
254	13	44	15	17	22					
255	12	43	15	15	22					
256	12	43	14	15	19					
257	12	43	14	15	19					
258	12	43	13	15	19					
259	12	41	13	15	19					
260	11	41	13	15	19					
261	11	41	13	14	19					
262	11	39	13	14	17					
263	11	39	13	13	17					
264	11	36	13	13	17					
265	10	36	13	12	17					
266	10	36	13	12	16					
267	10	35	13	12	16					
268	10	34	13	12	16					
269	10	34	13	10	16					
270	10	32	13	10	16					

Tab. A 2:
SNK 1989 - 1992, Parzelle Nr.3; 0,0 SE/ha
Vegetationsaufnahmen der Dauerflächen (Mittelwerte, n=5, Watt: n=4)

Lfd. Nr.	1	1	1	1	2	2	2	2	3	3	3
Parzelle Nr.	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
Schafeinheiten/ha	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Größe (m ²)	5	5	5	5	5	5	5	5	4	4	4
Lage	Deich	Deich	Deich	Deich	Mitte	Mitte	Mitte	Mitte	Watt	Watt	Watt
Jahr	1989	1990	1991	1992	1989	1990	1991	1992	1989	1990	1991
Gesamtdeckung (%)	98	97	98	92	98	83	91	90	98	90	91
Wuchshöhe (cm)	19	19	19	21	22	23	28	28	20	21	23
Artenzahl	7	9	7	7	6	7	7	6	5	6	6
<i>Elymus pycnanthus</i>											
<i>Festuca rubra</i>	8,4	16,8	18								
<i>Puccinellia maritima</i>	86,8	82	73,6	50	98	56	73,6	56	94	75	67,5
<i>Spartina anglica</i>										0,75	6
<i>Artemisia maritima</i>						2,2	4,8	20	20,4		
<i>Glaux maritima</i>						0,8	2	3,4	10,4		
<i>Halimione portulacoides</i>	2,2	6,6	18,4								
<i>Limonium vulgare</i>											
<i>Plantago maritima</i>	0,2	0,2									
<i>Spergularia maritima</i>	1,6	1,8	2,4	1,2	0,4	0,4	0,6				
<i>Triglochin maritimum</i>											
<i>Aster tripolium</i>	2,6	2,6	7,6	22	4,6	6,6	8,8	6,4	2	4,25	23
<i>Atriplex prostrata</i>		0,2	1	1							
<i>Salicornia europaea</i>	0,6	0,8				1	0,6		0,25	1,25	0,5
<i>Suaeda maritima</i>	8,4	36	6	4,2	24,8	38	10,4	10,4	21	35	7,75

Tab. A 3:
SNK 1989 - 1992, Parzelle Nr.5; 0,5 SE/ha
Vegetationsaufnahmen der Dauerflächen (Mittelwerte n=5, Watt: n=4)

Lfd. Nr.	4	4	4	4	5	5	5	5	6	6	6
Parzelle Nr.	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Schafeinheiten/ha	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
Größe (m ²)	5	5	5	5	5	5	5	5	4	4	4
Lage	Deich	Deich	Deich	Deich	Mitte	Mitte	Mitte	Watt	Watt	Watt	Watt
Jahr	1989	1990	1991	1992	1989	1990	1991	1992	1989	1990	1991
Gesamtdickung (%)	98	82	94	94	98	90	96	95	98	93	97
Wuchshöhe (cm)	12	13	12	12	17	18	19	19	20	20	28
Artenzahl	7	6	8	8	7	7	7	8	7	7	6
<i>Elymus pycnanthus</i>							0,2				
<i>Festuca rubra</i>	1,2	8,4	9	10	18,8	22	34,4	28,4			
<i>Puccinellia maritima</i>	93,2	74	80	74	69,6	40	56	32,2	77,5	65	77,5
<i>Spartina anglica</i>											
<i>Artemisia maritima</i>											
<i>Glaux maritima</i>											
<i>Halimione portulacoides</i>	0,2		0,2	0,6	0,4	4	6	18	0,25	1	3,25
<i>Limonium vulgare</i>											
<i>Plantago maritima</i>	0,2	0,6	1,2	0,6	0,2	0,4	0,2	0,2	0,75	1	0,75
<i>Spergularia maritima</i>											
<i>Triglochin maritimum</i>	0,8	0,8	1,6	2	0,2	1,2	2,2	4	1,25	13	12,5
<i>Aster tripolium</i>											
<i>Atriplex prostrata</i>											
<i>Salicornia europaea</i>	1	1,4	1,2	0,8	1	1,4	0,8	0,8	0,25	1,25	0,75
<i>Suaeda maritima</i>	18,8	6,8	16,4	20,4	22,8	42	9,2	21,2	35,5	35	2,5

Tab. A 4:

SNK 1989 - 1992, Parzelle Nr.2; 1,0 SE/ha
Vegetationsaufnahmen der Dauerflächen (Mittelwerte, n=5)

Lfd. Nr.	7	7	7	7	8	8	8	9	9	9
Parzelle Nr.	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Schafeneinheiten/ha	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
Größe (m ²)	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Lage	Deich	Deich	Deich	Deich	Mitte	Mitte	Mitte	Watt	Watt	Watt
Jahr	1989	1990	1991	1992	1989	1990	1991	1989	1990	1992
Gesamtdickung (%)	98	87	94	83	98	87	87	97	79	89
Wuchshöhe (cm)	10	12	9	10	9	12	11	9	10	11
Artenzahl	5	6	7	7	6	5	6	7	8	8
<i>Elymus pycnanthus</i>										
<i>Festuca rubra</i>										
<i>Puccinellia maritima</i>	98	83,6	90	70	86	82	74	90	72	84
<i>Spartina anglica</i>	0,4	0,2	0,6	0,4					0,2	0,2
<i>Artemisia maritima</i>										
<i>Glaux maritima</i>										
<i>Halimione portulacoides</i>										
<i>Limonium vulgare</i>										
<i>Plantago maritima</i>										
<i>Spergularia maritima</i>	0,2	0,4	0,4	0,2	0,2	0,4	0,4	1	0,8	1,6
<i>Triglochin maritimum</i>								1	1,4	1
<i>Aster tripolium</i>	0,4	1,4	1,2	1,6	1	1,4	1,2	1,6	1,2	1,4
<i>Atriplex prostrata</i>										
<i>Salicornia europaea</i>	10,8	22	5,6	5	7,2	12	7,6	5,2	10,8	9,2
<i>Suaeda maritima</i>	3,2	24	12	28	24	32	24	44	7,2	14

Tab. A 5:

SNK 1989 - 1992, Parzelle Nr.1; 3,4 SE/ha
Vegetationsaufnahmen der Dauerflächen (Mittelwerte n=4, Watt: n=5)

Lfd. Nr.	13	13	13	13	14	14	14	14	15	15	15
Parzelle Nr.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Schafeinheiten/ha	3,4	3,4	3,4	3,4	3,4	3,4	3,4	3,4	3,4	3,4	3,4
Größe (m ²)	4	4	4	4	4	4	4	4	5	5	5
Lage	Deich	Watt	Watt	Watt							
Jahr	1989	1990	1991	1992	1989	1990	1991	1992	1989	1990	1991
Gesamtdickung (%)	95	78	79	79	98	76	88	84	96	74	77
Wuchshöhe (cm)	7	9	7	6	9	11	9	7	8	10	4
Artenzahl	6	5	6	6	7	7	8	8	6	6	7
<i>Elymus pycnanthus</i>											
<i>Festuca rubra</i>											
<i>Puccinellia maritima</i>	75	72,5	77,5	70	80	67,5	80	67,5	82	64	0,2
<i>Spartina anglica</i>											
<i>Artemisia maritima</i>											
<i>Glaux maritima</i>											
<i>Halimione portulacoides</i>	0,25		0,25	0,25	0,5	0,5	0,5	0,75	0,5	0,4	0,4
<i>Limonium vulgare</i>											
<i>Plantago maritima</i>											
<i>Spergularia maritima</i>	0,5	0,5	0,25	0,25	0,25	0,5	0,5	0,5	0,2	0,2	0,4
<i>Triglochin maritimum</i>											
<i>Aster tripolium</i>	0,5	0,75	1	1	0,75	1	1	1	0,2	0,4	0,4
<i>Atriplex prostrata</i>											
<i>Salicornia europaea</i>	20	47,5	17,5	25	10	17,5	8,5	14	18	18,4	22,4
<i>Suaeda maritima</i>	2	7	2,5	5	22,5	20	22,5	32,5	2,4	8,8	12,8

Tab. A 6:

FK 1989 - 1992, Parzelle Nr. 1; 0,0 SE/ha
Vegetationsaufnahmen der Dauerflächen

Tab. A 7:

FK 1989 - 1992, Parzelle Nr.2; 0,5 SE/ha
Vegetationsaufnahmen der Dauerflächen (Mittelwerte, n=4)

Lfd. Nr.	59	59	59	59	61	61	61
Parzelle Nr.	2	2	2	2	2	2	2
Schafeinheiten/ha	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
Größe (m ²)	4	4	4	4	4	4	4
Lage	Deich	Deich	Deich	Deich	Mitte	Mitte	Mitte
Jahr	1989	1990	1991	1992	1989	1990	1992
Gesamtdeckung (%)	100	98	98	92	90	70	94
Wuchshöhe (cm)	6	14	13	5	10	9	11
Artenzahl	8	9	9	4	3	5	5
<i>Agrostis stolonifera</i>	10,5	5,5	12	12	-	-	-
<i>Festuca rubra</i>	94	92	82,5	65	-	-	-
<i>Puccinellia maritima</i>	0,75	0,75	0,5	0,5	82,5	57,5	90
<i>Spartina anglica</i>	-	-	-	-	1	1,25	2,75
<i>Juncus geradii</i>	1,5	1,75	1,5	1,25	-	-	-
<i>Armeria maritima</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aster tripolium</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Glaux maritima</i>	1	10	17,5	8,5	-	-	-
<i>Plantago maritima</i>	0,25	1,5	1	1	-	-	-
<i>Salicornia europaea</i>	0,5	1	0,25	1,25	15	17,5	4,25
<i>Spergularia maritima</i>	1,75	4	4,5	9,5	0,25	0,75	0,25
<i>Suaeda maritima</i>	-	1	0,5	0,25	-	-	2,5
<i>Triglochin maritimum</i>	-	-	-	-	-	-	6

Tab. A8: FK 1989 - 1992, Parzelle Nr.3; 1,0 SE/ha
Vegetationsaufnahmen der Dauerflächen (Mittelwerte, n=5, Deich: n=4)

Tab. A 9:

FK 1989 - 1992, Parzelle Nr. 5; 3,4 SE/ha

FK 1989 - 1992, Parzelle Nr.5; 3,4 SE/ha
Vegetationsaufnahmen der Dauerflächen (Mittelwerte n=4)

Lfd. Nr.	71	71	71	71	71	71	71	71
Parzelle Nr.	69	69	69	69	69	69	69	69
Schafeinheiten/ha	5	5	5	5	5	5	5	5
Größe (m ²)	3,4	3,4	3,4	3,4	3,4	3,4	3,4	3,4
Lage	Deich							
Jahr	1989	1990	1991	1992	1989	1990	1992	1989
Gesamtdeckung (%)	94	100	97	97	99	80	77	92
Wuchshöhe (cm)	5	8	6	3	4	4	3	4
Antenzahl	6	6	6	7	9	7	10	4
<i>Agrostis stolonifera</i>	12,5	22,5	10	10	0,25	0,25	0,5	0,5
<i>Festuca rubra</i>	87,5	77,5	72,5	90	40	37,5	30	30
<i>Puccinellia maritima</i>					45	42,5	45	48,5
<i>Spartina anglica</i>					0,25	0,25	0,25	0,25
<i>Juncus gerardii</i>	1	1,75	2,75	1,25				
<i>Armeria maritima</i>	5,5	5,5	4	2,5	0,25		0,5	
<i>Aster tripolium</i>	2	15	22,5	6	1,25	1,5	2,5	
<i>Glaux maritima</i>								
<i>Plantago maritima</i>	1	1	1,25	1,5			0,75	
<i>Salsiccia europaea</i>								
<i>Spergularia maritima</i>								
<i>Suaeda maritima</i>					0,5	3	2,25	4
<i>Triglochin maritimum</i>						0,25	0,5	0,75

Tab. A10:

Bodenprofile entlang der beetübergreifenden Transekte A und J (s. 5.2.1.2) auf der Fläche SK I in der unbeweideten Parzelle des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes (Lage der Einzelprofile s. Abb. 9). Die Bodenfarben sind zusammenfassend in Tab. A11 dargestellt

	Bodentiefe [cm]	Horizont	Bodenart	Durchwurzelung	Oxidationsflecken	FeS-Flecken	Bemerkung
A1	0-6	Ah	tL	sehr stark durchwurzelt			
	6-19	Gro	tL	durchwurzelt	5-10 %		
	19-31	Go	tL	schwach durchwurzelt	30 %		
	31-36	Gor	tL	einzelne Wurzeln	< 5 %	< 5 %	
	36-66	Gr 1	IT				80 % schwarz
	66-120	Gr 2	IT				100 % schwarz
A2	0-13	Ah	tL	sehr stark durchwurzelt			
	13-56	Go	tL	stark durchwurzelt	50 %		5 % Feinsandbänder (1-3 mm)
	56-65	Gro 1	tL	durchwurzelt	5-10 %		
	65-72	Gro 2	tL		5-10 %		
	72-90	Gor	tL		< 5 %	5 %	
	90-120	Gr	tL				70 % schwarz
A3	0-12	Ah	tL	sehr stark durchwurzelt			
	12-44	Go	tL	stark durchwurzelt	50 %		5% Feinsandbänder (1-3 mm)
	44-52	Gro 1	tL	durchwurzelt	5-10 %		
	52-67	Gro 2	tL		5-10%		
	67-90	Gor	tL		< 5 %	5 %	
	90-120	Gr	tL				70 % schwarz

	Bodentiefe [cm]	Horizont	Bodenart	Durchwurzelung	Oxidations-flecken	FeS-Flecken	Bemerkung
A4	0-10	Ah	tL	sehr stark durchwurzelt			
	10-54	Go 1	tL	durchwurzelt	40 %		5 % Schluff u. Feinsandbänder
	54-56	Go 2	fS	durchwurzelt	30 %		5 % Tonbänder
	56-75	Go 3	IT		25 %		
	75-88	Go 4	tL		35 %		
	88-99	Gr 1	IT			40 %	grau, mit schwarzen Flecken
	99-120	Gr 2	IT				97 % schwarz
A5	0-9	Ah	tL	sehr stark durchwurzelt	10 %		
	9-30	Go 1	tL	stark durchwurzelt	40 %		3 % Schluff- u. Feinsandbänder
	30-60	Go 2	tL	durchwurzelt	20 %		
	60-80	Go 3	tL		20 %	< 5 %	3 % Schluff- u. Feinsandbänder
	80-98	Go 4	tL		30 %		
	98-103	Go 5	S		40 %		Feinsand, 20 % Bänder aus tL
	103-108	Gr	tL			10 %	grau
	108-120	Gr	tL				60 % schwarz
A6	0-1	Ah	tL	sehr stark durchwurzelt			
	1-11	Go 1	tL	sehr stark durchwurzelt	25 %		
	11-17	Go 2	tL	stark durchwurzelt	7 %		alter Ah; viel org. Substanz
	17-57	Go 3	tL	durchwurzelt	30 %		10 % Feinsandbänder
	57-66	Go 4	IT		30 %		
	66-70	Go 5	uS		60 %		
	70-80	Gor 1	tL		< 5 %		
	80-85	Gor 2	uS		< 5 %	< 5 %	
	85-120	Gr	tL			40 %	Muschelschalenreste; grau, mit schwarzen Flecken

	Bodentiefe [cm]	Horizont	Bodenart	Durchwurzelung	Oxidationsflecken	FeS-Flecken	Bemerkung
A7	0-8	Ah	tL	sehr stark durchwurzelt			
	8-18	Go 1	lU	stark durchwurzelt	30 %		einzelne Manganflecken
	18-23	Go 2	tL	stark durchwurzelt	30 %		alter Ah; viel org. Substanz
	23-27	Go 3	tL	stark durchwurzelt	40 %		
	27-30	Go 4	lU	stark durchwurzelt	30 %		
	30-60	Go 5	tL	durchwurzelt	20 %		Muschelschalenreste
	60-91	Go 6	tL		12 %		
	91-102	Go 7	tL		30 %		
	102-105	Gr	fS				grau
A8	105-120	Gr	sU				80 % schwarz
	0-9	Ah	tL	sehr stark durchwurzelt			
	9-50	Go 1	tL	stark durchwurzelt	30 %		30 % Schluff- u. Feinsandbänder
	50-58	Go 2	tL	durchwurzelt	25 %		
	58-66	Go 3	tL	einzelne Wurzeln	40 %		10 % Schluff- u. (1-3 mm) Feinsandbänder
	66-103	Gro	tL		5-10%		Muschelschalenreste
A9	103-120	Gr	tL				10 % Schluff- und Feinsandbänder (1-3 mm)
	0-10	Ah	tL	sehr stark durchwurzelt			
	10-65	Go	tL	bis 35 cm stark durchwurzelt, ab 35 cm durchwurzelt	35 %		5 % Schluff- u. Feinsandbänder (1 mm)
	65-95	Gro	tL		8 %		
	95-103	Gor	uL		< 5 %		
	103-110	Gr 1	uL			5 %	grau mit schwarzen Flecken; 10 % Tonbänder
	110-120	Gr 2	sT				40 % schwarz

	Bodentiefe [cm]	Horizont	Bodenart	Durchwurzelung	Oxidationsflecken	FeS-Flecken	Bemerkung
A10	0-11	Ah	tL	sehr stark durchwurzelt			
	11-88	Go	tL	bis 40 cm stark durchwurzelt, ab 40 cm durchwurzelt	30 %		
	88-93	Gor	tL		35 %		
	93-102	Gr 1	tL			5 %	grau, mit schwarzen Flecken
	102-120	Gr 2	tL				70 % schwarz
A11	0-15	Go 1	IT				Gruppe
	15-39	Go 2	IT				teilweise feste Eisenoxidkrusten
	39-100	Gr	IT				90 % schwarz
J1	0-3	Ah/Go	IT	sehr stark durchwurzelt	30 %		
	3-11	Go	IT	sehr stark durchwurzelt	50 %		
	11-21	Gr 1	IT			45 %	grau, mit schwarzen Flecken
	21-120	Gr 2	IT				98 % schwarz
J2	0-12	Ah	tL	sehr stark durchwurzelt			
	12-32	Go 1	tL	stark durchwurzelt	25 %		15 % Schluff- u. Feinsandbänder (1-2 mm)
	32-61	Go 2	tL	durchwurzelt	35 %		
	61-72	Gor	IT		< 5 %		
	72-103	Gr 1	IT			40 %	grau, mit schwarzen Flecken
	103-120	Gr 2	IT				98 % schwarz

	Bodentiefe [cm]	Horizont	Bodenart	Durchwurzelung	Oxidationsflecken	FeS-Flecken	Bemerkung
J3	0-10	Ah	tL	sehr stark durchwurzelt			
	10-48	Go 1	tL	stark durchwurzelt	20 %		5 % Schluff- u. Feinsandbänder (1-2 mm)
	48-60	Go 2	tL	einzelne Wurzeln	35 %		
	60-71	Go 3	IT	einzelne Wurzeln	35 %		
	71-74	Go 4	tS		35 %		
	74-88	Go 5	tL		50 %		5 % Sandbänder (1-3 mm)
	88-95	Gro	tL		12 %		
	95-107	Gr 1	tL			30 %	grau, mit schwarzen Flecken; Muschelschalenreste
	107-120	Gr 2	IT				98 % schwarz
J4	0-10	Ah	tL	stark durchwurzelt			
	10-46	Go 1	tL	bis 30 cm stark durchwurzelt, ab 30 cm einzelne Wurzeln	20 %		
	46-48	Go 2	IT	einzelne Wurzeln	20 %		
	48-50	Go 3	fS	einzelne Wurzeln	35 %		10 % Tonbänder (1 mm)
	50-66	Go 4	tL		35 %		
	66-91	Go 5	IT		35 %		
	91-100	Gr 1	tL				50 % schwarz
	100-120	Gr 2	tL				95 % schwarz

	Bodentiefe [cm]	Horizont	Bodenart	Durchwurzelung	Oxidationsflecken	FeS-Flecken	Bemerkung
J5	0-9	Ah/Go	tL	sehr stark durchwurzelt	20 %		
	9-28	Go 1	tL	stark durchwurzelt	35 %		15 % Schluff- u. Feinsandbänder
	28-31	Go 2	IT	stark durchwurzelt	35 %		
	31-46	Go 3	tL	stark durchwurzelt	30 %		
	46-60	Go 4	tL	einzelne Wurzeln	20 %		20 % Schluff- u. Feinsandbänder
	60-73	Go 5	IT	einzelne Wurzeln	20 %		
	73-80	Go 6	IU		30 %		10 % Ton- u. Feinsandbänder
	80-90	Go 7	IT		30 %		
	90-109	Go 8	tL		35 %		Feinsandbänder (10-20 mm)
	109-115	Gr 1	tL			3 %	grau, mit schwarzen Flecken
	115-120	Gr 2	tL				98 % schwarz
J6	0-13	Ah (Go)	tL	sehr stark durchwurzelt	35 %		ehemaliger Gruppenaushub
	13-26	Go 1	uL	stark durchwurzelt	20 %		alter Ah, viel org. Substanz
	26-30	Go 2	IT	stark durchwurzelt	30 %		ehemaliger Aushub
	30-54	Go 3	tL	einzelne Wurzeln	15 %		15 % Schluff- u. Feinsandbänder
	54-57	Go 4	tL	einzelne Wurzeln	50 %		
	57-70	Go 5	tL	einzelne Wurzeln	35 %		10 % Schluff- u. Feinsandbänder
	70-96	Go 6	IT		35 %		5 % Feinsandbänder und -linsen
	96-102	Gr 1	uS				grau
	102-108	Gr 2	fS/IT				abwechselnd Klumpen aus Feinsand und lehmigem Ton; grau
	108-120	Gr 3	IT				95 % schwarz

	Bodentiefe [cm]	Horizont	Bodenart	Durchwurzelung	Oxidationsflecken	FeS-Flecken	Bemerkung
J7	0-12	Ah	tL	sehr stark durchwurzelt			
	12-23	Go 1	uL	stark durchwurzelt	25 %		
	23-27	Go 2	tL	stark durchwurzelt	30 %		
	27-30	Go 3	IT	stark durchwurzelt	40 %		
	30-32	Go 4	IU	durchwurzelt	30 %		
	32-66	Go 5	tL	durchwurzelt	30 %		
	66-82	Go 6	IT		20 %		
	82-89	Go 7	fS		30 %		
J8	89-102	Gr 1	tL			10 %	10 % Feinsandbänder, grau mit schwarzen Flecken
	102-120	Gr 2	tL				95 % schwarz
J9	0-12	Ah	tL	sehr stark durchwurzelt			
	12-60	Go 1	tL	bis 35 cm stark durchwurzelt, bis 50 cm einzelne Wurzeln	35 %		
	60-83	Go 2	IT		30 %		
	83-93	Gr 1	IT				dunkelgrau
	93-120	Gr 2	IT				70 % schwarz
J9	0-11,5	Ah	tL	sehr stark durchwurzelt			
	11,5-54	Go 1	tL	stark durchwurzelt	30 %		10 % Schluff- u. Feinsandbänder (1-3 mm)
	54-74	Go 2	IT	einzelne Wurzeln	35 %		5 % Feinsandbänder
	74-86	Gr 1	IT			5 %	grau, mit schwarzen Flecken
	86-100	Gr 2	IT			35 %	grau, mit schwarzen Flecken
	100-120	Gr 3	IT				95 % schwarz

	Bodentiefe [cm]	Horizont	Bodenart	Durchwurzelung	Oxidationsflecken	FeS-Flecken	Bemerkung
J10	0-12	Ah	tl	stark durchwurzelt			
	12-64	Go	tl	bis 35 cm stark durchwurzelt, bis 60 cm durchwurzelt	35 %		
	64-85	Gor	IT		< 5 %		
	85-95	Gr 1	IT			20 %	grau, mit schwarzen Flecken
	95-115	Gr 2	IT				90 % schwarz
J11	0-12	Ah	IT	stark durchwurzelt			
	12-48	Go	IT	schwach durchwurzelt	35 %		
	48-59	Gor	IT		5 %		
	59-120	Gr	IT				90 % schwarz

Tab. A11:

Typische Bodenfarben (nach Munsell-Farbtafel) in den Profilen der Transekten A und J auf der Fläche SK I (s. Tab A10, 5.2.1.2)

Horizont	Farben
Ah	2,5 Y 3/3
	5 Y 3/2
Go	5 Y 4/1
	5 Y 5/1
	5 Y 6/1
Gr	2,5 Y 2/0
	2,5 Y 3/0
	2,5 Y 4/0
Gor	7,5 YR 4/0
	2,5 YR 4/0
	5 Y 4/1
Oxidationsflecken	2,5 Y 6/4
	7,5 YR 4/6
	10 YR 5/8
	5 YR 4/6
	2,5 Y 2/0
FeS-Flecken / Schwarze Flecken	
Sandbänder / Linsen	2,5 Y 6/0
	5 Y 6/1



Abb. A 1:
Gruppensystem des Sönke-Nissen-Koog-Vorlandes

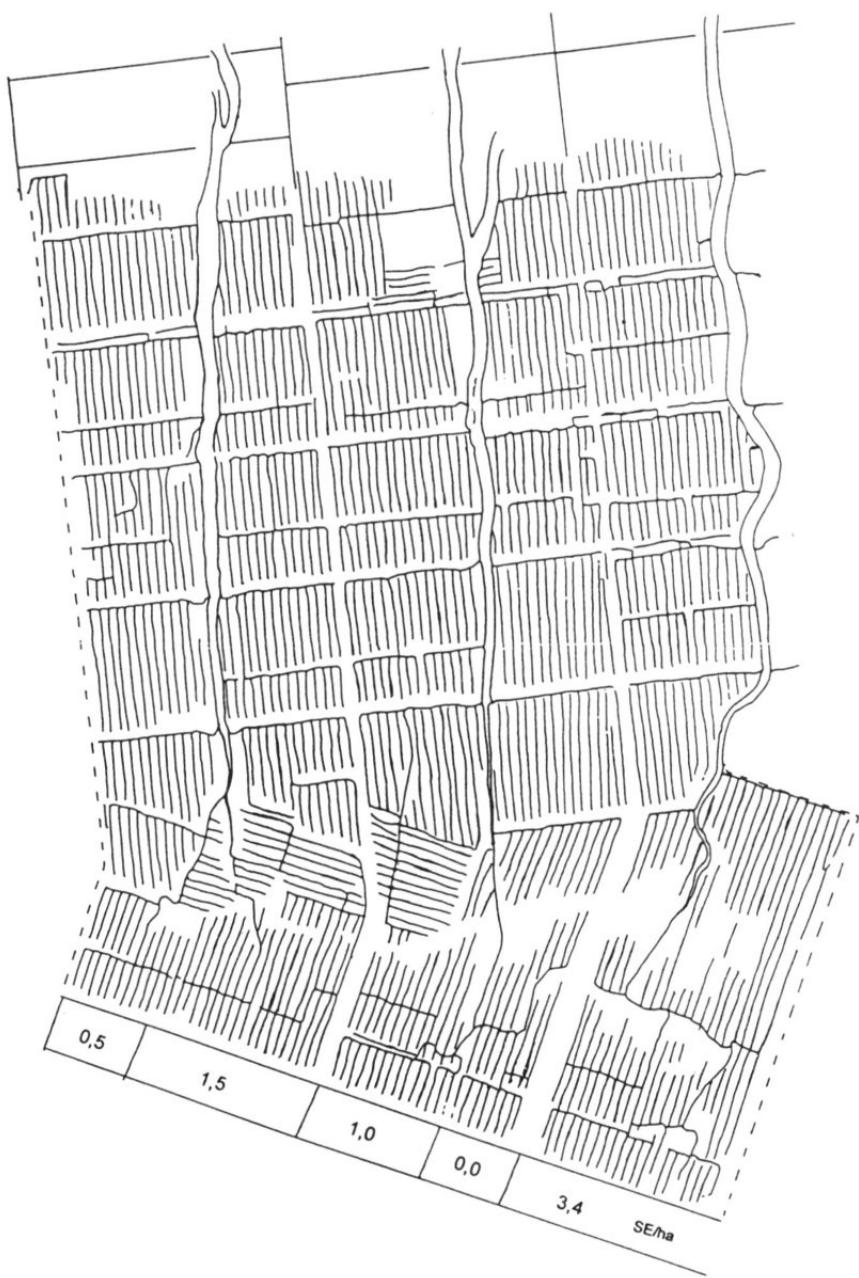
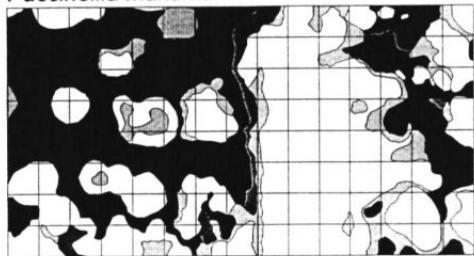


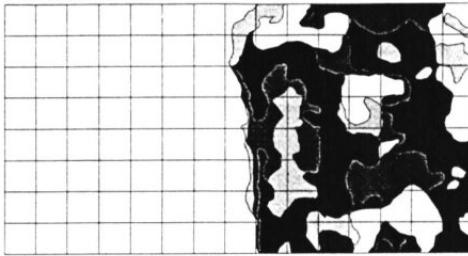
Abb. A 2:
Gruppensystem des Friedrichskoog-Vorlandes

Gräser

Puccinellia maritima

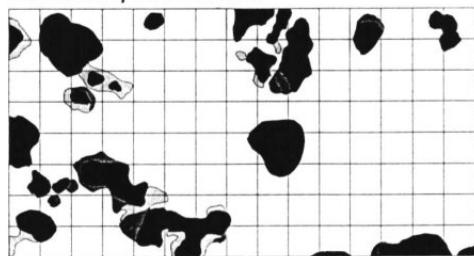


Festuca rubra

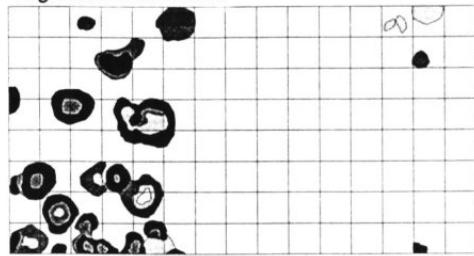


Mehrjährige Kräuter / Halbsträucher

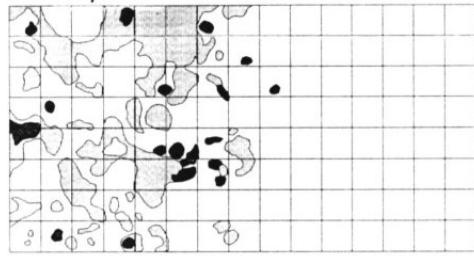
Halimione portulacoides



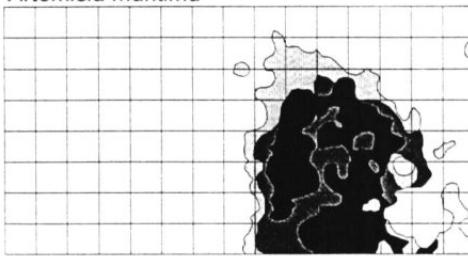
Triglochin maritimum



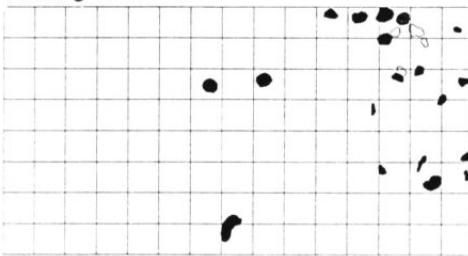
Aster tripolium



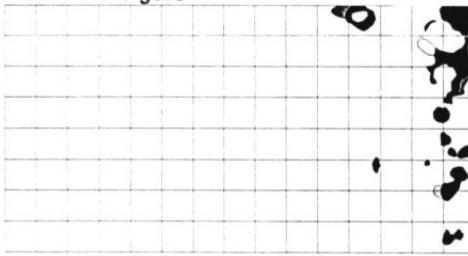
Artemisia maritima



Plantago maritima

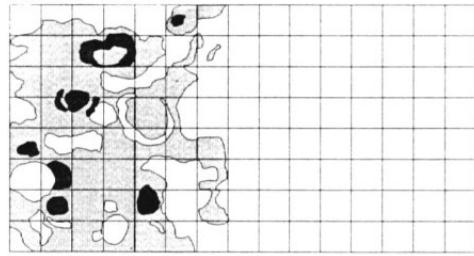


Limonium vulgare

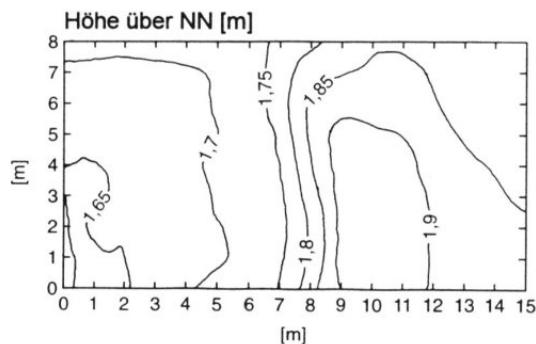
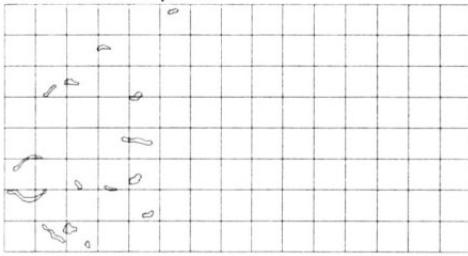


Einjährige

Suaeda maritima



Salicornia europaea

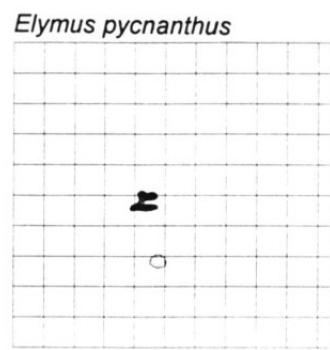
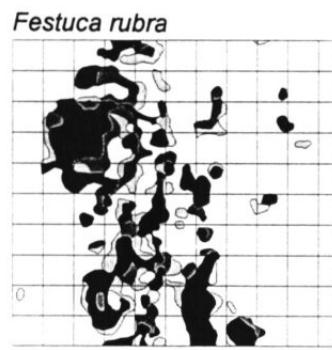
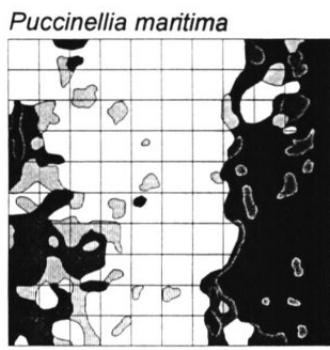


- < 10 % Deckung
- 10 - 25 % Deckung
- 26 - 50 % Deckung
- > 50 % Deckung

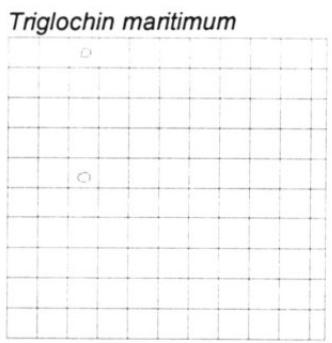
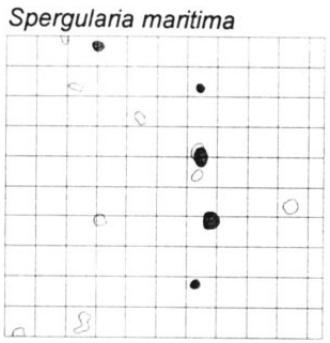
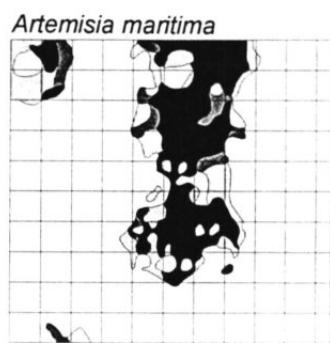
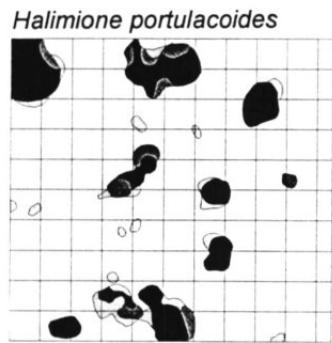
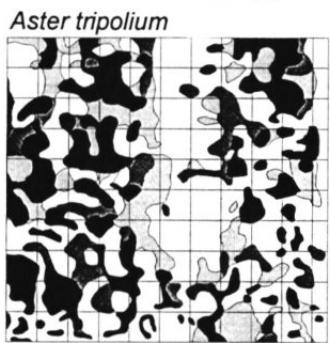
Abb. A5:

Kartierung der kleinräumigen Verteilung von Pflanzenarten im langjährig unbeweideten Vorland von Süderhafen (Fläche SH I) in verschiedenen Höhen über NN (s. unten). Ein Quadrat entspricht jeweils 1 m²

Gräser



Mehrjährige Kräuter / Halbsträucher

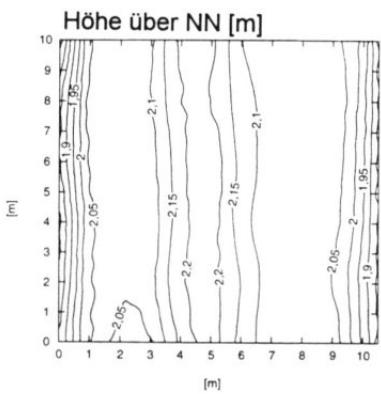


Einjährige



Salicornia europaea

vereinzelt



- < 10 % Deckung
- 10 - 25 % Deckung
- 26 - 50 % Deckung
- > 50 % Deckung

Abb. A4:

Kartierung der kleinräumigen Verteilung von Pflanzenarten in verschiedenen Bereichen eines Beetes (Höhe ü. NN s. unten)

Sönke-Nissen-Koog-Vorland (SK I)

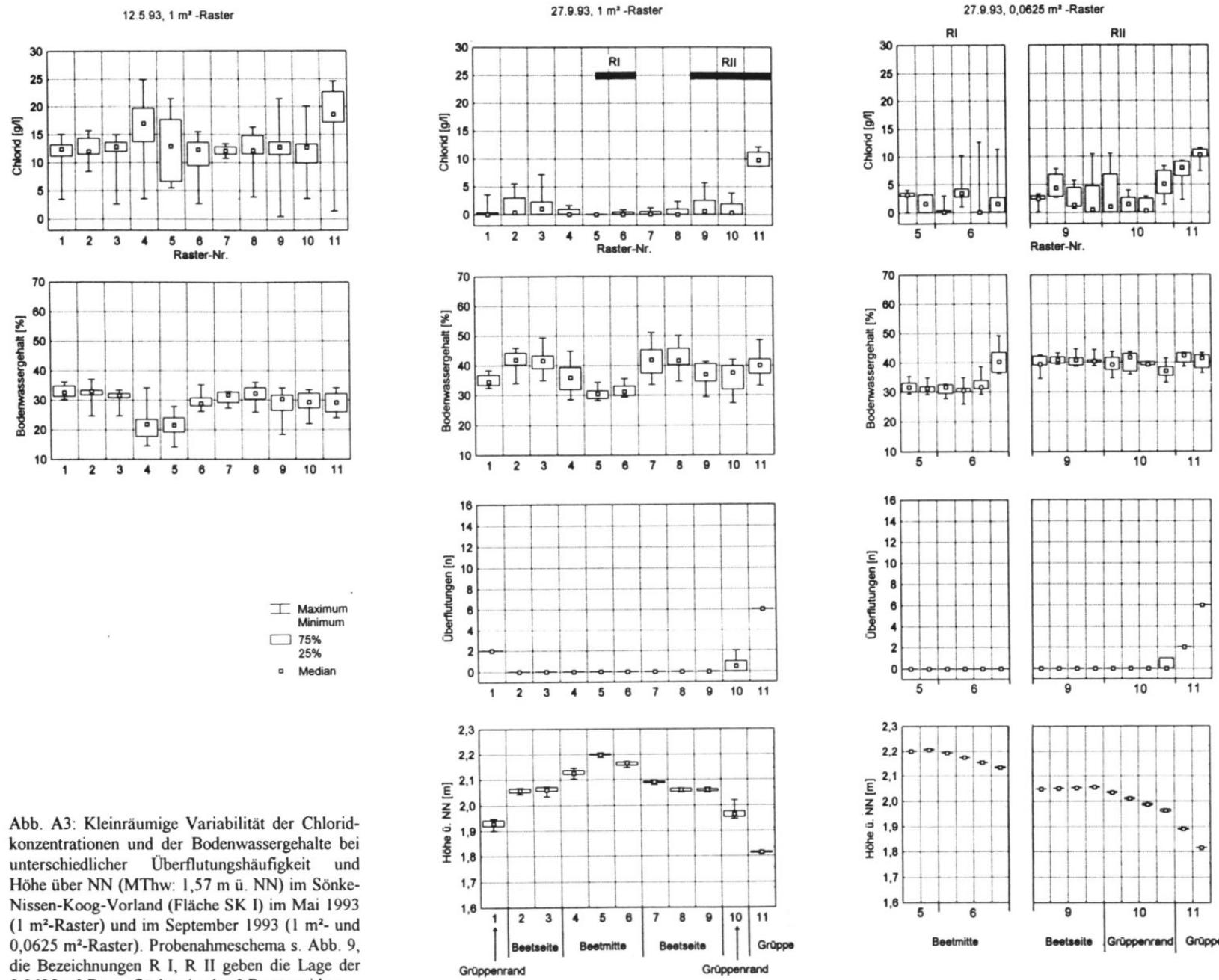


Abb. A3: Kleinräumige Variabilität der Chloridkonzentrationen und der Bodenwassergehalte bei unterschiedlicher Überflutungshäufigkeit und Höhe über NN (MThw: 1,57 m ü. NN) im Sönken-Nissen-Koog-Vorland (Fläche SK I) im Mai 1993 (1 m²-Raster) und im September 1993 (1 m²- und 0,0625 m²-Raster). Probenahmeschema s. Abb. 9, die Bezeichnungen R I, R II geben die Lage der 0,0625 m²-Rasterflächen im 1 m²-Raster wider.

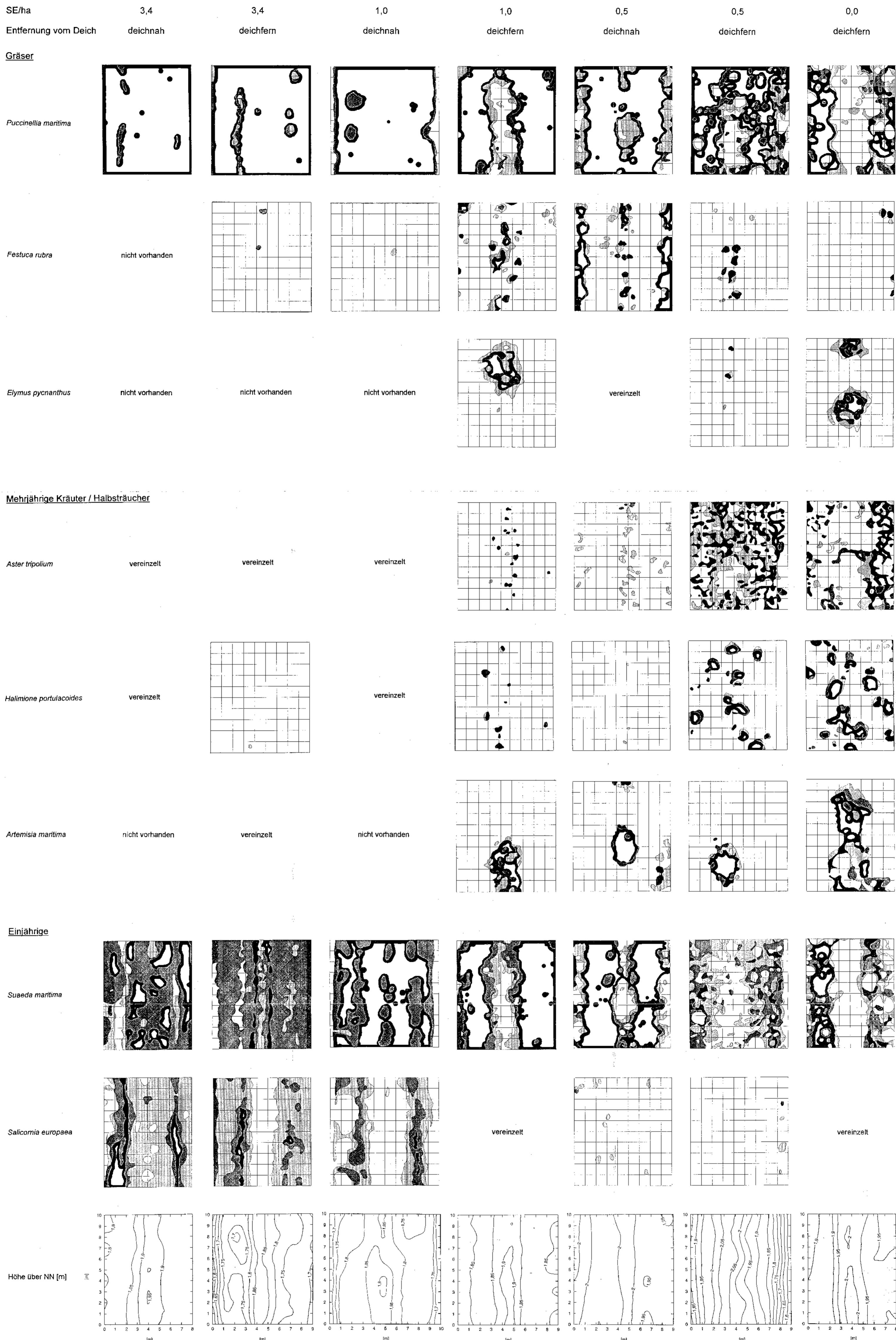


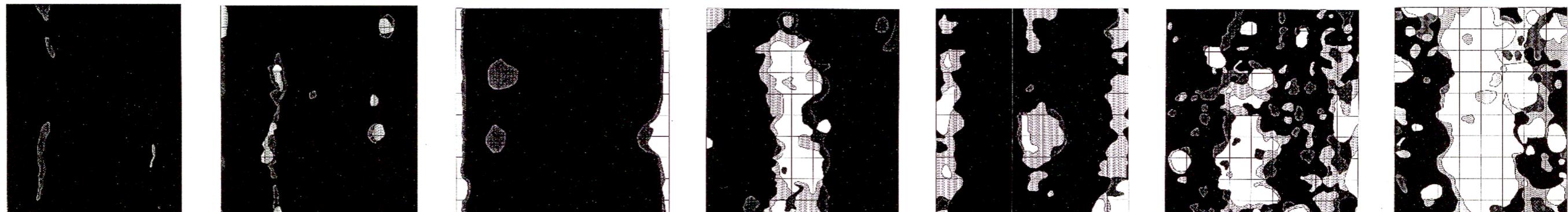
Abb. 16:
Kartierung der kleinräumigen Verteilung von Pflanzenarten im Sönke-Nissen-Koog-Vorland bei abnehmender Beweidungsintensität (von links nach rechts) und in Abhängigkeit von der Topographie der Beete (unten)

< 10 % Deckung
 10 - 25 % Deckung
 26 - 50 % Deckung
 > 50 % Deckung
vereinzelt: vorhanden, aber < 10 % Deckung/0,0625m²

SE/ha 3,4 3,4 1,0 1,0 0,5 0,5 0,0
Entfernung vom Deich deichnah deichfern deichnah deichfern deichnah deichfern deichfern

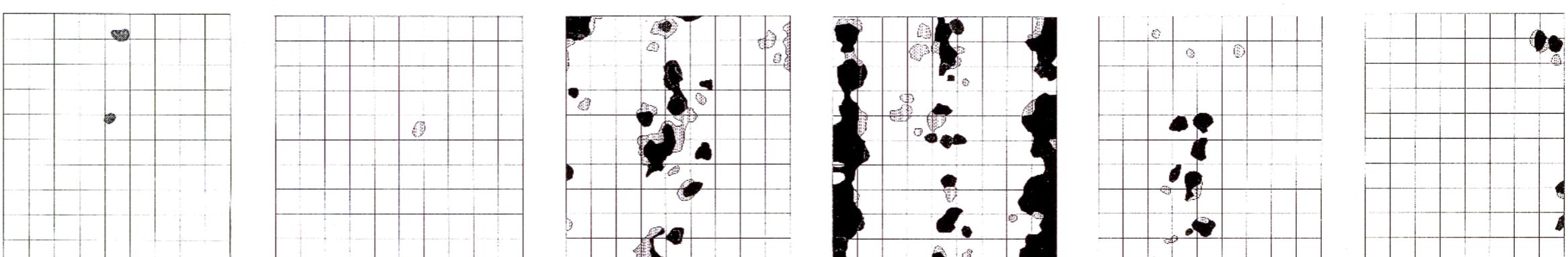
Gräser

Puccinellia maritima



Festuca rubra

nicht vorhanden



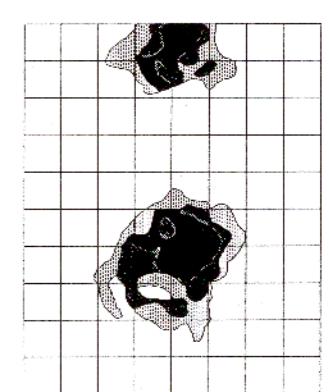
Elymus pycnanthus

nicht vorhanden

nicht vorhanden

nicht vorhanden

vereinzelt



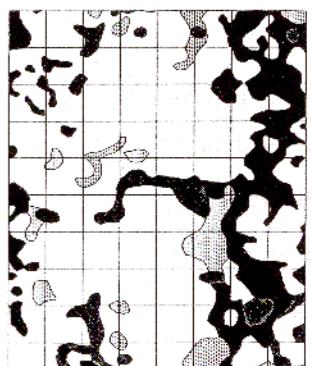
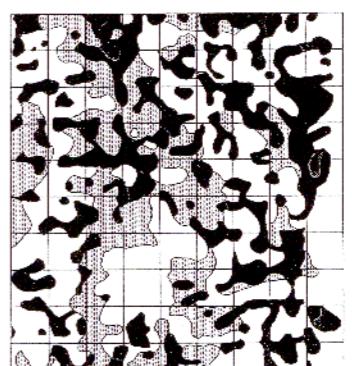
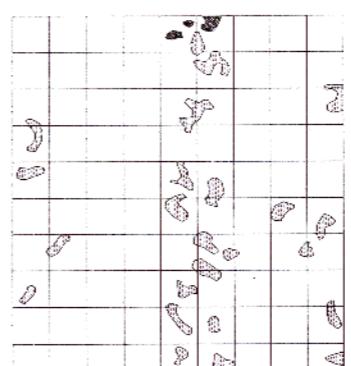
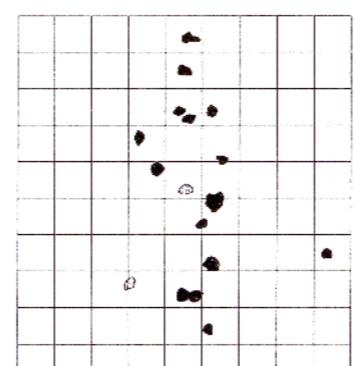
Mehrjährige Kräuter / Halbsträucher

Aster tripolium

vereinzelt

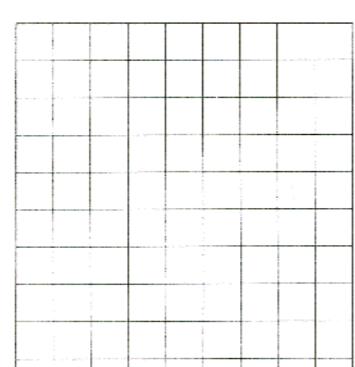
vereinzelt

vereinzelt

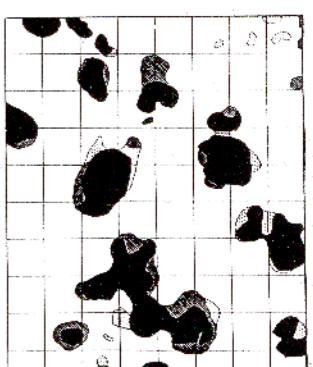
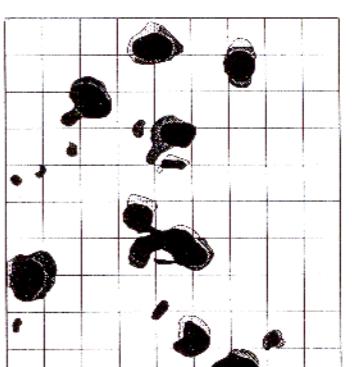
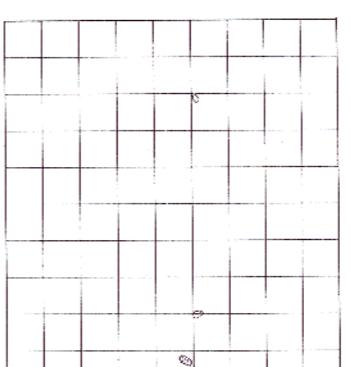
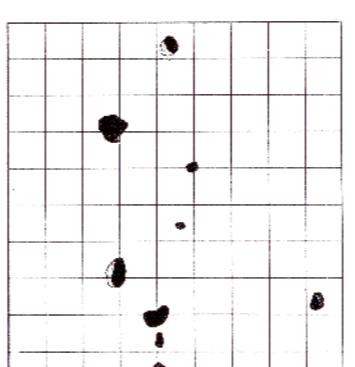


Halimione portulacoides

vereinzelt



vereinzelt

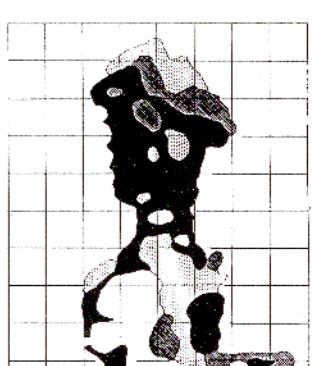
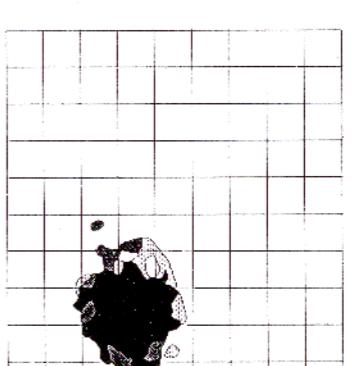
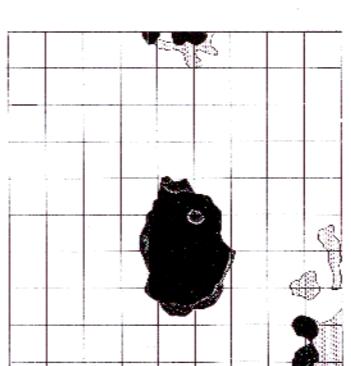
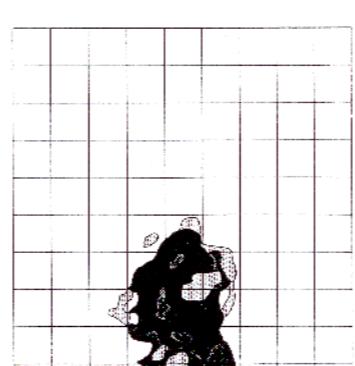


Artemisia maritima

nicht vorhanden

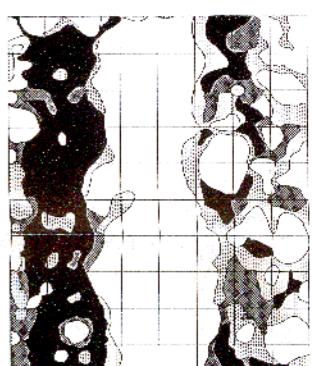
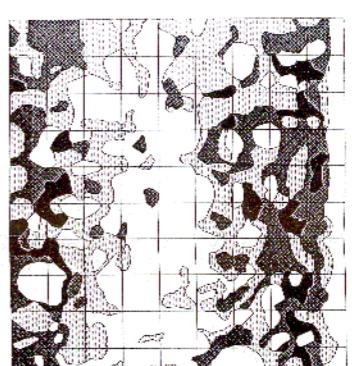
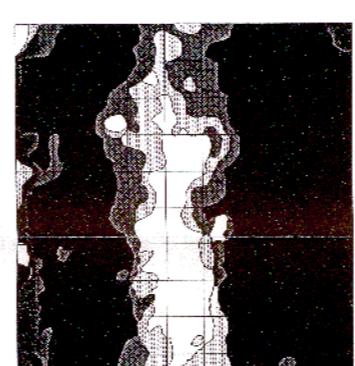
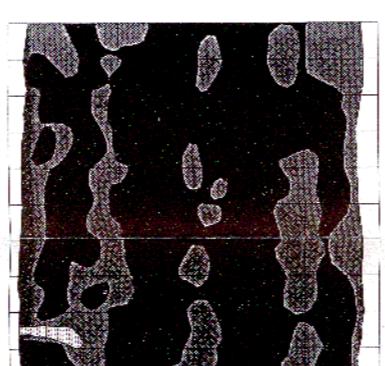
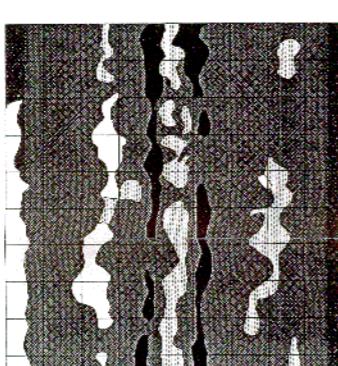
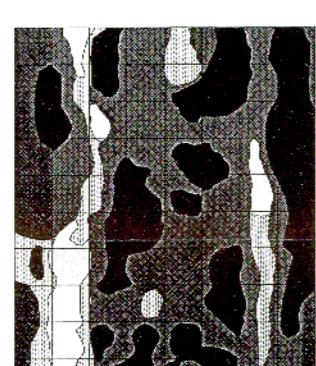
vereinzelt

nicht vorhanden

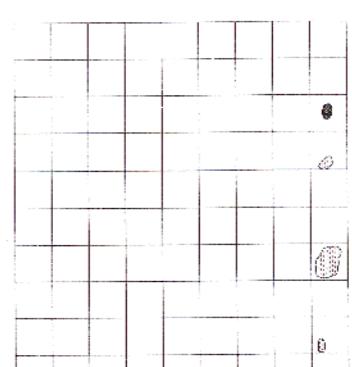
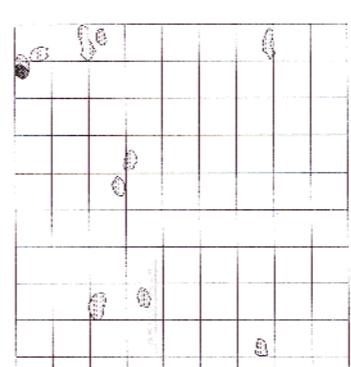
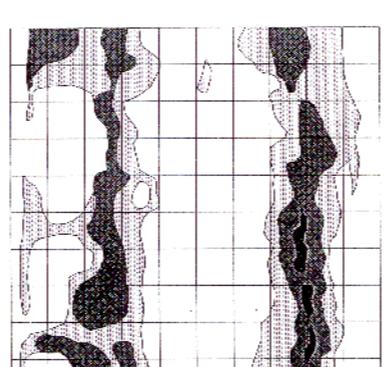
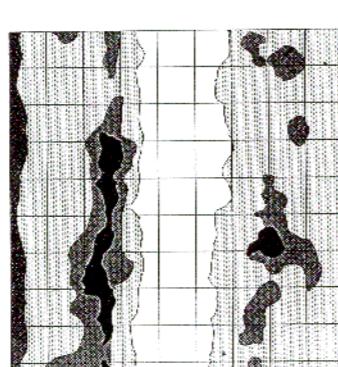
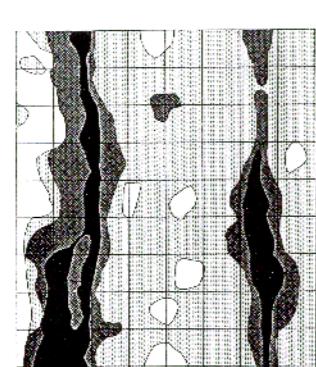


Einjährige

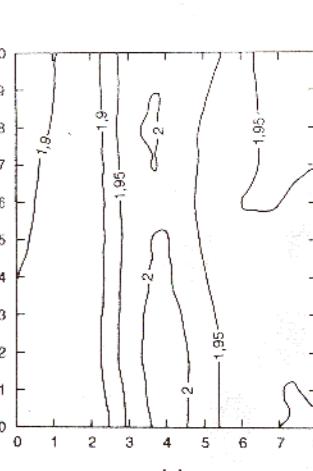
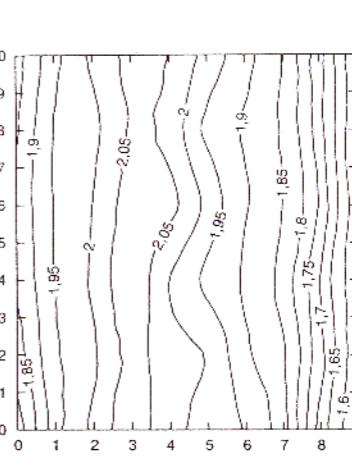
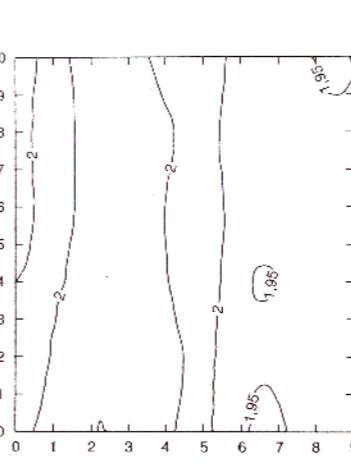
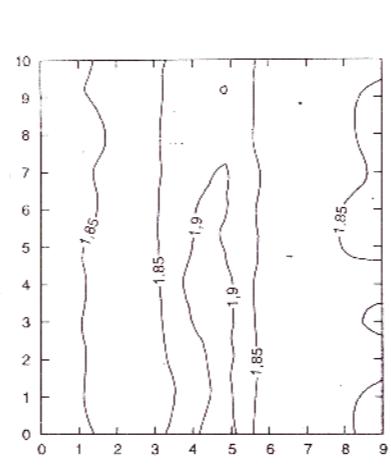
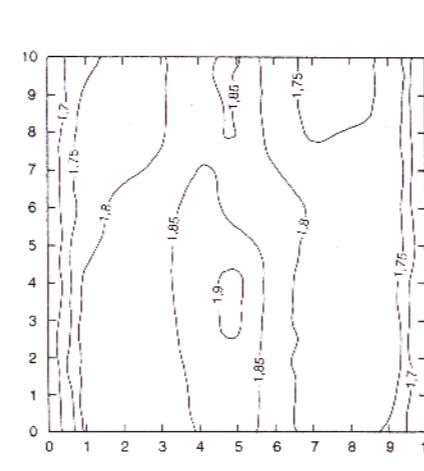
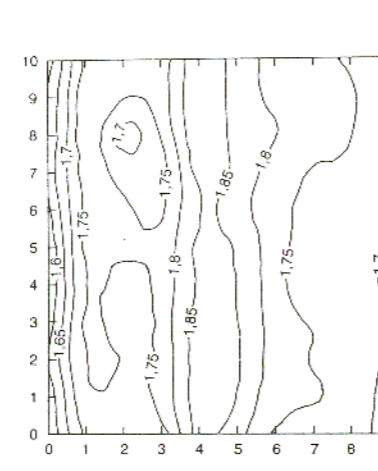
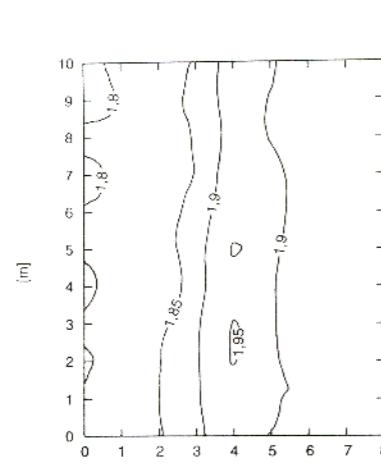
Suaeda maritima



Salicornia europaea



Höhe über NN [m]



< 10 % Deckung
10 - 25 % Deckung
26 - 50 % Deckung
> 50 % Deckung
vereinzelt: vorhanden, aber
< 10 % Deckung/0,0625m²

Abb. 16:
Kartierung der kleinräumigen Verteilung von Pflanzenarten im Sönke-Nissen-Koog-Vorland bei abnehmender Beweidungsintensität (von links nach rechts) und in Abhängigkeit von der Topographie der Beete (unten)

**MITTEILUNGEN DER ARBEITSGEMEINSCHAFT GEOBOTANIK
IN SCHLESWIG-HOLSTEIN UND HAMBURG e.V.**

Folgende Hefte sind noch lieferbar:

- 24, 1974 CLAUSEN, W., Zur Geschichte und Vegetation ostholsteinischer Stockausschlagwälder, 125 S., DM 8,20
- 25, 1975 USINGER, H., Pollenanalytische und stratigraphische Untersuchungen an zwei Spätglazialvorkommen in Schleswig-Holstein, 183 S., DM 16,80
- 26, 1976 MÖLLER, H., Soziologisch-ökologische Untersuchungen der Sandküstenvegetation an der schleswig-holsteinischen Ostsee, 166 S., DM 25,30
- 27, 1976 KLINGER, P.-U., Bearbeitung der mitteleuropäischen Sphagna cuspidata..., 59 S., DM 4,50
- 28 a,b 1977 SCHREITLING, K.-Th., Wir bestimmen Laubbäume im Winter,
1997 Wir bestimmen Bäume im Sommer, 80 S., DM 7,00
- 29, 1978 MARTENSEN, H.-O. u. W. PROBST, Synoptische Rubus-Flora für Nordwestdeutschland und Nordeuropa, 144 S., DM 10,80
- 31, 1981 RAABE, E.W., Über die Vegetation des Vorlandes an der östlichen Nordseeküste, 124 S. und farbige Vegetationskarte, DM 20,80
- 32, 1982 RAABE, E.W., C. BROCKMANN u. K. DIERSSEN, Verbreitungskarten ausgestorbener, verschollener und sehr seltener Gefäßpflanzen in Schleswig-Holstein, 317 S., DM 30,00
- 33, 1984 DIERSSEN, K., Zur Flora u. Vegetation Schleswig-Holsteins und angrenzender Gebiete - Dem Andenken an E.W. RAABE gewidmet, 315 S., DM 34,00
- 35, 1985 GULSKI, M., Landschaftsökologische Untersuchungen im Hellbachtal (Kreis Herzogtum Lauenburg), 109 S., DM 10,80.
- 36, 1986 JANSEN, W., Flora des Kreises Steinburg, 403 S., DM 34,00

- 37, 1987 ALTROCK, M., Vegetationskundliche Untersuchungen am Vollstedter See unter besonderer Berücksichtigung der Verlandungs-, Niedermoor- und Feuchtwiesen-Gesellschaften, 128 S., DM 15,50.
- 43, 1992 LÜTT, S., Produktionsbiologische Untersuchungen zur Sukzession der Torfstichvegetation in Schleswig-Holstein, 272 S., DM 20,00
- 44, 1992 LÜTKE TWENHÖVEN, F., Untersuchungen z. Wirkung stickstoffhaltiger Niederschläge auf die Vegetation von Hochmooren, 172 S., DM 20,00
- 46, 1994 ZIMMER, D., Erfassung der Flechtenflora der Stadt Kiel sowie ihre Auswertung unter immissionsökologischen Aspekten, 140 S., DM 15,00
- 47, 1994 WAGNER, Chr., Zur Ökologie der Moorbirke *Betula pubescens* EHRH. in Hochmooren Schl.-Holsteins unter besonderer Berücksichtigung von Regenerationsprozessen in Torfstichen, 182 S., DM 20,00
- 49, 1995 DANNENBERG, A., Die Ruderalvegetation der Klasse *Artemisietea vulgaris* in Schleswig-Holstein, 142 S., DM 15,00
- 50, 1996 DIERSSEN, K., Bestimmungsschlüssel der Torfmoose in Norddeutschland, 86 S., DM 15,00
- 51, 1996 WOLFRAM, Chr., Die Vegetation des Bottsandes, 111 S., DM 15,00

Die Preise gelten für Mitglieder der AG Geobotanik, für Studierende und für den Buchhandel. Sie entsprechen den reinen Herstellungskosten.

Anschrift der Arbeitsgemeinschaft:

Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg e.V.
Neue Universität, Biologiezentrum N 41a, D-24098 Kiel 1.