

Vegetationsökologische Untersuchungen ausgewählter Dünenkomplexe
auf den Ostfriesischen Inseln Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und
Wangerooge

Vom Fachbereich Biologie
der Universität Hannover
zur Erlangung des Grades
Doktor der Naturwissenschaften
Dr. rer. nat.
genehmigte Dissertation
von

Dipl.-Biol. Katrin Rieck

geboren am 05.04.62, in Nienburg/Weser

2000

Referent: Prof. Dr. R. Pott, Universität Hannover

Korreferent: Prof. Dr. D. Thannheiser, Universität Hamburg

Tag der Promotion: 05.05.2000

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurden die ökologischen Zusammenhänge in naturnahen *Ammophila arenaria*- und *Hippophaë rhamnoides*-Beständen auf den Ostfriesischen Inseln untersucht. Die Festlegung der Untersuchungsflächen erfolgte nach pflanzensoziologischen Kriterien und unter Berücksichtigung der unterschiedlichen Altersstadien bei *Hippophaë rhamnoides*. Die Untersuchungen wurden an Beständen dieser beiden Arten durchgeführt, da sie für den Aufbau und die Stabilität von Küstendünen von großer Bedeutung sind.

Seit einigen Jahren wird beobachtet, daß *Ammophila arenaria* verstärkt und mit zunehmender Vitalität auch in den Graudünen auftritt, zur Blüte gelangt und Karyopsen hervorbringt. Die Pflanzen der *Hippophaë rhamnoides*-Bestände wachsen im Weißdünenbereich vital auf, degenerieren langsam und sterben in den alten Grau- und Braundünen schließlich ab. Aufbauend auf bodenkundlichen Untersuchungen (pH-Wert, Calcium-Gehalt, Stickstoff, organische Substanz, Salzgehalt, C/N-Verhältnis) und der Erfassung der Nematodenzönosen wird ein Modell der Interaktionsmöglichkeiten erstellt. Ergänzend wird der **Mykorrhizierungsgrad** bei *Ammophila arenaria* im Jahresverlauf und die räumliche Verteilung der **Actinorhiza** bei *Hippophaë rhamnoides* erfaßt.

Die Arbeit zeigt, daß auf diesen Standorten trotz geringer Artenvielfalt bei den höheren Pflanzen und den relativ übersichtlichen bodenkundlichen Verhältnissen ein sehr komplexes Faktorengefüge besteht. Aus den gewonnenen Daten geht hervor, daß eine hohe Stoffwechselaktivität der Mykorrhiza bzw. Actinorhiza von Vorteil für die Pflanze ist. In frühen Besiedlungsphasen von *Ammophila arenaria*- (Weißdünen-Standort) und *Hippophaë rhamnoides*-Beständen (initial-junge und optimale Stadien) findet man eine starke Mykorrhizierung und eine große Anzahl von Actinorhizen vor. Mit zunehmender Alterung der Dünen und Versauerung des Substrates wird ihre Aktivität deutlich eingeschränkt. Bei den Pflanzen wird das Wachstum zugunsten des Sprosses und zuungunsten der Wurzelbildung verschoben. Somit findet eine verringerte Feinwurzelbildung und damit verbunden eine geringere Mykorrhiza- bzw. Actinorhiza-Neubildung statt. Die Wurzeln sind geschwächt und dem Angriff durch Schadorganismen, wie zum Beispiel Nematoden und Phytopathogenen steht nichts mehr im Wege.

Die **Nematodenzönosen** variieren auf diesen Standorten kaum und ändern ihre Zusammensetzung erst grundlegend, wenn eine erhöhte Anreicherung von organischem Material stattfindet. Die Auswirkungen von Temperatur und Niederschlag übertreffen deutlich die Auswirkungen euedaphischer Faktoren auf diesen Standorten.

Abstract

The present thesis analyses the ecological interactions within natural stands of *Ammophila arenaria* and *Hippophaë rhamnoides* in the dune vegetation of the East Frisian Islands. The selection of the examination sites was conducted due to plant sociological aspects and in consideration of all the different stages of life of *Hippophaë rhamnoides*. Research took place on stands of *Ammophila arenaria* and *Hippophaë rhamnoides* because these species play an important role in the development and stability of coastal dunes.

Since a few years past it has been observed that *Ammophila arenaria* comes up to increasing vitality, bloom and corn production within the area of the grey dunes. *Hippophaë rhamnoides* grows up in the region of the early white dunes with high vitality, slowly degenerates and finally dies away within the older grey and brown dunes. Based on soil analysis (pH value, content of Ca and N₂, organic matter, salinity, C/N-ratio) and the recording of the **nematode fauna** a model for eventual interactions inside this ecosystem is constructed. Complementary, the degree of **mycorrhiza** on *Ammophila arenaria* during the vegetation period and the space related distribution of **actinorhiza** on *Hippophaë rhamnoides* is recorded.

As it is shown in this paper, the interactions between higher plant communities and soil factors in the area of the coastal sand dunes are very complex, though the diversity of species is small and soil conditions are rather distinct. Data confirms that the plants derive great benefit from high metabolism rates of mycorrhiza resp. actinorhiza. In the early stages of dune succession the density of mycorrhiza and actinorhiza is very high. With proceeding ageing of the dunes and increasing soil acidity the activity of these symbiotic organisms is reduced distinctly. Growth processes of the plants get shifted now, the growth of the sprouts increases while that of the root system is restricted. In correlation to less root development, mycorrhiza and actinorhiza also are restrained from growing. By that means the root system is weakened and the risk of being attacked by nematodes or phytopathogenes is rising.

On the study sites the variety of species amongst the nematode fauna is scarce, diversity just changes distinctly if an enrichment of organic matter in the soil takes place. Effects of temperature and rainfall clearly exceed those of euedaphic factors within these areas.

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	13
2	Das Untersuchungsgebiet	14
2.1	Geographische Lage und Größe der untersuchten Inseln	14
2.2	Die Entstehung der Inseln	15
2.3	Die Geologie der ostfriesischen Küstenregion	16
2.4	Die Böden und Wasserhaushalt auf den Ostfriesischen Inseln	16
2.5	Das Klima im Untersuchungsgebiet	17
2.6	Die naturräumliche Gliederung auf den Ostfriesischen Inseln	18
2.7	Die aktuelle Vegetation der Untersuchungsflächen	21
2.8	Anthropo-zoogene Veränderungen auf den Inseln	22
2.9	Auswahlkriterien für die Probeflächen	23
3	Grundlagen und Methoden	24
3.1	Pflanzensoziologische Methoden	24
3.2	Vitalitätsbeschreibungen und Bonitierungen der untersuchten Arten	25
3.2.1	Altersbestimmung bei <i>Hippophaë rhamnoides</i>	25
3.2.2	Die Vitalität von <i>Hippophaë rhamnoides</i>	25
3.2.3	Bonitierung von <i>Ammophila arenaria</i>	26
3.3	Untersuchungen der Rhizosphäre	27
3.3.1	Gewinnung und Untersuchung der Wurzelproben bei <i>Hippophaë rhamnoides</i>	27
3.3.1.1	Messung der Wurzellängen	28
3.3.1.2	Biomasse der untersuchten Wurzeln und Knöllchen	28
3.3.1.3	Vitalität der Knöllchen	28
3.3.1.4	Anfertigung von Semidünnschnitten	29
3.3.1.5	Bestimmung der Knöllchenfrequenz	29
3.3.2	Gewinnung und Untersuchung der Wurzelproben von <i>Ammophila arenaria</i>	30
3.3.2.1	Ermittlung der Mykorrhizierung	30
3.3.2.2	Trypanblau-Färbung an jungen Wurzeln	30
3.4	Bodenuntersuchungen	31
3.4.1	pH-Wert	31

3.4.2	Bestimmung der elektrischen Leitfähigkeit der Bodenlösung	31
3.4.3	Natrium und Kalium Bestimmung im Wasserextrakt	32
3.4.4	Calcium und Magnesium Bestimmung im HCl-Extrakt	32
3.4.5	Bestimmung des Carbonatgehaltes	32
3.4.6	Glühverlust	33
3.4.7	Bestimmung des Kohlenstoffgehaltes durch nasse Veraschung	33
3.4.8	Bestimmung des Gesamtstickstoffgehaltes (DIN 19684, Teil 4)	33
3.4.9	Bestimmung des Wassergehaltes (DIN 38414, Teil 2)	34
3.4.10	Durchwurzelungsintensität	34
3.5	Untersuchung der Nematodengemeinschaften	35
3.5.1	Extraktion und Fixierung der Nematoden	35
3.5.2	Bestimmung der Nematoden	36
3.5.3	Klassifikation der Nematodengemeinschaften	36
3.5.3.1	Trophische Gruppen	36
3.5.3.2	Maturity-Index	37
4	Die zu untersuchende Flora und Fauna	38
4.1	Ammophila arenaria (L.) Link	38
4.1.1	Das "Ammophila-Problem"	40
4.2	Hippophaë rhamnoides (L.) Link	45
4.2.1	Das "Hippophaë-Sterben"	48
4.3	Nematoden	51
4.3.1	Nematoden als Elemente der Bodenmikrofauna	51
4.3.2	Morphologische Charakteristika und Systematik der Nematoden	52
4.3.3	Trophische Gruppen	54
4.3.4	Maturity Index ("Colonizer"- und "persister"-Gruppen)	56
4.4	Mykorrhiza	59
4.4.1	Stand der Forschung	59
4.4.2	Wechselwirkungen in Pflanzengesellschaften durch Mykorrhiza	62
4.4.3	Die Rolle von Mykorrhiza im Verlauf der Sukzession	64
4.4.4	Die Entstehung von Küstendünen und ihre zugehörigen Mykorrhizapilz- Kombinationen	66
5	Untersuchungsergebnisse	70
5.1	Die Vegetation der untersuchten Bestände	70

5.1.1	Weißdünen- und Graudünen-Standorte von <i>Ammophila arenaria</i>	70
5.1.2	Vegetationsaufnahmen der untersuchten Bestände mit <i>Hippophaë rhamnoides</i>	74
5.2	Untersuchungen zur Vitalität von <i>Ammophila arenaria</i> - und <i>Hippophaë rhamnoides</i> -Beständen	78
5.2.1	Vitalität von <i>Ammophila arenaria</i> -Beständen	78
5.2.2	Vitalität und Alter von <i>Hippophaë rhamnoides</i>	84
5.3	Die Mykorrhizierung im Verlauf der Dünenentwicklung	89
5.3.1	Mykorrhizavorkommen bei Spülsaumarten und Dünenpflanzen	89
5.3.2	Mykorrhizastatus bei <i>Ammophila arenaria</i>	90
5.3.3	Actinorrhiza und Feinwurzelverteilung bei <i>Hippophaë rhamnoides</i>	95
5.4	Boden	101
5.4.1	Typologie der Böden auf Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge	101
5.4.2	Ergebnisse der bodenchemischen Untersuchungen	109
5.4.2.1	Der pH-Wert des Bodens	111
5.4.2.2	Humus- und Kohlenstoffgehalte	112
5.4.2.3	Gesamtstickstoffgehalt	113
5.4.2.4	Carbonatgehalt	114
5.4.2.5	Natrium- und Kaliumgehalt im Wasserextrakt	115
5.4.2.6	Calcium- und Magnesiumgehalt im HCl-Extrakt	116
5.4.2.7	Crosschecking	116
5.5	Struktur der Nematodengemeinschaften	118
5.5.1	Artenspektrum der gefundenen Nematoden	118
5.5.2	Abundanzen der Nematoden in verschiedenen Bodentiefen	121
5.5.3	Dominanz der gefundenen Gattungen am Gesamtfang	122
5.5.4	Vorkommen der einzelnen Nematodentaxa in der untersuchten Vegetation	124
5.5.4.1	Die Anzahl der Nematodentaxa im Vergleich zur Artenanzahl der Pflanzen	124
5.5.4.2	Die Nematodentaxa im Verlauf der Sukzession	125
5.5.5	Artenidentität nach Sørensen (Identität auf Gattungsniveau)	128
5.5.6	Die Verteilung trophischer Gruppen	130
5.5.6.1	Reale Abundanzen der Nematoden in den einzelnen trophischen Gruppen	130
5.5.6.2	Prozentuale Verteilung der Nematoden auf die trophischen Gruppen	134

5.5.7	"Maturity-Index" und Verteilung von "colonizer"- und "persister"-Gruppen	136
6	Diskussion der Ergebnisse	
6.1	Vegetationsaufnahmen	140
6.1.1	Vegetationseinheiten mit <i>Ammophila arenaria</i>	140
6.1.2	mit <i>Hippophaë rhamnoides</i>	141
6.2	Die Vitalität von untersuchten Vegetationsbeständen mit <i>Ammophila arenaria</i> und <i>Hippophaë rhamnoides</i>	143
6.2.1	Die Vitalität von <i>Ammophila arenaria</i> -Beständen	143
6.2.2	Vitalität und Alter von <i>Hippophaë rhamnoides</i>	145
6.3	Mykorrhiza	146
6.3.1	Mykorrhizastatus bei verschiedenen Pflanzen der Dünenentstehung	146
6.3.2	Mykorrhiza bei <i>Ammophila arenaria</i>	147
6.3.3	Actinorrhiza und Feinwurzelverteilung bei <i>Hippophaë rhamnoides</i>	153
6.4	Diskussion der Bodenuntersuchungen	159
6.5	Nematodenuntersuchungen	161
6.5.1	Arbeitsmethoden	161
6.5.2	Die Bestimmung der Arten, die Einteilung in trophische Gruppen und der "Maturity Index"	164
6.5.3	Die Verteilung der Nematoden in den untersuchten Vegetationseinheiten	166
6.5.3.1	Literaturvergleich	167
6.5.3.2	Der Einfluß der Vegetation auf die räumliche Verteilung der Nematoden	170
6.5.4	Standortfaktoren und Nematoden	171
7	Literaturverzeichnis	173
8	Anhang	199

Abkürzungsverzeichnis

A	Ammophila arenaria
AAS	Atom Absorptions Spektrometer
Abb	Abbildung
AC	Assoziations Charakterart
Ag	Agropyron junceum
AM	Arbuskuläre Mykorrhiza
AMP	Arbuskuläre Mykorrhiza Pilze
Ar	Artemisia maritima
Ba	Baltrum
C	Carex arenaria-Gesellschaft
c	colonizer
Cal	Caluna vulgaris
de	degeneriert
d	Differentialart
e	Einartbestand
Fw	Frischgewicht
G	Graudüne, Graudünen-Standort
G	Glaux maritima
GV	Glühverlust
H	Hippophaë rhamnoides
Ho	Honkenya peploides
i	initial
j	jung/Jungwuchs
La	Langeoog
LAI	Leaf-Area-Index
MI	Maturity-Index
op	optimal
OL	Lockersyrose
OL-N	Lockersyrose Hochwasserbeeinflusst
p	persistier
P-B	Podsol-Braunerde
po	post optimal
PPI	Plant Parasitic Index
Q	Regosol
s	sekundär
Sp	Spiekeroog
t	tot
TA	Trennart
Tw	Trockengewicht
V	Variante
VAM	Vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza
v	vital
W	Weißdüne, Weißdünen-Standort von Ammophila arenaria
W	Durchwurzelung
Wa	Wangerooge

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1:	Die Lage der Ostfriesischen Inseln.	14
Abb. 2:	Schematischer geologischer Schnitt von einer Düneninsel bis zum Geestrand (STREIF 1990).	16
Abb. 3:	Klimadiagramm (erstellt nach Daten des DEUTSCHEN WETTERDIENSTES, Januar 1993 bis November 1995)	18
Abb. 4:	Die Flächenanteile der Dünen auf den untersuchten Inseln (verändert nach SINDOWSKI 1973)	19
Abb. 5:	Schematisierter Dünenquerschnitt und wichtige Einflußgrößen auf den Ostfriesischen Inseln (verändert nach ELLENBERG 1996).	20
Abb. 6:	Schema der Rhizomstockwerke von <i>Ammophila arenaria</i> in einer Weißdüne	38
Abb. 7:	Die Verbreitung von <i>Ammophila arenaria</i> in Europa (Atl. N.W.Eur., Atl. Br.Fl. Hegi Fl. ed. 1.1).	39
Abb. 8:	Das Verbreitungsgebiet von <i>Hippophaë rhamnoides</i> ssp. <i>rhamnoides</i> (veränd. nach PEARSON & ROGERS 1962).	47
Abb. 9:	Wirkungsschema der Veränderung und Verdrängung von <i>Hippophaë rhamnoides</i> in den Küstendünen auf den Ostfriesischen Inseln (verändert nach POTT 1996).	48
Abb. 10:	Symbiose-Typen nach DE BARY (1887).	59
Abb. 11:	Die Entstehung von Küstendünen und ihre zugehörigen Mykorrhizapilz-Kombinationen (verändert nach ELLENBERG 1996).	67
Abb. 12:	Beispiel für einen Weißdünen-Standort von <i>Ammophila arenaria</i> auf Spiekeroog (Sp 33, 1994).	73
Abb. 13:	Graudünen-Standort von <i>Ammophila arenaria</i> auf Wangerooge (Wa 57, 1994).	73
Abb. 14:	Durch Salzwassereinfluß abgestorbene <i>Hippophaë rhamnoides</i> -Bestände am Osterhook auf Baltrum (1993).	75
Abb. 15:	Vergleich der Blattanzahl und der Wuchshöhe von <i>Ammophila arenaria</i> an einem Weißdünen-Standort (Sp 33) und einem Graudünen-Standort (Sp 32) von <i>Ammophila arenaria</i> auf Spiekeroog.	79
Abb. 16:	Vitaler <i>Ammophila arenaria</i> -Bestand mit vollausgebildeten Ähren in den Weißdünen auf Spiekeroog (1995)	80
Abb. 17:	Anzahl der Karyopsen von jeweils fünf Ähren pro Weißdünen- (W) und Graudünen-Standort (G)	82

Abb. 18:	Mittelwerte +/- Standardabweichung der Karyopsenzahl am Weißdünen-Standort (W) und Graudünen-Standort (G) von <i>Ammophila arenaria</i> .	83
Abb. 19:	Vitale Bestände von <i>Hippophaë rhamnoides</i> auf Baltrum (1994).	86
Abb. 20:	Degenerierte Bestände von <i>Hippophaë rhamnoides</i> auf Baltrum (1994).	86
Abb. 21:	Beispiel für den Befall mit Goldafter (<i>Euproctis chrysorrhoea</i>) in einem <i>Hippophaë rhamnoides</i> -Bestand auf Wangerooge (1996).	87
Abb. 22:	<i>Phellinus hippophaecola</i> auf 1 x 1 cm Raster (Fundort Langeoog, 1996), darunter Koralloid an einer <i>Hippophaë rhamnoides</i> -Wurzel.	88
Abb. 23:	Durch Kaninchen geschädigter <i>Hippophaë rhamnoides</i> -Bestand auf Baltrum (1994).	88
Abb. 24:	Mikroskopische Aufnahme eines <i>Ammophila arenaria</i> -Wurzel-ausschnittes mit Röhrentüpfeln (Pfeil), Durchdringungsstellen der Pilzhypen durch die Zellwand.	91
Abb. 25:	Der Mykorrhizierungsgrad von <i>Ammophila arenaria</i> in den Weiß- und Graudünen auf Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge von April bis Dezember 1994.	93
Abb. 26:	Junge Knöllchen an einer <i>Hippophaë rhamnoides</i> -Wurzel.	95
Abb. 27:	Semidünnschnitt durch ein Knöllchen von <i>Hippophaë rhamnoides</i>	96
Abb. 28:	Koralloid und Ektomykorrhizen an einem Wurzel-ausschnitt von <i>Hippophaë rhamnoides</i> .	97
Abb. 29:	Darstellung der Anzahl an gefundenen Knöllchen (a) und der gemessenen Feinwurzellängen (b) auf der Probestfläche Sp 60 auf Spiekeroog in den Tiefen I (0-20 cm), II (20-40 cm) und III (40-60 cm)	100
Abb. 30:	Die Entstehung von Weißdünen am Beispiel des Osterhook auf Baltrum und die dazugehörigen Bodenparameter (Profil 2, 6, 4 und 5, aufgenommen im April 1994).	102
Abb. 31:	Durch Zerstörung der Randdüne erneut übersandeter <i>Hippophaë rhamnoides</i> -Bestand auf einem Regosol (Langeoog 1994)	104
Abb. 32:	Bodenprofil einer überlagerten podsoligen Braunerde in der Wienlegde auf Wangerooge und die zugehörigen Bodenparameter (1994).	105
Abb. 33:	Horizontabfolge und bodenchemische Werte eines Gley in einem feuchten Dünental auf Baltrum (Ba 8, 1994).	106
Abb. 34:	Abfolge der Bodentypen der Xeroserie auf Baltrum.	106
Abb. 35:	Abfolge der Bodentypen der Xeroserie auf Langeoog.	107

Abb. 36:	Abfolge der Bodentypen der Xeroserie auf Spiekeroog.	107
Abb. 37:	Abfolge der Bodentypen der Xeroserie auf Wangerooge.	108
Abb. 38:	Korrelation zwischen Glühverlust (GV) und Kohlenstoffgehalt des Bodens im Untersuchungsgebiet.	112
Abb. 39:	Korrelation zwischen Gesamtstickstoff- und Kohlenstoffgehalt des Bodens im Untersuchungsgebiet.	113
Abb. 40:	Nicht vorhandene Korrelation zwischen C/N-Verhältniss und pH-Wert im Untersuchungsgebiet.	114
Abb. 41:	Nicht vorhandene Korrelation zwischen Kalkgehalt und pH-Wert.	115
Abb. 42:	Variationsbreite der untersuchten Bodenparameter.	117
Abb. 43:	Weibchen von <i>Tylenchorhynchus microphasmis</i>	120
Abb. 44:	Weibchen von <i>Rotylenchus goodeyi</i>	120
Abb. 45:	Anzahl der Nematoden pro 100 cm ³ in den einzelnen Vegetationsstadien.	121
Abb. 46:	Artenanzahl von Nematoden und Pflanzen im Verlauf der Sukzession.	124
Abb. 47:	Artenidentität (Sörensen-Index) der Flächen mit <i>Ammophila arenaria</i> .	129
Abb. 48:	Artenidentität (Sörensen-Index) der Flächen mit <i>Hippophaë rhamnoides</i> .	129
Abb. 49:	Ausschnitt einer <i>Ammophila arenaria</i> Wurzel mit Nematode.	131
Abb. 50:	Die Verteilung der trophischen Gruppen innerhalb der Nematodenzönose am Weißdünen-Standort von <i>Ammophila arenaria</i> Standort (Sp 33) und am Graudünen-Standort von <i>Ammophila arenaria</i> (Sp 32) zu verschiedenen Jahreszeiten auf Spiekeroog.	133
Abb. 51:	Die durchschnittliche Verteilung der Ernährungstypen aus 165 Proben aller auf den Inseln Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge untersuchten Standorte.	135
Abb. 52:	c-p-Gruppen Dreiecke nach DE GOEDE (1990) für die Probeflächen mit <i>Ammophila arenaria</i> .	137
Abb. 53:	c-p-Gruppen Dreieck nach DE GOEDE (1990) für die untersuchten Standorte mit <i>Hippophaë rhamnoides</i> .	139
Abb. 56:	Jahreszeitliche Schwankungen der Mykorrhizierung bei <i>Ammophila arenaria</i> auf Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge verglichen mit Daten von NICOLSON & JOHNSTON aus Tentsmuir in Schottland (1979, Literatur).	151
Abb. 57:	Schematische Darstellung der Interaktionen zwischen Pflanzen, Boden und Nematoden.	172

Tabellenverzeichnis

Tab. 1:	Größenangaben zu den untersuchten Inseln (aus STREIF 1990)	14
Tab. 2:	Einstufung des Zustandes der untersuchten Hippophaë rhamnoides-Bestände	26
Tab. 3:	Einstufung der Durchwurzelungsintensität	34
Tab. 4:	Chronologische Zusammenstellung von Autoren und deren Hypothesen zum Absterben von <i>Ammophila arenaria</i> auf Standorten außerhalb der Weißdünen	42
Tab. 5:	Vegetationsaufnahmen mit <i>Ammophila arenaria</i> (Weißdünen und Graudünen Standort).	71
Tab. 6:	Vegetationstabelle der Aufnahmen mit <i>Hippophaë rhamnoides</i> .	76
Tab. 7:	Vergleich der durchschnittlichen Ährenlänge von jeweils 25 Ähren pro <i>Ammophila arenaria</i> Standort	81
Tab. 8:	Schwankungsbreite der Karyopsenzahl und Karyopsenlänge bei fünf untersuchten Ähren pro Standort.	81
Tab. 9:	Summenvergleich der Karyopsen von fünf Ähren pro Standort.	82
Tab.10:	Zustandsgrößen verschiedener <i>Hippophaë rhamnoides</i> -Bestände (Vitalitätstabelle).	85
Tab. 11:	Vorkommen von Mykorrhiza und Endophytenstrukturen bei einigen Spülsaumarten und Dünenpflanzen auf Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge	90
Tab. 12:	Mykorrhizierungsgrad von <i>Ammophila arenaria</i> auf Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge im Sommerhalbjahr 1994. 92	
Tab. 13:	Alter und Anzahl der Knöllchen in initial-jungen (i-j), optimal (op) und degenerierten (de) <i>Hippophaë rhamnoides</i> -Beständen	98
Tab. 14:	Wurzellängendichte und Knöllchenanzahl bei <i>Hippophaë rhamnoides</i> auf Baltrum (Ba), Langeoog (La), Spiekeroog (Sp) und Wangerooge (Wa).	99
Tab. 15:	Bodenchemische Daten der Untersuchungsflächen den einzelnen Inseln.	110
Tab. 16:	Durchschnittswerte der bodenchemischen Daten auf Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge.	110
Tab. 17:	Die Bodenreaktion in den untersuchten Vegetationsbeständen.	111
Tab. 18:	Artenspektrum der in den untersuchten Vegetationseinheiten gefundenen Nematoden (Einteilung der trophischen Gruppen nach YEATES et al. 1993).	118

Tab. 19:	Dominanzstruktur der einzelnen Taxa in den Beständen mit <i>Ammophila arenaria</i> , <i>Hippophaë rhamnoides</i> , den Vertikalproben und am Gesamtfang.	123
Tab. 20:	Vorkommen der einzelnen Nematodentaxa in den verschiedenen Stadien der Vegetationsentwicklung (Abundanz der Individuen der vier untersuchten Inseln aus 100 cm ³ Substrat, Proben von April - Dezember 1994).	126
Tab. 21:	Vertikalverteilung der Nematodentaxa in den oberen 40 cm des Substrates (Zusammenfassung der Vertikalproben aller vier Inseln).	127
Tab. 22:	Maturity Index (MI) und plant parasitic Index (PPI) der in den c-p Dreiecken dargestellten Proben.	139
Tab. 23:	Transektanalyse: Moonstone Beach.	148
Tab. 24:	Quantitative Bestimmung der Knöllchenanzahl pro Quadratmeter in <i>Hippophaë rhamnoides</i> -Beständen unterschiedlichen Alters.	158
Tab. 25:	Vergleich von bodenkundlichen Untersuchungen verschiedener Autoren auf den Ostfriesischen Inseln.	160
Tab. 26:	Daten von Nematodenuntersuchungen an der niederländischen Küste und in den USA.	167
Tab. 27:	Übersicht über die gefundenen Nematodentaxa auf Wollin, Sylt und den Inseln Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge.	169

1 Einleitung

Küstendünen entstehen am Meeresstrand in humidem Klima, wo der Wind über vegetationsfreie Sandflächen fegt und seine Sandfracht an Hindernissen ablagert. Erst unter Mitwirkung von Pionierpflanzen ist dann ein Anwachsen und später auch eine Festlegung der Düne möglich. Das Hauptproblem dieser Vegetation ist die windgetriebene Substratverlagerung. Die Pflanzen müssen in der Lage sein, eine Übersandung zu ertragen oder einer Entblößung ihrer Wurzeln auszuweichen. An der Ostfriesischen Küste ist *Ammophila arenaria* der wichtigste Dünenbildner. Das Horstgras ist in der Lage, Sand zu akkumulieren, eine starke Verschüttung zu ertragen und durch enormes Wurzelwachstum mit der Sandablagerung Schritt zu halten. Durch die Ausbildung von Rhizomstockwerken folgt der Strandhafer der Aufsandung und legt zugleich das Substrat fest. Werden auf der Strandseite neue Embryonaldünen gebildet, und wird so mit zunehmender Entfernung vom Strand das Substrat mehr und mehr festgelegt und durch Auswaschung ausgesüßt, so stellen sich andere Arten ein. Unter anderem tritt der Sanddorn (*Hippophaë rhamnoides*) auf, der ein mäßiges Zu- oder Loswehen verträgt, bei "Verschüttung" jedoch abstirbt.

Die Entstehung dieser Weißdünenvegetation stellt ein auffälliges und leicht zu beobachtendes Merkmal der Dünenentwicklung dar. Eine Vorhersage für die daraus resultierenden Endstadien oder eine stabile Schlußgesellschaft ist jedoch schwierig. Um das gesamte Ökosystem zu verstehen, müssen biotische und abiotische Faktoren gleichermaßen berücksichtigt werden.

Ziel dieser Arbeit ist es, den Zusammenhang zwischen distinkten Vegetationseinheiten mit *Ammophila arenaria* und *Hippophaë rhamnoides*, der Nematodenfauna und bodenkundlichen Parametern zu untersuchen. Erstmalig sollen Daten über die Mykorrhiza bei *Ammophila arenaria* und die Actinorrhiza bei *Hippophaë rhamnoides* am natürlichen Standort analysiert werden.

2 Das Untersuchungsgebiet

2.1 Geographische Lage und Größe der untersuchten Inseln

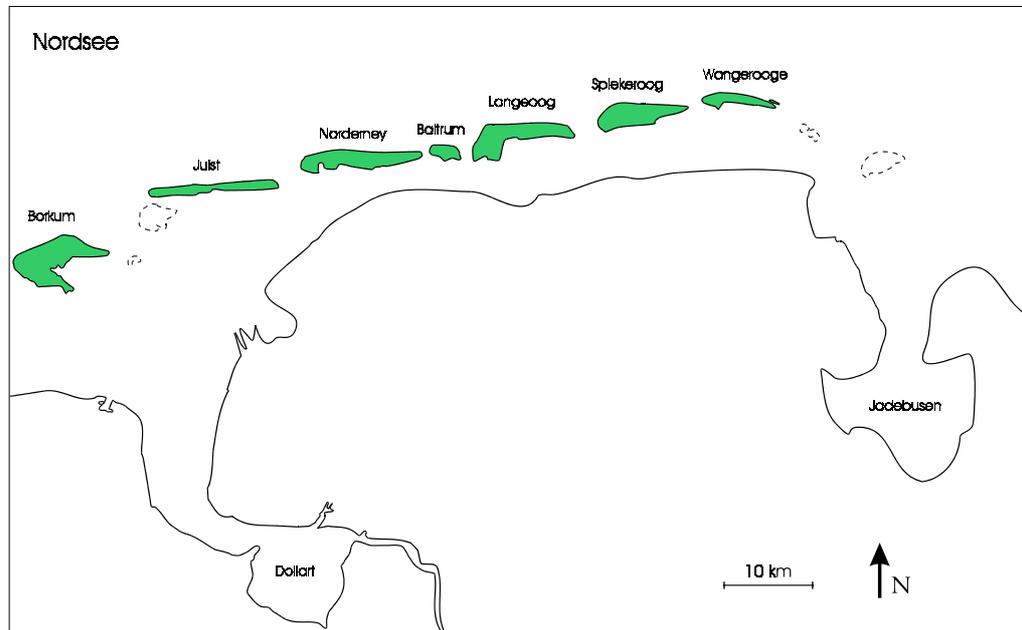


Abb. 1: Die Lage der Ostfriesischen Inseln.

Die Ostfriesischen Inseln bilden eine dem Festland vorgelagerte Inselkette. Eine Gliederung dieser Düneninseln in Strandplate, Dünenkern und Salzwiesen ist allen Inseln gemein. Die Dünen sind die jüngsten Elemente der Inseln und prägen mit einer Maximalhöhe von bis zu 25 m ihre Silhouette am auffälligsten.

Bedingt durch Landverluste einerseits und erneute Substratanlandungen andererseits variieren die Inseln in ihrer West-Ost- und Nord-Süd-Ausdehnung sehr stark.

Tab. 1: Größenangaben zu den untersuchten Inseln (aus STREIF 1990).

Insel	Maximale Länge W - O [km]	Maximale Breite N - S [km]	Gesamtfläche [km ²]
Baltrum	4,8	1,7	6,2
Langeoog	10,9	3,5	20,4
Spiekeroog	9,8	2	21,3
Wangerooge	8,4	1,2	8,4

2.2 Die Entstehung der Inseln

Für die Entstehung der Ostfriesischen Inseln wurden unterschiedliche Theorien aufgestellt. PENCK (1894) entwickelte die "Nehrungsinsel-Hypothese", nach der die Inseln Relikte einer "zerbrochenen Nehrung" darstellen. GRIPP (1944) vertrat mit seiner "Haffnehrungsinsel-Hypothese" ebenfalls die Meinung, daß die Inseln Nehrungsgebilde sind, die durch die Hauptstromrichtung von West nach Ost zeitlich fortlaufend entstanden. Demnach wären die Inseln im Westen älter als die im Osten. Diese Theorie konnte durch eine Analyse der Schichtenfolge widerlegt werden. Den geologischen Befunden kam LÜDERS (1953) mit seiner "Strandwall-Hypothese" schon recht nahe. Sie besagt, daß die Inseln aus einem langgestreckten Strandwall, welcher durch einzelne Baljen durchbrochen wurde, entstanden sind. Somit müssen Strandwall, Inseln und Watt das gleiche Alter haben.

Eine ähnliche Auffassung vermitteln auch die von OELE et al. (1979) herausgegebenen paläologischen Karten der südlichen Nordseeküste für die Perioden 7500, 5000 bzw. 2000 Jahre v. h.. Zu berücksichtigen ist jedoch, daß das Vorkommen solcher geschlossener Strandwallsysteme rein hypothetisch ist, weil durch die transgredierende Nordsee sämtliche frühere Ablagerungen des Strandsandes im Bereich vor den heutigen Inseln zerstört sind.

Nach der heute allgemein akzeptierten, von BARCKHAUSEN (1969) entwickelten "Platen-Hypothese" sind die Barriere-Inseln allein auf das Kräftespiel von Strömung, Seegang und Wind zurückzuführen. Die anfangs noch periodisch überfluteten Sandplatten wuchsen über den Meeresspiegel hinaus und wurden hochwasserfrei. Durch Ausblasen von Sand am nassen Strand der oberflächlich abtrocknenden Plate und anschließender Ablagerung dieses Materials hinter physikalischen bzw. biologischen Hindernissen wird die Dünenbildung eingeleitet. Das Inselstadium ist erreicht, sobald diese Dünen durch Vegetation festgelegt werden können. Umfassendere Darstellungen über die Entstehung und Lagestabilität der einzelnen Inseln finden sich u.a. bei EHLERS (1984, 1986), STREIF (1990) und POTT (1995).

Zu berücksichtigen ist jedoch, daß die Ostfriesischen Inseln genau wie die Nordfriesischen Inseln das Stadium der "Geestkerninseln" durchlaufen haben (STREIF 1990). An der Ostfriesischen Küste sind diese jedoch im jüngeren Atlantikum und im Subboreal von marinen Sedimenten überflutet worden, so daß der Verlauf der heutigen Inselkette keinerlei Beziehung mehr zur früheren Abdachung der Geest aufweist. Die Ostfriesischen Inseln sind somit junge Bildungen des Holozäns.

2.3 Die Geologie der ostfriesischen Küstenregion

Das Holozän läßt sich für das ostfriesische Küstengebiet wie folgt gliedern:

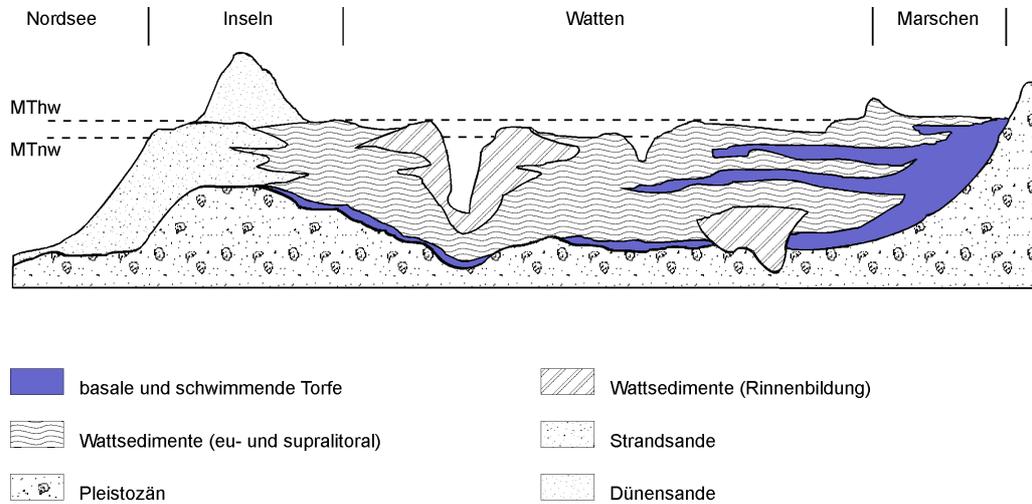


Abb. 2: Schematischer geologischer Schnitt von einer Düneninsel bis zum Geestrand (STREIF 1990).

In ungefähr zehn bis fünfzig Metern Tiefe unter NN bilden elsterzeitliche Sande die Geest-Basis der Insel (FISCHER 1975). Darüber liegt ein etwa 35 Meter mächtiger Sedimentkörper von wechselnder Zusammensetzung. Auf die pleistozänen Sande folgen Torf- und Brackwassersedimente. Anschließend überwiegen marine Sedimente und Wattsedimente, die zum Teil durch schmale Torfeinlagerungen, welche den Meeresspiegelanstieg im Holozän markieren, unterbrochen sind. Jeder Meeresspiegelanstieg wird durch eine Sedimentschicht und jede Stillstandsphase durch eine Torfzone des Küstenrandmoores markiert. Diese marin geprägte Schichtenfolge schließt nach oben mit Salzwiesen- und Anmoorbildungen zum Supralitoral ab. Die Dünen stellen die jüngste geologische Einheit der Inseln dar.

2.4 Die Böden und der Wasserhaushalt auf den Ostfriesischen Inseln

Hauptbestandteile der Inselböden sind Mittelsand, Feinsand und Schluff. Im Norden der Inseln befinden sich Sandplatten, die aus fein- bis mittelsandigen und kalkhaltigen Rohböden bestehen. Daran schließen nach Süden die Dünensande an, die sich mit zunehmendem Alter vom weißen, kalkhaltigen Sand zum grauen, humusreichen sauren Sand entwickeln. In Dünentälern, in denen während des Winterhalbjahres das Grundwasser hoch ansteht, bilden sich je nach Vernässungsgrad Torf oder Gley- bzw. Naßgleyböden aus. Im Schutz der Dünen, zwischen Insel und Festland, wo durch den

Gezeitenwechsel das Wasser zum Stillstand kommt, haben sich Marschböden entwickelt.

Die geringe Wasserhaltekapazität der Sande läßt die Niederschläge schnell versickern. Das versickerte Süßwasser lagert sich aufgrund seiner geringeren Dichte dem salzhaltigen Grundwasser linsenförmig auf. Unter den Inseln existieren in der Regel bei NN -30 m bis NN -40 m eine oder mehrere Süßwasserlinsen (WICHMANN 1980, STREIF 1990).

2.5 Das Klima im Untersuchungsgebiet

Die Ostfriesischen Inseln liegen im Bereich des gemäßigten ozeanischen Klimas mit geringen Temperaturschwankungen und relativ hoher Luftfeuchtigkeit. Mit einer jährlichen Durchschnittstemperatur von 14,5 °C gehören sie zu den wärmsten Gebieten Norddeutschlands. Eine Höchsttemperatur von 26 - 27 °C wird nur an durchschnittlich sechs Tagen im Jahr erreicht. Die wärmsten Monate sind Juli und August; Frost tritt in der Regel zwischen Mitte November und Anfang April auf. Mit einer Durchschnittstemperatur von 1,0 - 1,2 °C ist der Januar der kälteste Monat. Im Winter treten häufig kalte Polarluftmassen auf, die die Temperatur auf -10 bis -20 °C sinken lassen. Die Zahl der Frosttage liegt bei 50 Tagen pro Jahr. Auf dem benachbarten Festland werden 90 Frosttage pro Jahr erreicht. Schneefall ist selten, und der Schnee bleibt nicht länger als ein bis drei Tage liegen. Bei einem mittleren Bewölkungsgrad von 65 % ist die Sonnenscheindauer recht groß. Sie schwankt zwischen acht Stunden pro Tag im Mai und einer Stunde pro Tag im Dezember. Die Strahlungsintensität wird durch die Meeresoberfläche und freie Sandflächen verstärkt.

Die Niederschläge liegen mit 727 - 746 mm deutlich niedriger als auf dem Festland. Im August fallen davon ca. 95 mm; im Februar und März ist es bei durchschnittlich 42 mm Niederschlag relativ trocken. Bedingt durch den Einfluß der Meere liegt die relative Luftfeuchtigkeit ständig zwischen 80 und 90 %, wobei das Minimum im Mai bis Juni und das Maximum im Dezember bis Januar erreicht wird. Die Niederschläge sind nahezu gleichmäßig über die gesamte Insel verteilt. Von den makroklimatischen Faktoren kommt dem Wind eine große Bedeutung zu. Die Windgeschwindigkeiten und Temperaturen sind sowohl vom Relief und der Exposition, als auch vom Substrat und der Vegetation abhängig und variieren so auf der ganzen Insel.

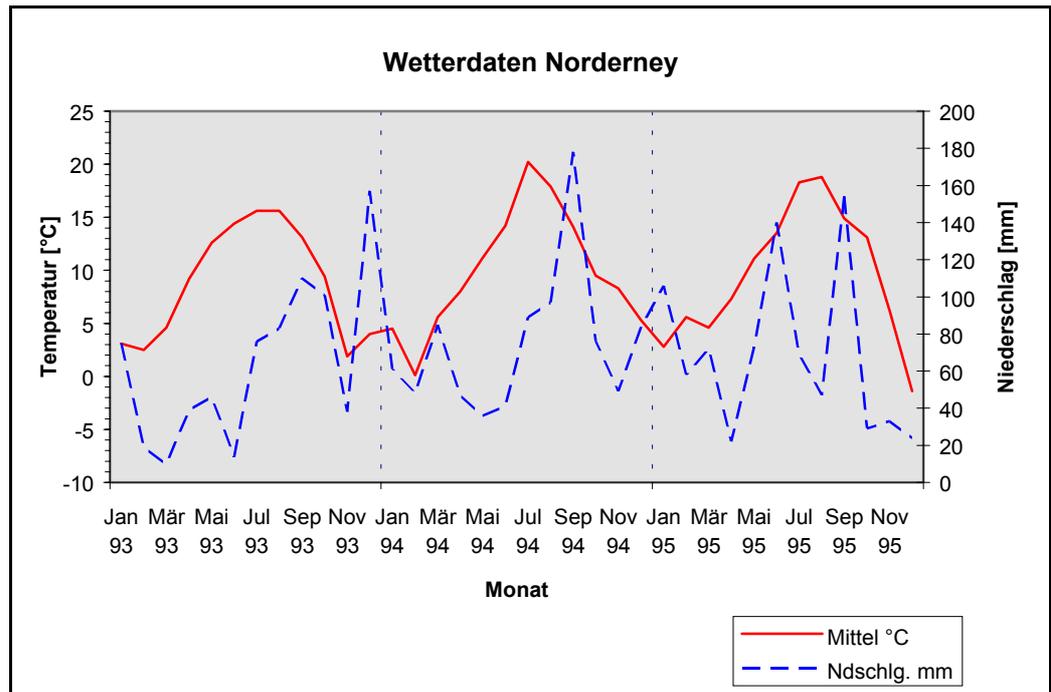


Abb. 3: Klimadiagramm (erstellt nach Daten des DEUTSCHEN WETTERDIENSTES, Januar 1993 bis November 1995).

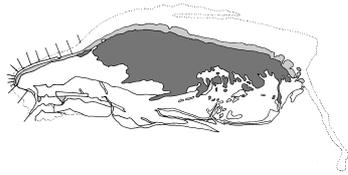
Schwere Sturmfluten treten auf, wenn Sturmtiefs, die zu 85 % aus westlichen Wetterlagen entstehen, mit einer Springtide zusammenfallen. Dabei treffen maximale Windgeschwindigkeiten mit stark auflaufendem Hochwasser zusammen.

2.6 Die naturräumliche Gliederung auf den Ostfriesischen Inseln

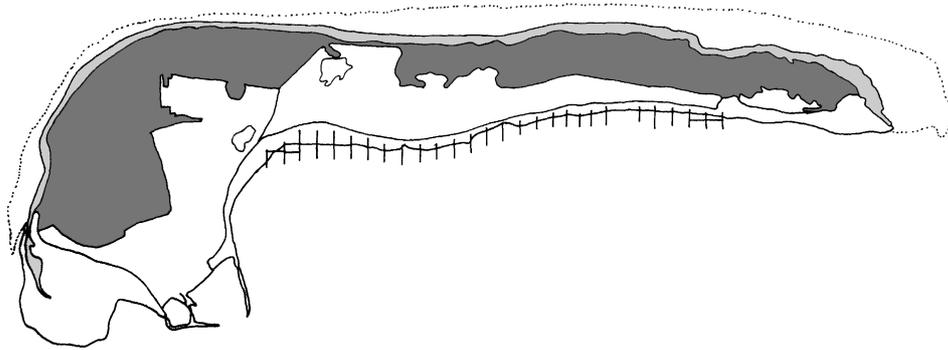
Die naturräumliche Gliederung der Ostfriesischen Inseln ist sehr einfach gestaltet. Sie setzt sich aus dem seewärts gelegenen Strand daran anschließenden Dünen und den Salzwiesen als Abschluß zum Watt zusammen.

Beim Strand ist eine Unterteilung in den nassen Strand, der noch regelmäßig überflutet wird und vegetationsfrei ist, und den trockenen Strand, der gelegentlich überflutet wird und an dem Flutmarken, Spülsäume und auch erste Pflanzen auftreten, üblich. Die Dünen werden in Primär-, Sekundär- und Tertiärdünen unterteilt. Sie sind von typischer Dünenvegetation bewachsen und dem Einfluß des Meeres entzogen. Die wattseitig angrenzenden Salzwiesen werden noch periodisch überflutet und tragen eine dem Standort angepasste typische Vegetation. Die Dünen nehmen in diesem Gesamtlebensraum aber den flächenmäßig größten Anteil ein (Abbildung 4).

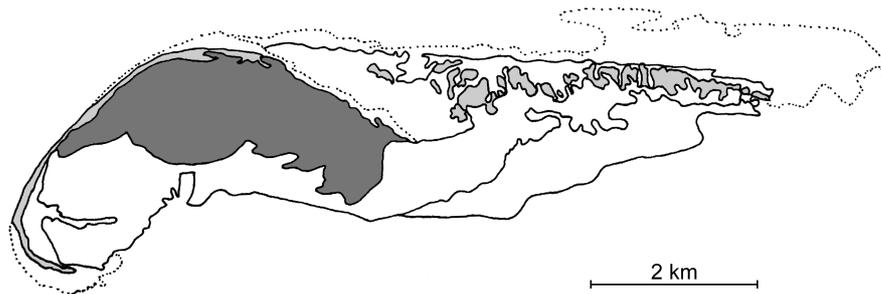
Baltrum



Langeoog



Spiekeroog



2 km



Randdüne



Grau- und Braundüne

Wangerooge

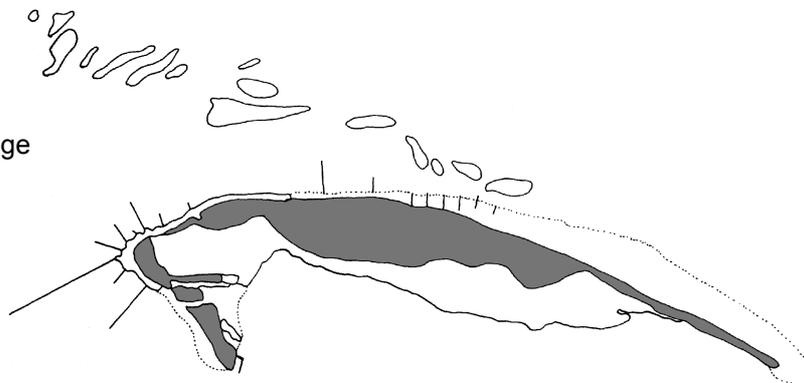


Abb. 4: Die Flächenanteile der Dünen auf den untersuchten Inseln (verändert nach SINDOWSKI 1973).

Bedingt durch Meeresströmung, Wind- und Sandbewegung bilden die Küstendünen, einen Lebensraum, in dem eine sehr hohe Dynamik vorherrscht. Die Standortverhältnisse sind sowohl räumlich als auch zeitlich sehr wechselhaft. Diese ausgeprägte Dynamik spiegelt sich in der Vegetation wider.

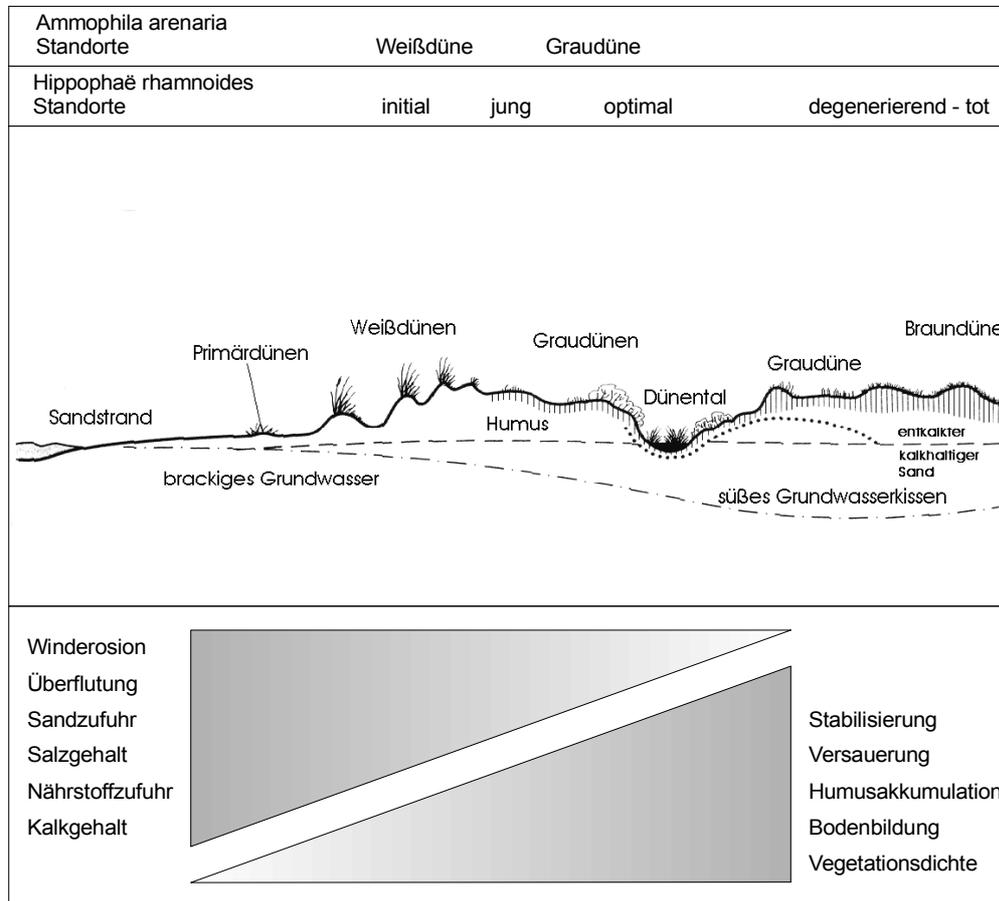


Abb. 5: Schematisierter Dünenquerschnitt und wichtige Einflußgrößen auf den Ostfriesischen Inseln (verändert nach ELLENBERG 1996).

Abbildung 5 zeigt schematisiert die Vegetationsabfolge und die einsetzende Bodenbildung auf den Düneninseln der Nordsee. Der Prozeß der Dünenbildung wird durch obligate Halophyten wie *Elymus farctus* eingeleitet. Sobald es zur Ansammlung von Süßwasservorräten in den Primärdünen kommt, kann sich *Ammophila arenaria* etablieren. Bei den Strandgräsern spielen Früchte für die Erst- und Wiederbesiedlung eine untergeordnete Rolle. Entscheidend ist eine schnelle Ansiedlung durch Rhizombruchstücke, die sich rasch bewurzeln können und den austreibenden Halmen einen Nährstoffvorrat bieten. Dabei sind „Vielknotenfragmente“ am erfolgreichsten (ELLENBERG 1996). Hat sich *Ammophila arenaria* erst einmal angesiedelt, so verdrängt es als der effektivste Sandfänger seine Wegbereiter sehr schnell. Zu beobachten ist ein rasches Anwachsen der Weißdüne. Auf der Kuppe der Weißdüne finden sich

schließlich erste Ansiedlungen von *Hippophaë rhamnoides*. Die Art konnte sich entlang der Nordseeküste rasch ausbreiten, da die Früchte von Vögeln verbreitet werden und nach der Darmpassage eine Keimungsrate von 95 - 100 % aufweisen. Die entscheidende Ansiedlungsursache war aber die konkurrenzarme Pioniersituation und der ausreichende Kalkgehalt der hiesigen Dünensande. Bevorzugt siedelt *Hippophaë rhamnoides* dort, wo seine Wurzeln das Grundwasser erreichen. Wo dies nicht mehr möglich ist, sind mehrere Wurzelhorizonte ausgebildet, von denen der unterste Kontakt zum Grundwasser hat (STOCKER 1970).

2.7 Die aktuelle Vegetation der Untersuchungsflächen

Entsprechend der Vegetationsabfolge befinden sich die Hauptvorkommen von *Ammophila arenaria* auf der Randdüne, der am weitesten seewärts gelegen Weißdüne. Es handelt sich hierbei um Dominanzbestände oder zumindest sehr artenarme Bestände des *Elymo-Ammophiletum typicum*. Auf der Kuppe oder an der Leeseite dieser Randdünen treten erstmals junge *Hippophaë rhamnoides*-Bestände auf. Aus pflanzensoziologischer Sicht sind diese Bestände als *Elymo-Ammophiletum festucetosum arenariae* in der Variante mit *Hippophaë rhamnoides* anzusprechen.

Im Schutz der Weißdünen, sowohl auf der Leeseite der jüngsten als auch im Lee vorheriger Generationen, bilden sich stattliche *Hippophaë rhamnoides*-Gebüsche aus. Diese Bestände erreichen in ihrer Optimalphase sehr hohe Deckungsgrade und weisen nahezu keinen Unterwuchs auf. Eine Bodenbildung hat noch nicht eingesetzt. Bei fortschreitender Sukzession und mit zunehmendem Alter geht die Vitalität des Sanddornes zurück, und die Deckungsgrade sinken auf maximal 40 bis 50 % ab. In diesen Beständen findet man wieder verstärkt krautigen Unterwuchs, oder Nitrophyten wie *Rubus spec.* und *Sambucus nigra* dringen in die Bestände ein. Diese Entwicklungsstadien werden in den durchgeführten Untersuchungen als degenerierende Sanddorngebüsche bezeichnet. In diesen Flächen ist schon eine deutliche Bodenentwicklung auszumachen. Als abgestorbene *Hippophaë rhamnoides*-Gebüsche werden Bestände bezeichnet, bei denen keine Belaubung mehr vorhanden ist. Zumeist befinden sich diese Bestände räumlich gesehen schon im Bereich der Grau- oder Braundüne. Nicht in die Untersuchungen einbezogen wurden Bestände, bei denen das Absterben des Sanddornes auf eine erhöhte Salzkonzentration zurückzuführen ist. Davon betroffen sind Standorte, die von den winterlichen Sturmfluten erreicht werden.

Als Graudünen-Standorte von *Ammophila arenaria* werden Flächen geführt, bei denen eine Bodenbildung stattgefunden hat, und die schon über eine Vegetationsdecke verfügten, bevor sich der Strandhafer erneut ansiedelte. Die Neuansiedlung von *Ammophila arenaria* kann durch mechanische Faktoren wie sekundäre Windanrisse, oder durch biologische Faktoren wie Überalterung und Zusammenbruch der in der Sukzession vorangehenden Vegetation begründet sein. Diese Vegetationsbestände sind im Bereich der Grau- und Braundünen anzutreffen.

Prozesse äolischer Substratablagerungen vollziehen sich nicht kontinuierlich. Sich in Stillstandphasen ausbreitende Vegetation kann dabei immer wieder übersandet werden. Die während der Übersandungsphase neu entstandene Dünenoberfläche durchläuft danach erneut alle Stadien der Sukzession. Bei dem dabei verlagerten Sand kann es sich auch um ein zuvor bereits festgelegtes Substrat handeln.

2.8 Anthropo-zoogene Veränderungen auf den Inseln

Nimmt man eine Einteilung in naturnahe, halbnatürliche und Kulturlandschaften vor (WESTHOFF 1996), so zählen die Inseldünen mit ihrer noch weitgehend einheimischen Flora und Fauna zu den naturnahen Lebensgemeinschaften.

Außer menschlichen Einflüssen sind aber auch Tiere an der Verfremdung dieser Standorte beteiligt. In den Randdünenbereichen hat der Einfluß von Möwen, Fasanen und Kaninchen kaum Auswirkungen. Hier wird auf einigen Inseln, zum Beispiel Baltrum und Wangerooge, der natürliche Standort des Strandhafers nur durch intensive Befestigungsmaßnahmen des Küstenschutzes beeinträchtigt. Die Bereiche, in denen sich *Hippophaë rhamnoides*-Gebüsche etablieren, werden auf einigen Inseln stark von Fasanen als Schlafplätze frequentiert. Da beispielsweise auf Spiekeroog der Besatz mit Fasanen sehr hoch ist, und diese sich zumeist in Ortsnähe aufhalten, weil sie dort angefüttert werden, findet man hier nur wenige Gebüsche, die nicht deutliche Nutzungsspuren durch die Vögel aufweisen. Welche Auswirkungen das auf die Pflanze hat, ist noch nicht erforscht. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß durch die Tiere eine schnellere Eutrophierung der betroffenen Standorte einsetzt.

Auf Baltrum spielen jedoch Kaninchen die entscheidende Rolle. Direkt in den Randdünen treten sie nicht in Erscheinung, dafür aber umso massiver in den Graudünen. Hier finden sich zahllose Sanddorngebüsche, bei denen durch die Wühltätigkeit der Nager das Wurzelsystem großflächig freigelegt wurde. Auch in

Ammophila arenaria-Beständen der Graudünen haben ihre Aktivitäten starke Auswirkungen.

Eine wichtige Rolle spielt auch die stetige Ausbreitung der Möwenkolonien in den Dünengebieten. Diese Bereiche werden während der Brutzeit von Ornithologen vor Störungen durch Touristen geschützt und dehnen sich immer weiter aus. In den betroffenen Bereichen, zumeist Graudünen, ist die Vegetation eine völlig andere, als im Zuge der natürlichen Sukzession zu erwarten wäre. Hier spiegelt sich der erhöhte Eintrag von Nährstoffen, insbesondere von Stickstoff, deutlich in der Vegetation wider.

So ändert sich die Naturnähe dieses Systems, und es ist abzuwägen, ob nicht gewisse Störungen in den Randbereichen solcher Brutkolonien eine weitere schleichende Vergrößerung dieses Areals verhindern würden.

2.9 Auswahlkriterien für die Probeflächen

Für die Untersuchungen auf den ostfriesischen Inseln Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge wurden möglichst ähnliche Bestände ausgewählt. Die Standortbedingungen sollten hinsichtlich Substrat, angrenzender Vegetation, Exposition, anthropo- und zoogener Beeinflussung sowie mikroklimatischer Bedingungen möglichst vergleichbar sein. Die Flächen wurden so ausgewählt, daß die natürliche Sukzession der Dünenvegetation berücksichtigt bleibt.

Natürliche, vom Menschen nahezu unberührte Flächen sind fast nicht existent. In vielen Bereichen ist durch Küstenschutzmaßnahmen keine ungestörte Dünenentwicklung von der Primärdüne zur Weiß-, Grau- und Braundüne mehr zu beobachten.

Die Struktur der Pflanzengesellschaften gab die Begrenzung der Probeflächen vor, in denen die biozöologischen Untersuchungen durchgeführt wurden. Dazu sollten die in der Pflanzensoziologie gängigen Kriterien wie Homogenität, gleiche Artenanzahl und gleiches Alter erfüllt sein.

Homogene Bestände, nach Möglichkeit auch Dominanz- oder Einartbestände, für *Ammophila arenaria* im Weißdünenbereich konnten – mit Ausnahme von Wangerooge – auf allen Inseln ausgemacht werden. Mit fortschreitender Sukzession wird es immer schwieriger, bedingt durch die Zunahme der Artenanzahl, vergleichbare Bestände zu finden. Das Auftreten oder Fehlen einer Art genügt, um die Konkurrenzverhältnisse zu verändern.

3 Grundlagen und Methoden

3.1 Pflanzensoziologische Methoden

Die Vegetationsaufnahmen und die Verarbeitung zu Vegetationstabellen wurden nach der klassischen Methode von BRAUN-BLANQUET (1964) durchgeführt. Um eine gute Vergleichbarkeit der untersuchten Flächen zu erreichen wurden Flächen ausgewählt, die folgende Kriterien erfüllten:

- vergleichbare Bestandsgröße und Homogenität
- gleiche Exposition
- vergleichbare mittlere Artenanzahl.

Die Größe der Aufnahmeflächen richtet sich soweit wie möglich nach Vorschlägen von DIERSSEN (1990). Die Artmächtigkeit wird nach + (höchstens 1 % deckend), 1 (1 - 5 %), 2 (> 5 - 25 %), 3 (> 25 - 50 %), 4 (> 50 - 75 %) und 5 (> 75 - 100 %) angegeben.

Auf den Ostfriesischen Inseln Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge wurden verschiedene Komplexe des Elymo-Ammophiletum und des Hippophao-Sambucetum untersucht. Es sollten für beide Assoziationen sehr junge, vitale Komplexe bis hin zu absterbenden oder stark degenerierten Beständen berücksichtigt werden. Im Falle von *Ammophila arenaria* lassen sich als Anfangsstadien auf jeder Insel, mit Ausnahme von Wangerooge, Dominanzbestände finden, bei denen eine Konkurrenz mit anderen Arten auszuschließen ist. Weitere Standorte mit *Ammophila arenaria* in den Graudünen sind auf allen Inseln ausgebildet.

Schwieriger ist es im Falle von *Hippophaë rhamnoides*, solche nahezu identischen Flächen zu finden. Selbst in den jüngsten, den sogenannten Initialstadien, treten schon eine Reihe anderer Arten auf, da das Hippophao-Sambucetum aus dem Elymo-Ammophiletum *festucetosum* hervorgeht. Als Abschluß oder Altstadium wurden dann Bestände ausgewählt, die für alle Inseln wieder möglichst ähnlich und in etwa gleich alt sind. Nicht berücksichtigt wurden Bestände, deren Absterben offensichtlich durch den Salzeinfluß aus winterlichen Sturmfluten ausgelöst wurde.

3.2 Vitalitätsbeschreibungen und Bonitierungen der untersuchten Arten

3.2.1 Altersbestimmung bei Hippophaë rhamnoides

Für die makroskopische Bestimmung wurden hier nur Rezentholzquerschnitte verwendet. Der Holzquerschnitt von Hippophaë rhamnoides weist einen dunklen Farbkern und eine halbring- bis ringförmige Anordnung der Gefäße auf. Das Mark im Stamminneren ist mehr oder weniger zentrisch von den Jahresringen umgeben. Dabei liegen die größten Gefäße nicht immer unmittelbar an der Jahresringgrenze. Die Frühholzporen sind einzeln oder in Nestern und die Spätholzporen nur einzeln angeordnet. Weitere Bestimmungsmerkmale sind bei SCHWEINEGRUBER (1990) zusammengestellt.

Die Jahresringe wurden mit der Lupe bei 4-facher Vergrößerung ausgezählt und in Relation zum Stammdurchmesser gestellt. Zur Auswertung dienten die Werte ausgewählter repräsentativer Bestände.

3.2.2 Die Vitalität von Hippophaë rhamnoides

Nach Untersuchungen von ZOON (unpubl.) besteht bei Hippophaë rhamnoides an einjährigen Zweigen eine signifikante Korrelation zwischen der mittleren Biomasse und dem Xylemzuwachs. Die Vitalität von Hippophaë rhamnoides wurde in Anlehnung an ZOON et al. (1993) mit einem Index von 0 bis 5 beurteilt.

Dabei bedeutet:

0 = seneszent

1 = Individuen mit vereinzelt Blättern

2 = alternde Individuen, vergilbte Blätter, nur oberes Drittel der Pflanze belaubt

3 = vergilbte Blätter aber mehr als 2/3 der Pflanze belaubt

4 = vitale Pflanzen, geringes Schadbild

5 = völlig vitaler Zustand

Zusätzlich zur Vitalität wurde der Gesamteindruck und Zustand eines untersuchten Hippophaë rhamnoides-Bestandes wie in der nach folgenden Tabelle 2 zu entnehmen eingestuft.

Tab. 2: Einstufungen des Zustandes der untersuchten Hippophaë rhamnoides-Bestände.

i-j	initiale bis sehr junge Bestände, die sich selten zu Gebüschern entwickeln
op	optimaler Zustand, gesunde Einzelindividuen, die geschlossene Bestände bilden
de	degenerierende Bestände, z.T. sind einzelne Individuen nicht mehr so vital und der Deckungsgrad geht zurück
t	Einzelindividuen sind abgestorben und man kann nicht mehr von Sanddorn-Gebüschern sprechen, grasiger Unterwuchs und Totholz dominiert

3.2.3 Bonitierung von *Ammophila arenaria*

Die Beurteilung der Vitalität kann für ein einzelnes Individuum oder für eine Gruppe von Individuen, z.B. einer Pflanzengesellschaft durchgeführt werden. Wenn von der Vitalität von *Ammophila arenaria* gesprochen wird, ist die Vitalität der einzelnen Individuen in einer festgelegten Probestfläche gemeint. Dabei wird einem Individuum eine hohe Vitalität zugesprochen, wenn die Wuchsleistung, d.h. Wuchshöhe und Anzahl intakter Blätter sowie die Samenbildung hoch sind. Es besteht aber auch die Möglichkeit die Vitalität eines Bestandes zu beurteilen. Eine Pflanzengesellschaft wird dabei als gesund eingestuft, wenn die Deckung und die Biomasseproduktion hoch sind. Die Vitalität beruht somit auf synergistischen Effekten von Wachstumsmustern und der Vitalität der beteiligten Individuen.

In den untersuchten Strandhaferbeständen wurden folgende Größen ermittelt:

- Wuchshöhe der Pflanze, gemessen von der Substratoberfläche bis zur Blattspitze des jüngsten Blattes in cm
- Anzahl der Blätter pro Pflanze
- Länge der Ähren in cm, auf jeder Probestfläche wurden 20 Ähren ausgemessen
- Anzahl der Karyopsen pro Ähre
- Länge der Karyopsen in [mm]
- Gewicht der Karyopsen in [g]

3.3 Untersuchungen der Rhizosphäre

3.3.1 Gewinnung und Untersuchung der Wurzelproben bei Hippophaë rhamnoides

Auf den Inseln Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge wurden in Hippophaë rhamnoides-Beständen, in denen Nematodenproben entnommen wurden, auch Wurzelproben geborgen. In den Probeflächen wurden aus dem oberen Bodenbereich Blöcke mit einer Kantenlänge von 20 cm ausgestochen. Soweit möglich, wurden die Proben noch vor Ort von anhaftendem Sand und Fremdwurzeln befreit. Nicht eindeutig identifizierbare Wurzeln verblieben in der Probe und wurden später unter dem Binokular entfernt. Das Wurzelmaterial wurde in Plastikbeuteln luftdicht verpackt und bis zur Verarbeitung bei 4 °C gelagert.

Die Wurzeln von Hippophaë rhamnoides weisen charakteristische Merkmale auf und können relativ leicht von Wurzeln anderer Gehölze und krautiger Arten getrennt werden. Makroskopische Merkmale der Hippophaë rhamnoides Wurzeln sind:

- dunkelbraune Färbung der Wurzelrinde
- bei jüngeren Wurzeln ausgeprägte, dunkle Zeichnung
- nussartiger Geruch
- Knöllchenbildung an Nebenwurzeln

Für weitere Untersuchungen wurden die Wurzelproben im Labor mit Leitungswasser eingeweicht und durch vorsichtiges Lockern von Hand vom noch anhaftenden Substrat befreit. Die verbliebenen Wurzeln anderer Pflanzen wurden entfernt. Bei den verbliebenen Hippophaë rhamnoides Wurzeln erfolgte eine Trennung in Trägerwurzeln (Durchmesser > 2 mm) und Feinwurzeln (Durchmesser bis 2 mm). Eine Trennung der Fraktionen wurde vorgenommen, da das Feinwurzelgewicht eine Bezugsgröße zur Ermittlung der Knöllchenfrequenz (siehe Kap. 3.3.1.5) darstellt.

Sowohl Träger- als auch Feinwurzeln wurden auf das Vorhandensein von Wurzelknöllchen untersucht. Die Anzahl der Knöllchen wurde erfaßt und ihr Zustand beschrieben. Anschließend wurden sie vorsichtig von den Wurzeln abgetrennt um die Träger- und Feinwurzellängen zu messen.

3.3.1.1 Messung der Wurzellängen

Zur Messung der Wurzellängen wurde ein COMAIR ROOTLENGTH SCANNER verwendet. Hierbei handelt es sich um eine Glasplatte, die sich mit konstanter Geschwindigkeit dreht und von einem Scanner abgetastet wird (COMAIR ROOTLENGTH SCANNER, der Firma HAWKER DE HAVILLAND, Port Melbourne). Die gereinigten und nach Durchmessern sortierten Wurzeln wurden in ca. 1 bis 2 cm lange Stückchen zerschnitten. Jede Träger- und Feinwurzelfraktion wurde in 1 Liter Wasser gleichmäßig auf der Meßplatte verteilt und gemessen. Die Angabe der Wurzellänge erfolgt in m.

3.3.1.2 Biomasse der untersuchten Wurzeln und Knöllchen

Nach der Messung der Wurzellänge wurden die Träger- und Feinwurzelfractionen und die Knöllchen im Trockenschrank bei 100 °C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und gewogen.

3.3.1.3 Vitalität der Knöllchen

Die Vitalität der Knöllchen wurde nach der Methode von RITTER et al. (1986) anhand der Vitalfluoreszenz nach Färbung mit Fluoresceinacetat (FDA) bestimmt. Dazu wurden mediane Schnitte von den Knöllchen in FDA-Lösung angefärbt und unter UV-Licht in Sörensen-Puffer mikroskopiert.

Die Einteilung erfolgt bei RITTER et al. (1989) in fünf unterschiedliche Altersstadien. Hierbei wird die Vitalität folgender Strukturen bewertet: vitaler Hyphenmantel, vitales Hartigsches Netz, vitales Meristem und Leitgewebe und abgestorbene, von Pilzen sekundär besiedelte Gewebeteile. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde die Methode aufgrund einer anderen Fragestellung und der morphologischen Besonderheiten der Hippophaë rhamnoides Wurzeln modifiziert. Es erfolgt eine Unterscheidung in junge (Gewebe vollständig vital in allen Zellen), alte (Gewebe mit vitalen und abgestorbenen Bereichen) und abgestorbene Knöllchen (Gewebe abgestorben, keine Vitalfluoreszenz).

3.3.1.4 Anfertigung von Semidünnschnitten

Von Hippophaë rhamnoides-Wurzeln wurden Knöllchen unterschiedlichen Alters abpräpariert und zur Anfertigung von Semidünnschnitten in Kunstharz eingebettet. Die Fixierung der Knöllchen erfolgte mit einer 5 prozentigen Glutardialdehydlösung in 0,05 M Pepes Puffer (KARNOVSKY 1965). Die Präparation der Knöllchen wurde in folgenden Schritten durchgeführt:

- 1 Std. einlegen in 5 % Glutardialdehyd in 0,05 M Pepes Puffer (pH = 7)
- anschließend 3 mal in o.g. Puffer waschen
- 1 Std. in 2 % Os O₄ in 0,05 M Pepes Puffer einlegen
- 3 mal in H₂O dest. ausspülen
- anschließend in Aceton stufenlos entwässern
- Einbettung in Durcopan und dann 1 Tag bei 40 °C und 1 Tag bei 60 °C polymerisieren lassen
- Anfertigen der Schnitte am Pyrametom, Schnittstärke 2 µm
- Färbung der Schnitte mit Methylenblau nach Löffler

Die Auswertung dieser Dauerpräparate erfolgte mit Hilfe eines Lichtmikroskopes (Zeiss, Oberkochen). Bei photographische Aufnahmen wurde als Filmmaterial für Schwarzweißaufnahmen AGFAPAN APX 100 und für Farbaufnahmen Kodak Ektachrome 160 T verwendet.

3.3.1.5 Bestimmung der Knöllchenfrequenz

Aus der Menge der vorhandenen Feinwurzeln und der Anzahl bzw. dem Gewicht der gebildeten Knöllchen läßt sich die Knöllchenfrequenz errechnen (LYR 1960). In der vorliegenden Arbeit wurde für die Berechnungen das Trockengewicht der Wurzeln und Knöllchen nach Trocknung bei 105 °C bis zur Gewichtskonstanz zugrunde gelegt. Nur bei der Wurzellänge wurden die Daten des Frischmaterials eingesetzt.

$$\begin{aligned} \text{Knöllchenfrequenz} &= \frac{\text{Anzahl der Knöllchen}}{100 \text{ mg Feinwurzeln}} \\ \text{bzw.} &= \frac{\text{Gewicht der Knöllchen [mg]}}{100 \text{ mg Feinwurzeln}} \end{aligned}$$

3.3.2 Gewinnung und Untersuchung der Wurzelproben von *Ammophila arenaria*

Auf den Standorten mit *Ammophila arenaria* wurden in allen auf Nematoden untersuchten Probeflächen Feinwurzelproben entnommen. Das Wurzelmaterial wurde mit dem anhaftendem Sand in Plastiktüten verschlossen und vor Erwärmung geschützt. Noch am gleichen Tag wurden die Wurzeln vorsichtig mit Leitungswasser gewaschen und in einer Fixierlösung AFE (900 ml Ethanol 90 % + 50 ml Eisessig 100 % + 50 ml Formaldehyd 57 %) konserviert.

3.3.2.1 Ermittlung der Mykorrhizierung

Die Identifikation von Mykorrhiza in den Wurzeln erfolgt anhand ihrer typischen Strukturen (Myzel-, Arbuskel- und Vesikelbildung) durch die direkte Bonitur mit Hilfe eines Mikroskopes (Vergrößerung 100 - 250 fach). Von der zu untersuchenden Probe wurde eine repräsentative Anzahl von Wurzelstückchen (20 je Probe, je 1 cm lang) mikroskopisch bonitiert. Es wurde sowohl der Mykorrhizierungsgrad als prozentualer Anteil mykorrhizierter Wurzelstücke als auch die Mykorrhizierungsintensität als Maß für die Ausbreitung innerhalb der Wurzel ermittelt.

Die Bewertung für die Mykorrhizierungsintensität umfaßt folgende 4 Klassen (AL-RADDAD 1983, BACKHAUS 1984):

- 0 = mykorrhizafrei (oder Mycel liegt der Wurzel auf)
- 1 = bis zu 1/3 der Wurzel ist verpilzt
- 2 = bis zu 2/3 der Wurzel sind verpilzt
- 3 = mehr als 2/3 der Wurzel sind verpilzt

Da einige Mykorrhizastrukturen hyalin sind und ohne Anfärbung nicht zu erkennen ist ob es sich um septierte oder unseptierte Hyphen handelt, wurden Färbungen mit Trypanblau vorgenommen.

3.3.2.2 Trypanblau-Färbung an jungen Wurzeln

Die zu untersuchenden Wurzeln wurden zur Aufhellung über Nacht bei Raumtemperatur in 10 % KOH gelegt. Anschließend wurden sie kurz in Aqua dest. gewässert (3 x eintauchen) und dann für ca. 30 Min. in 10 % HCl angesäuert. Die so vorbereiteten Wurzeln wurden jetzt mit Trypanblau gefärbt (Trypanblau: 70 ml Glycerin, 70 ml

Aqua dest., 70 ml Milchsäure (ca. 90 %), 0,105 g Trypanblau). Die Farblösung wurde auf dem Magnetrührer erhitzt und je nach Stärke und Struktur der Wurzel wurde 30 - 60 sec. unter Rühren gefärbt.

Anschließend wurde in saurem Glycerin (saures Glycerin: 500 ml Glycerin, 450 ml Aqua dest., 50 ml 1% HCl) ca. 2 Min. entfärbt. Bei dieser Methode wird das gesamte Wurzelsystem gefärbt.

3.4 Bodenuntersuchungen

3.4.1 pH-Wert

Die Messung des pH-Wertes erfolgt in einer Suspension aus einem Gewichtsanteil Boden zu 2,5 Gewichtsanteilen Suspensierungsmittel. Als Suspensierungsmittel wurden sowohl destilliertes Wasser als auch eine 0,01 M Calciumchloridlösung eingesetzt. Es wurden jeweils 10 g luftgetrocknete Feinerde (2 mm gesiebt) im Erlenmeyerkolben mit 25 ml Suspensierungsmittel versetzt und ca. 1 Std. geschüttelt. Nach ca. 30 Min. wird der pH-Wert elektrometrisch gemessen (pH-Meter von WTW Type pH 390 und WTW pH-Elektrode Typ E 56).

Nach ELLENBERG (1958) und STEUBING (1965) kommt der in Wasser an der feldfrischen Probe gemessene Wert den natürlichen Verhältnissen am nächsten. Da es aber nicht möglich war, die Messungen vor Ort an feldfrischen Proben durchzuführen, wird in der vorliegenden Arbeit die Messung stets mit luftgetrocknetem Boden durchgeführt. Bei der Messung des pH-Wertes in 0,01 M CaCl_2 -Lösung erzielt man selbst bei einem weiten Boden : Lösungs-Verhältnis, eine höhere, dem pH-Wert der frischen Bodenprobe eher entsprechende H^+ -Aktivität. Die auf diese Weise gewonnene H^+ -Aktivität ist eine konventionelle Größe, da sie für jeden Boden nur bei einem bestimmten Wassergehalt gilt.

3.4.2 Bestimmung der elektrischen Leitfähigkeit der Bodenlösung

Zur Bestimmung der Elektrolytkonzentration ("Salzgehalt") von Bodenlösungen nutzt man die Tatsache, daß die Leitfähigkeit für elektrischen Strom vom Ionengehalt der Bodenlösung abhängig ist. Verschiedene Ionen tragen unterschiedlich zur Leitfähigkeit bei; folglich ist es nicht möglich, aus den Leitfähigkeiten absolute Ionenkonzentrationen zu errechnen. Ebenso ist die Leitfähigkeit abhängig von der Temperatur und

dem Dissoziationsgrad der Ionen. Es wurden jeweils zehn Gramm luftgetrockneter Feinboden mit 100 ml destilliertem Wasser eine Stunde lang geschüttelt. Anschließend wurde in der Suspension mit einem Leitfähigkeitsmeßgerät der Firma WTW mit Temperaturkompensation gemessen. Die Angabe der elektrischen Leitfähigkeit (EC) erfolgt in $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ bei 25 °C.

3.4.3 Natrium und Kalium-Bestimmung im Wasserextrakt

10 g luftgetrocknete Feinerde (1 mm gesiebt) wurden mit 25 ml destilliertem Wasser mindestens 1 Std. geschüttelt. Anschließend wurde der Extrakt filtriert und in einem Meßkolben auf 100 ml aufgefüllt. Die Bestimmung des Natrium- und Kaliumgehaltes erfolgte als Emissionsmessung am Atomabsorptionspektrometer (AAS) der Firma Carl Zeiss, bestehend aus einem Anzeigegerät PMQII, einem Monochromator mit Photomultiplier M4QIII und einem Flammenvorsatz FA2 für die Atomabsorptions- und Emissionsspektroskopie. Die ermittelten Konzentrationen wurden in Gewichtsprozent angegeben.

3.4.4 Calcium und Magnesium-Bestimmung im HCl-Extrakt

10 g Feinerde wurden mit 25 ml 10% HCl ca. 3 Std. auf die Schüttelmaschine gestellt und anschließend gefiltert (Nutsche). Das Filtrat wurde im Meßkolben auf 100 ml aufgefüllt.

Die Messung erfolgte am AAS als Atomabsorption, die Angabe der Konzentrationen erfolgte als Gewichtsprozent.

3.4.5 Bestimmung des Carbonatgehaltes

Der Carbonatgehalt wurde gasvolumetrisch mit der Apparatur nach SCHEIBLER ermittelt. Hierbei wird eine Mengenummessung des nach der Reaktion der Bodencarbonate mit Salzsäure gebildeten CO_2 durchgeführt. Unter Berücksichtigung der zum Versuchszeitpunkt herrschenden Temperatur- und Luftdruckverhältnisse kann anhand der freigesetzten CO_2 -Menge der Carbonatgehalt errechnet werden:

$$\% \text{CaCO}_3 = \frac{p \cdot V \cdot 273 \cdot 0,45}{760 \cdot T \cdot \text{Einwaage}[\text{g}]}$$

p = Luftdruck in Torr zur Zeit der Messung
V = abgelesenes Volumen CO₂ in [cm³]
T = Temperatur in Kelvin zum Zeitpunkt der Messung

3.4.6 Glühverlust

5 g luftgetrocknete Feinerde wurde in einen gewichtskonstant geglühten und gewogenen Porzellantiegel (LG) gefüllt und bei 105 °C im Trockenschrank bis zur Gewichtskonstanz getrocknet (TG). Nach dem Abkühlen über einem Trockenmittel im Exsikkator wurde das Gewicht bestimmt. Dann glüht man die Probe bei 500 °C im Muffelofen bis zur Gewichtskonstanz (GG).

$$\% \text{ Glühverlust} = \frac{\text{TG} - \text{GG}}{\text{TG} - \text{LG}} \cdot 100$$

3.4.7 Bestimmung des Kohlenstoffgehaltes durch nasse Veraschung

Der organisch gebundene Kohlenstoff wird durch das starke Oxidationsmittel Dichromat oxidiert. Da dieser Prozeß in wässriger Lösung abläuft, spricht man von "nasser Veraschung" (Lichterfelder Methode).

Die Menge an gebildeten Cr³⁺-Ionen ist der Menge an oxidiertem C direkt proportional. (Der Zusatz von Silbersulfat zur Schwefelsäure verhindert eine Störung des Oxidationsprozesses durch im Boden vorhandene Cl⁻-Ionen.)

Das gebildete, sehr stabile Cr³⁺-Ion zeigt eine breite Absorptionsbande bei 578 nm, die zur Extinktionsmessung verwendet wird. Gemessen wird mit einem Spektrophotometer von Kontron Instruments, Uvikon 931. Die Angabe des Kohlenstoffgehaltes erfolgt in Gewichtsprozent.

3.4.8 Bestimmung des Gesamtstickstoffgehaltes (DIN 19684, Teil 4)

Der organisch gebundene Stickstoff des Bodens wird durch Reaktion mit konzentrierter Schwefelsäure unter Zuhilfenahme eines Katalysators in Ammonium überführt (Aufschluß nach Kjeldahl). Mit Natronlauge wird der Ammoniumstickstoff als Ammoniak freigesetzt, mit Wasserdampf überdestilliert und in Borsäure als Titrationsvorlage

aufgefangen. Die Ammoniumboratvorlage wird anschließend mit Salzsäure gegen Mischindikator Nr.5 bis zur freien Borsäure zurücktitriert. Die Ergebnisse werden in Gewicht % auf zwei signifikante Stellen angegeben.

3.4.9 Bestimmung des Wassergehaltes (DIN 38414, Teil 2)

Der Wassergehalt des Bodens wurde gravimetrisch über den Gewichtsverlust nach 24-stündiger Trocknung bei 105 °C bestimmt. Die Angabe des Wassergehaltes erfolgt in Gewichtsprozent.

$$w_w = \frac{(m_b - m_c)}{(m_b - m_a)} \cdot f$$

w_w = Wassergehalt der Sedimentprobe, in %

m_a = Masse der leeren Schale, [g]

m_b = Masse der Schale mit Bodenprobe, [g]

m_c = Masse der Schale mit getrockneter Probe, [g]

f = Faktor zur Umrechnung: $F = 100 \%$

3.4.10 Durchwurzelungsintensität

Unter Durchwurzelungsintensität (W) wird die Anzahl der Feinwurzeln (Durchmesser < 2 mm) pro dm^2 verstanden. Sie wird an der leicht aufgerauhten Profilwand erfaßt. Die Einstufung erfolgt nach der bodenkundlichen Kartieranleitung (3. Aufl., 1982).

Tab. 3: Einstufung der Durchwurzelungsintensität.

Feinwurzeln/ dm^2	Bezeichnung	Kurzzeichen
1 - 2	sehr schwach	W1
3 - 5	schwach	W2
6 - 10	mittel	W3
11 - 20	stark	W4
21 - 50	sehr stark	W5
> 50	extrem stark bis Wurzelfilz	W6

3.5 Untersuchungen der Nematodengemeinschaften

In jeder Probefläche wurden zehn Bohrungen (mit einem Pürckhauer-Bohrer) bis zu einem Meter Tiefe durchgeführt. Der so gewonnene Bohrkern wurde in A (0 - 40 cm) und B (40 - 100 cm) Proben, oder gegebenenfalls in 0 - 10 cm, 10 - 20 cm, 20 - 30 cm und 30 - 40 cm Proben aufgeteilt. Das Material aus den entsprechenden Tiefen wurde miteinander vermischt und bis zur Aufarbeitung in Plastikbeuteln aufbewahrt. Von diesen Mischproben wurden jeweils 10 Proben à 100 ccm extrahiert. In Proben mit geringem Nematodenbesatz wurden aus 500 ccm Erde und reichlich Wasser (3 Liter) eine Aufschlämmung gemacht, deren Überstand über einen Siebsatz (2 mm bis 20 µm) dekantiert wurde, so daß eine Anreicherung der Nematoden in wenig Festsubstanz erfolgte. Dieser konzentrierte Extrakt wurde wie die anderen Bodenproben weiterbehandelt.

Die Proben für die Bodenanalyse wurden analog gewonnen von Pflanzenrückständen befreit, auf 1 mm gesiebt, luftgetrocknet, und dann im Labor analysiert. Die Proben zur Wassergehaltsbestimmung blieben von diesem Vorgang ausgenommen. Die Temperaturprofile einzelner Flächen wurden im Gelände ermittelt.

3.5.1 Extraktion und Fixierung der Nematoden

In der vorliegenden Arbeit wurde die Trichterextraktion nach BAERMANN (1917) verwendet. Die Extraktionsapparatur besteht aus einer Reihe von Plastiktrichtern, denen jeweils ein Sieb aufgelegt ist. In das Sieb wird ein Fließpapier eingelegt, auf das dann die Probe aufgebracht wird. In den Trichter wird soviel Wasser gegeben, daß die Probe konstant feucht bleibt und zwischen Probe und Wasserspiegel keine Luftblase entsteht.

Das Fließpapier ist für die Nematoden durchwanderbar, hält aber die Erde zurück. Auf das Fließpapier werden

- 100 ccm Probe oder
- der konzentrierte Extrakt aus 500 ccm Erde

aufgebracht. Der Trichterauslauf wird mit einem Hahn verschlossen und der Trichter bis knapp über die Bodenprobe mit Wasser gefüllt. Die Probe wird so 48 Stunden feucht gehalten. Anschließend werden ca. 20 ml Wasser am Trichterablauf in ein Schnappdeckelglas abgelassen.

Diese Probe wurde ca. 1 Stunde im Kühlschrank gekühlt. Danach wurde die überstehende Flüssigkeit bis auf 1 ml, der die Nematoden enthält, vorsichtig abgesaugt.

Die Tiere wurden jetzt mit einer 60 - 63 °C heißen Fixierlösung (TAF) aus 91 Teilen destilliertem Wasser, 7 Teilen Formaldehydlösung (37%) und 2 Teilen Triethanolamin (reinst) fixiert.

Mit Hilfe eines Inversmikroskopes der Firma Zeiss wurden die Proben bei 400- oder 500-facher Vergrößerung determiniert und gezählt.

3.5.2 Bestimmung der Nematoden

An Bestimmungsliteratur wurden die Arbeiten von MEYL (1960), GOODEY (1963), ANDRÁSSY (1976, 1984a), BONGERS (1988) und NICKLE (1991) benutzt. Die systematische Einteilung erfolgte im wesentlichen nach ANDRÁSSY (1976, 1984) und BONGERS (1988).

In der Regel wurden die Nematoden bis zur Gattung bestimmt. Nicht eindeutig identifizierte Individuen und Larven wurden quantitativ erfaßt, blieben aber für Berechnungen unberücksichtigt. Die Gruppe der Pflanzenparasiten wurde soweit möglich bis zur Art bestimmt. Traten Juvenilstadien schwer unterscheidbarer Arten nebeneinander auf oder fehlten zugehörige adulte Tiere, so wurden sie als "Larven mit oder ohne Mundstachel" in die Zählung aufgenommen.

3.5.3 Klassifikation der Nematodengemeinschaften

3.5.3.1 Trophische Gruppen

Die Nematoden sind die individuenreichste Metazoengruppe und besiedeln nahezu jeden Lebensraum. Um die Untersuchungsergebnisse überschaubarer zu machen und Vergleiche mit anderen Arbeiten zu ermöglichen, wurde eine Einteilung nach Ernährungstypen vorgenommen. Diese weit verbreitete und ursprünglich von der Mundhöhlenmorphologie der Nematoden abgeleitete Methode wurde im wesentlichen nach YEATES et al. (1993) vorgenommen. In Abweichung zu YEATES et al. (1993) wurden nicht acht, sondern nur fünf trophische Gruppen unterschieden (siehe Kap.4.3.3).

3.5.3.2 Maturity Index

Der "Maturity-Index" wurde von BONGERS (1990) als Maß für das Verhältnis von "Colonizer-" zu "Persister-Gruppen" entwickelt. Aus autökologischen Daten einzelner Familien und Gattungen entwickelte er eine "Colonizer-Persister-Skala", auf der jedem Taxon ein Wert zwischen 1 (= extreme "colonizer") und 5 (= extreme "Persister") zugeordnet wird. Aus diesen Angaben läßt sich dann der "Maturity Index" (MI) berechnen (siehe Kap. 4.3.4). Werden nur die C-P-Gruppen von 2 bis 4 berücksichtigt, so erhält man den "Plant-Parasitic Index" (PPI).

Um das Verhältnis von Colonizern zu Persistern in den Nematodenpopulationen deutlich zu machen, wurden die Daten in Form der von DE GOEDE (1993) vorgeschlagenen "c-p" -Gruppen Diagramme dargestellt (siehe Kapitel 5.5.7).

4 Die zu untersuchende Flora und Fauna

4.1 *Ammophila arenaria* (L.) Link

Ammophila arenaria ist ein kräftiges, aufrechtes und ausdauerndes Rhizomgras, das eine Höhe bis zu 120 cm erreicht. Die Art bildet sowohl horizontale als auch vertikale Rhizome aus. Junge Rhizome sind von blasser, weißer Farbe, weisen gelblichweiße Schuppenblätter auf und haben ein weißes, sehr einheitlich strukturiertes Mark. Alternde Rhizombereiche verfärben sich gelb bis braun, sind zumeist hohl, und die Schuppenblätter sind abgestorben. Ebenso verhält es sich mit den Wurzeln, die in jungem Zustand weiß und fleischig sind und mit zunehmendem Alter braun und holzig werden. Die Wurzeln weisen eine große Anzahl von „ruhenden Knoten“ auf, die gegebenenfalls aktiviert werden können. An jedem dieser Knoten bilden sich bis zu vier (nach PURER 1942 bis zu 6) Wurzeln, die sich anschließend reich verzweigen können.

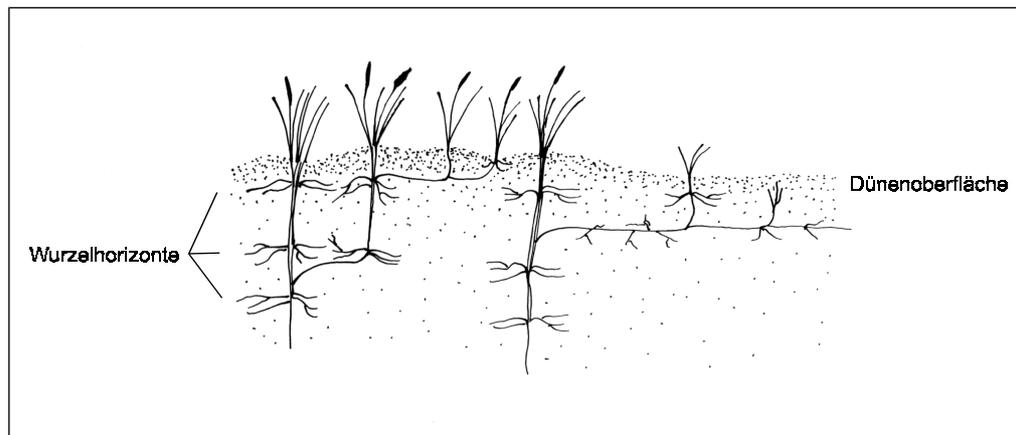


Abb. 6: Schema der Rhizomstockwerke von *Ammophila arenaria* in einer Weißdüne.

Die Ausbildung von oberirdischen Trieben, die in dichten Büscheln zusammenstehen, findet hauptsächlich entlang des Vertikalrhizoms statt. Der Hauptwurzelhorizont liegt etwa einen Meter unter der Substratoberfläche (SALISBURY 1952). Oft reichen die Wurzelhorizonte aber auch bis in eine Tiefe von zwei Meter hinab (WILLIS 1963) oder, nach BUCHENAU (1899), sogar bis zu fünf Meter. Diese „Rhizomstockwerke“ ermöglichen es dem Gras, mit der Übersandung Schritt zu halten. Der Strandhafer kann eine Aufsandung von bis zu einem Meter pro Jahr durchwachsen (RANWELL 1958, HUISKES 1979) und ist der effektivste Sandfänger. Auch im Winter stellt die Pflanze das Wachstum nicht komplett ein.

Die Ausbreitung erfolgt in erster Linie durch die vegetative Fortpflanzung. Der Ausbreitung über Früchte kommt nur eine untergeordnete Rolle zu. Schon eine Sandauflage von einem Zentimeter verhindert eine Keimung der Karyopsen (HUISKES 1979), und die Keimlinge können sich nur in sehr geschützten Bereichen etablieren. Pflanzen einer Generation können bis zu 100 Jahre alt werden.

Ammophila arenaria benötigt ein Substrat, das weniger als 1 % Seesalz aufweist. BENECKE (1930) hat experimentell nachgewiesen, daß bereits eine Konzentration von 1,5 % letal ist. Andere Faktoren beeinflussen das Wachstum von *Ammophila arenaria* kaum, solange das Substrat einen pH-Wert im Bereich von pH = 5 - 9 aufweist (HUISKES 1979).

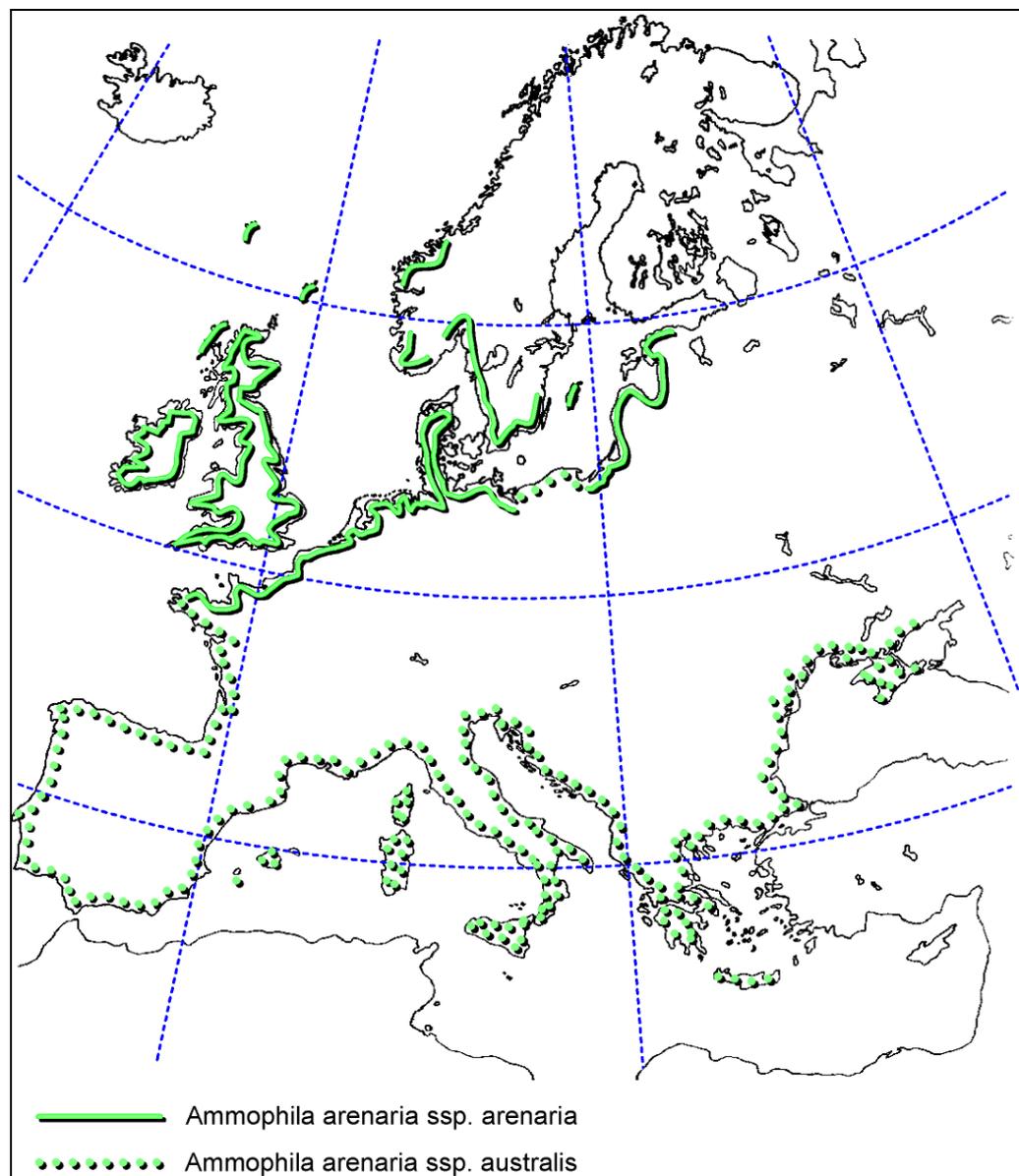


Abb. 7: Die Verbreitung von *Ammophila arenaria* in Europa (Atl. N. W. Eur., Atl. Br. Fl. Hegi Fl. ed. 1.1).

Das Gras dominiert die Küstendünen von Nord-Westeuropa, dem Mittelmeerraum, Australien und Nord-Amerika. Die Populationen in den Randdünen sind sehr uniform, zeigen aber eine hohe Vitalität der einzelnen Individuen auf. In alternden Dünen werden die Pflanzen als weniger robust, mit kürzeren und nicht so stark eingerollten Blättern und ohne Ausbildung von Infloreszenzen geschildert (HUISKES 1979). JANSSEN & WACHTER (JANSSEN 1951) beschreiben diese Form als *f. pumila* eine „ausgelaugte Dünenform“ in den Binnenlanddünen der Niederlande nahe Nunspeet und Soest. Das robuste Gegenstück wird von den gleichen Autoren als *f. composita* bezeichnet. Es ist in der Nähe von Hondsbosse Zeewering zu finden. HEGI (HEGI Fl. ed. 1,1) berichtet von einer *f. bracteata* P. Junge, die blattartige Brakteen aufweist. Die nordamerikanische *Ammophila breviligulata* weist gegenüber *Ammophila arenaria* eine kürzere, gestutzte Ligula auf, ist aber sonst mit ihm identisch. Diese Spezies kann als *Ammophila arenaria* ssp. *breviligulata* (Fernald) MAIRE et WEILLER bezeichnet werden (MAIRE 1953).

Die Sandbewegung ist der Schlüsselfaktor bei der primären Sukzession in den Vordünen, und so spielen hier *Ammophila arenaria*, *Ammophila breviligulata* (Nord-Amerika) und *Ammocalamagrostis baltica* die entscheidende Rolle. Da sie sich aus Rhizomfragmenten entwickeln und regenerieren können, sind sie in der Lage, erodierte Stellen erneut zu besiedeln. Vom Küstenschutz werden diese Arten zur Substratfestlegung angepflanzt. Der Vorgang der Sandakkumulation und die ökologische Reaktion von *Ammophila arenaria* auf Verschüttung werden in Arbeiten von MARSHALL (1965), HUISKES (1979), WILLIS (1989) und DISRAELI (1984) ausführlich dokumentiert. Sie konnten zeigen, daß *Ammophila arenaria* nur dort gut gedeiht, wo eine kontinuierliche Sandzufuhr stattfindet. Wird Sand in schon vorhandene Bestände eingeweht, so reagiert die Pflanze mit Internodienstreckung und Nodi-Bildung, und im frisch zugeführten Substrat werden neue, gesunde Wurzeln gebildet. Wird kein Sand abgelagert, und die neuen Wurzeln müssen in altem Substrat, das sich schon einmal in der Wurzelzone von *Ammophila* befand, gebildet werden, sind sie recht kurz, dunkel gefärbt, oft deformiert und haben nur wenige oder gar keine Wurzelhaare. Gleiche Beobachtungen werden auch von VAN DER PUTTEN (1993) und DE ROOIJ-VAN DER GOES (1996) dokumentiert.

4.1.1 Das "Ammophila-Problem"

Für den Rückgang der Vitalität und das Degenerieren von *Ammophila arenaria* gibt es unterschiedliche Theorien. Nach VAN DER PUTTEN (1993) bestehen folgende Beziehungen zwischen der Sandverlagerung und der Vitalität von *Ammophila arenaria*:

- Der angewehrte Sand hat einen Düngeeffekt und beliefert die Pflanze mit Nährstoffen. P, K und CaCO_3 werden abgelagert und verrottendes organisches Material stellt eine zusätzliche N-Ressource dar.
- Durch windbewegten Sand werden konkurrierende Arten eliminiert. Die Spezialisierung, Übersandung zu ertragen, ist möglicherweise ein Resultat der geringeren Konkurrenzfähigkeit gegenüber anderen Arten unter Normalbedingungen. In festgelegten Dünen wird der Strandhafer durch interspezifische Konkurrenz verdrängt.
- Windbewegter Sand verhindert ein physiologisches Altern der Pflanze. Die Wurzeln einer Pflanze haben nur eine begrenzte Lebensdauer und werden bei *Ammophila arenaria* aus den Knoten neu gebildet. Jeder Knoten kann nur eine begrenzte Anzahl von Wurzeln hervorbringen, und die Bildung neuer Nodi wiederum hängt von der Deposition frischen Substrates ab.
- Die Besiedlung frischen Sandes verhindert den Kontakt von *Ammophila arenaria* mit Phytopathogenen und schädlichen Bodenorganismen, die bei der Degeneration der Art am natürlichen Standort eine Rolle spielen können (VAN DER PUTTEN 1988).

Die schädliche Wirkung beruht wahrscheinlich auf dem Zusammenwirken von Nematoden und Pilzen, die sowohl in der festgelegten Düne mit degeneriertem Strandhafer als auch in der noch beweglichen Düne mit vitalen Pflanzen gefunden wurde. In den Randdünen wird die Pflanze mit Sand überweht, der noch keine schädlichen Organismen enthält, und *Ammophila arenaria* kann so neue Wurzeln in diesem nicht infizierten Substrat bilden. Hält die Sandzufuhr an, so kommt die Pflanze nicht mit den schädlichen Organismen in Berührung, weil für den Befall neugebildeter Wurzeln etwa einen Zeitraum von einem Jahr nötig ist. Bei konstanter Nachlieferung von nicht kontaminiertem Substrat hat die Pflanze so die Möglichkeit, mit regelmäßiger Wurzelneubildung einer schädlichen Wirkung der Organismen zu entgehen („escape hypothesis“).

In festgelegten Dünen gibt es diese Möglichkeit nicht, und die Folge davon ist nach VAN DER PUTTEN (1993) eine herabgesetzte Vitalität von *Ammophila arenaria*. Eine Wurzelneubildung ist in diesen Bereichen nur in Substrat möglich, das sich schon im Kontakt mit *Ammophila* Wurzeln befand und somit die schädlichen Organismen bereits enthält. Als Folge treten bei den neu gebildeten Wurzeln nur sehr kurze Verzweigungen und kaum Wurzelhaare auf. Dies wiederum verschlechtert die

Wasseraufnahme und führt damit auch zu einer verringerten Nährstoffaufnahme (VAN DER PUTTEN et al.1989). Die Wurzeln bilden in den tiefer gelegenen Sandschichten, anders als in den oberen Sandschichten der Weißdüne keine Rinde aus. Dies ist ein Anzeichen dafür, daß neue Wurzeln hauptsächlich oberflächennah gebildet werden (MARSHALL 1965, VAN DER PUTTEN et al. 1989). Hier sind sie starkem Stress, wie zum Beispiel Austrocknung und hohen Temperaturschwankungen, ausgesetzt. Die Funktionsfähigkeit der Wurzeln ist herabgesetzt, wenn sie durch den Einfluß schädlicher Organismen nicht optimal entwickelt sind. VAN DER PUTTEN (1993) folgert daraus, daß dem Vitalitätsverlust von *Ammophila arenaria* in festgelegten Dünen eine Kombination aus biotischem und abiotischem Stress zugrunde liegt.

Interessanterweise ist *Ammocalamagrostis baltica* – ein Hybrid aus *Ammophila arenaria* x *Calamagrostis epigeijos* – weniger anfällig gegenüber den schädigenden Wirkungen, obwohl auch sein Wachstum davon beeinflusst wird. Die Degeneration einer weiteren Dünenart, *Hippophaë rhamnoides* konnte ebenfalls mit dem Vorkommen von Nematoden im Boden in Zusammenhang gebracht werden (OREMUS & OTTEN 1981). Es wird daher angenommen, daß schädliche Bodenorganismen einen starken Einfluß auf die Primärsukzession in Küstendünen haben können.

In der nachfolgenden Tabelle sind in chronologischer Reihenfolge die für das „*Ammophila*-Problem“ erarbeiteten Hypothesen in Kurzform zusammengestellt. Hinter dem Autor und der Jahreszahl ist in verkürzter Form die jeweilige Begründung, warum *Ammophila arenaria* auf strandfernen Standorten degeneriert, dargestellt. Zum Teil wiederholen oder bestätigen sich diese Annahmen. Hypothesen, die wiederholt vorkommen, sind durch einheitliche Farben gekennzeichnet.

Tab. 4: Chronologische Zusammenstellung von Autoren und deren Hypothesen zum Absterben von *Ammophila arenaria* auf Standorten außerhalb der Weißdünen.

Autor	Hypothese
BUCHENAU (1889)	Tod und Zerfall durch Akkumulation von organischer Substanz
WESTGATE (1904)	Seneszenz Nährstoffmangel bei mangelnder Sandzufuhr
CAREY & OLIVER (1918)	Akkumulation toxischer Substanzen Verschlechterung der Sauerstoffzufuhr bei Wurzeln und Rhizomen

WATERMAN (1919)	Tod und Zerfall durch Akkumulation von organischer Substanz
FARROW (1919)	Tod und Zerfall durch Akkumulation von organischer Substanz
BENECKE (1930)	Anstieg interspezifischer Konkurrenz
VAN DIEREN (1934)	Nährstoffmangel bei mangelnder Sandzufuhr Steigende Bodenazidität
WESTHOFF (1947)	Nährstoffmangel bei ausbleibender Sandzufuhr
TANSLEY (1949)	Anstieg interspezifischer Konkurrenz Akkumulation toxischer Substanzen Sauerstoffmangel bei Wurzeln und Rhizomen
SALISBURY(1952)	Sauerstoffmangel bei Wurzeln und Rhizomen Steigende Bodenazidität Anstieg interspezifischer Konkurrenz
WEBLY et al. (1952)	Symbiose mit N ₂ fixierenden Bakterien und Mykorrhiza
HALWAGY (1953)	Sandbewegung Feuchtigkeitsgehalt des Substrates Rindenverlust der Wurzel
LAING (1954)	Zerfall des Rhizoms
OLSON (1958)	Steigende Feuchtigkeit und sinkende Bodentemperatur
WILLIS et al. (1959)	Anstieg interspezifischer Konkurrenz
NICOLSON (1960)	Symbiose mit N ₂ fixierenden Bakterien und Mykorrhiza
HASSOUNA & WAREING (1964)	Fixierung von atmosphärischem Stickstoff "mycorrhizal associations" (Erhöhte Bakteriendichte in Wurzelnahe)
MARSHALL (1965)	Anstieg interspezifischer Konkurrenz Vitalitätsverlust bei mangelnder Sandzufuhr Rindenverlust der Wurzeln an Graudünen-Standorten

WILLIS (1965)	Sand- und Nährstoffzufuhr
SZAFLER (1966)	Sauerstoffmangel bei Wurzeln und Rhizomen
HOPE-SIMPSON & JEFFRIES (1966)	Anstieg interspezifischer Konkurrenz Vitalitätsverlust bei mangelnder Sandzufuhr Rindenverlust der Wurzeln an Graudünen-Standorten
LAING (1967)	Genotypendifferenzierung
LUX (1969)	Nährstoffzufuhr durch Sandverlagerung
ABDEL WAHAB (1975)	Symbiose mit N ₂ fixierenden Bakterien und Mykorrhiza
RALPH (1978)	Symbiose mit N ₂ fixierenden Bakterien und Mykorrhiza
WATKINSON et al. (1979)	Anstieg interspezifischer Konkurrenz
HUISKES & HARPER (1979)	Anstieg interspezifischer Konkurrenz
PUGH (1979)	Symbiose mit N ₂ fixierenden Bakterien und Mykorrhiza
WALLEN (1980)	Zunahme organischer Substanz (größere Wurzelbiomasse benötigt mehr Assimilate) Seneszenz
ABDEL WAHAB & WAREING (1980)	Wurzelalterung: Nährstoffaufnahme verschlechtert N-Fixierung durch Mykorrhiza
WALLÉN (1980)	Zunahme organischer Substanz (größere Wurzelbiomasse benötigt mehr Assimilate) Seneszenz
ABDEL WAHAB & WAREING (1980)	Wurzelalterung: Nährstoffaufnahme verschlechtert N-Fixierung durch Mykorrhiza
ELDRED & MAUN (1982)	Alterungsprozeß der Pflanzen
DISRAELI (1984)	Sandzufuhr positiv
ERNST et al. (1984)	Zusammenwirken stickstofffixierender Bakterien und Mykorrhiza
GRAY (1985)	Genotypendifferenzierung
VAN DER. PUTTEN et al. (1988)	Intraspezifische Konkurrenz (Schädliche biotische Bodenfaktoren, Aufnahme- rate für N, P und K ist herabgesetzt) "Selbstintoleranz"

V. D. PUTTEN & TROELSTRA (1989)	ESCAPE HYPOTHESIS (Übersandung ermöglicht Ausweichwachstum)
VAN DER PUTTEN et al. (1989)	Abiotischer Stress für das Wurzelsystem
VAN DER PUTTEN et al. (1990)	Interaktionen von Bodenorganismen (pflanzenparasitäre Nematoden können an Degeneration beteiligt sein)
VAN DER PUTTEN (1990)	Synergistische Effekte von Bodenpilzen und Nematoden
SELISKAR & HUETTEL (1993)	Abiotische und biotische Faktoren Pflanzenparasitäre Nematoden
VAN DER PUTTEN et al. (1993)	Pathogene (Sandzufuhr: Infektion mit Krankheiten Degeneration von Ammophila und Hippophaë)
VAN DER PUTTEN (1993)	Sandzufuhr ist notwendig An Graudünen-Standorten: schädliche Organismen und abiotischer Stress
LITTLE & MAUN (1996)	AM Pilze erhöhen Resistenz gegenüber pflanzenparasitären Nematoden
DE ROIJ - V. D. GOES (1996)	Synergistische Effekte (Bestimmte Kombinationen von Phytopathogenen und Nematoden sind schädlich)

4.2 Hippophaë rhamnoides (L.) Link

Die Gattung Hippophaë (Sanddorn) wird zusammen mit Elaeagnus und Shepherdia zur Familie der Elaeagnaceae gestellt. Der Sanddorn tritt als reich verzweigter, dorniger Strauch oder niedriger Baum, der eine Höhe von fünf bis sechs Meter erreicht auf. In den Niederlanden wird eine Wuchshöhe zwischen ein bis drei Meter und ein maximales Alter von zehn bis fünfzehn Jahren angegeben (OREMUS 1982). SKOGEN (1972) berichtet für Norwegen von Exemplaren mit einer Wuchshöhe von etwa elf Metern mit einem Stammdurchmesser von bis zu 30 cm und einem Alter von 80 - 100 Jahren.

Die Art ist diözisch und ihr Pollen wird mit dem Wind verbreitet. Eine Nektarbildung erfolgt nicht. In jeder Frucht wird ein Same ausgebildet, und in gemischten Beständen mit männlichen und weiblichen Pflanzen sind in 98 - 100 % der Früchte auch Embryonen enthalten. In Beständen mit ausschließlich weiblichen Pflanzen werden

keine lebensfähigen Samen ausgebildet. Für die Keimung sind eine sehr hohe Lichtintensität, etwa 70 % des vollen Tageslichtes, und eine niedrige Temperatur von 2 - 5 °C notwendig. Hierin ist wahrscheinlich auch der Grund für die Ausbreitungsgrenze bis zur 10 °C Januar-Isotherme zu sehen. Die Samen selbst sind frostunempfindlich und können bis zu zwölf Wochen bei -20 °C überstehen. Die von den Wurzeln vergesellschafteter Arten freigesetzten Inhaltsstoffe, wie zum Beispiel die von *Rubus caesius*, können die Keimung hemmen. Die vegetative Reproduktion spielt bei der lokalen Ausbreitung die wichtigste Rolle. Dies hat zur Folge, daß eingeschlechtliche Bestände häufig sind. Als ausgesprochene Lichtpflanze kommt *Hippophaë rhamnoides* mit Gräsern und niedrigen Büschen vergesellschaftet vor. Zwischen Bäumen oder hochgewachsenen Büschen ist die Art nicht konkurrenzfähig.

Der Sanddorn verfügt über ein ausgedehntes Wurzelsystem. Die horizontal wachsenden Wurzeln sind sehr kräftig und bilden nur in unregelmäßigen Abständen Sprosse aus. Seitenwurzeln werden dagegen in regelmäßigen Abständen angelegt und können sowohl bis in große Tiefen hinabreichen als auch nahe der Substratoberfläche (10 - 20 cm tief) existieren. Durch die tiefgehenden Wurzeln ist selbst bei Austrocknung der oberen Sandschichten die Wasserversorgung gewährleistet. Wurzelknöllchen entwickeln sich nur an den oberflächennahen Wurzeln.

Der Sproß verzweigt sich sympodial, und die Blätter haben sowohl auf der Blattoberseite als auch auf der Blattunterseite Stomata, wobei die größere Anzahl auf der Blattunterseite zu finden ist. Der Sproß kann bis zu 70 cm pro Jahr wachsen. Experimente mit zwei- bis vierjährigen Pflanzen im Freiland am Gibraltar Point und im Gewächshaus (PEARSON & ROGERS 1962) haben gezeigt, daß der Sanddorn Sandakkumulation solange erträgt, wie die Pflanze nicht völlig verschüttet wird. Im Freiland werden bei Sandakkumulation von den übersandeten Stämmen Adventivwurzeln ausgebildet.

Die Taxonomie der Gattung ist kompliziert, da zahlreiche Formen und Rassen existieren, die ineinander übergehen. SERVETTAZ (1909) erkannte eine Art *Hippophaë rhamnoides* mit den drei Subspezies: *rhamnoides* für Europa, *ssp. salicifolia* (Don.) Servettaz für das temperate Himalaya-Gebiet und *ssp. thibetana* (Schlecht) Servettaz für die montanen Bereiche des Himalaya. Später wurde die europäische Subspezies von VAN SOEST (1952) in eine Küstenform (*ssp. maritima*) und eine Inland- bzw. alpine (*ssp. fluviatilis*) Form eingeteilt. ROUSI (1971) revidierte diese Einteilung und beschrieb drei Arten; *Hippophaë rhamnoides*, *Hippophaë salicifolia* Don und *Hippophaë thibetana* Schlecht. Er ordnete *Hippophaë rhamnoides* neun Subspezies zu, von denen in Europa noch zwei vorkommen, entlang der Küste *ssp. rhamnoides* und im Inland *ssp. fluviatilis*.

Die heutigen natürlichen Vorkommen von *Hippophaë rhamnoides* in Europa müssen als Relikte einer früheren weiteren Ausbreitung im Spätglazial angesehen werden. Heute kann die Art nur auf offenen Habitaten – in den Bergen, an Flußufeln und auf Küstendünen – überleben. Aufgrund der geringen Konkurrenzkraft ist die Art auf den Sandböden der nördlichen Küsten und auf dem Alluvium der Alpenflüsse anzutreffen. Infolge reichlicher Wurzelbrut ist der Sanddorn sandbindend und wurde zur Dünenbefestigung und zum Teil auch als Heckengehölz angepflanzt. Das Verbreitungsgebiet der Art liegt in Eurasien nördlich der 10 °C Januar Isotherme.

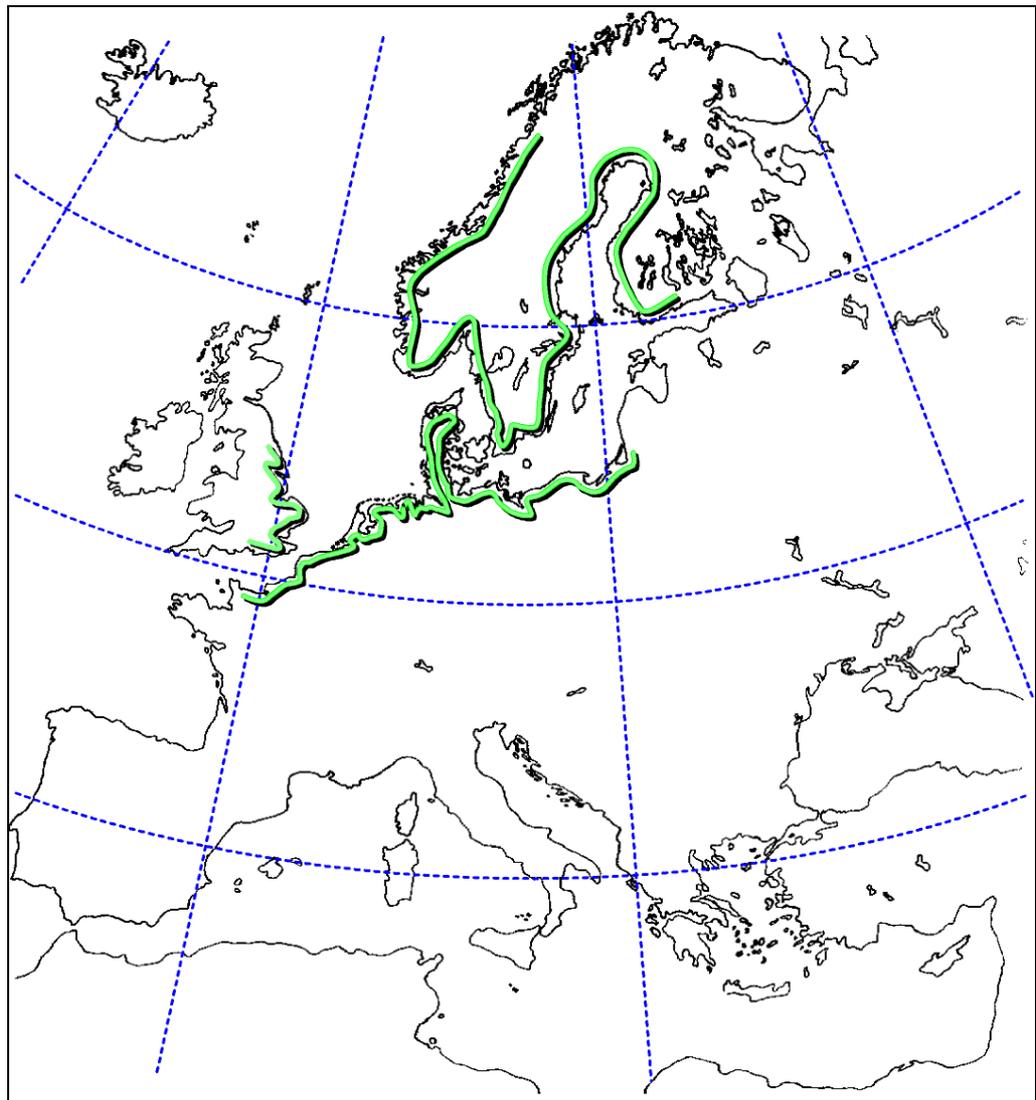


Abb. 8: Das Verbreitungsgebiet von *Hippophaë rhamnoides* ssp. *rhamnoides* (verändert nach PEARSON & ROGERS 1962).

Die endemische Subspezies von *Hippophaë* kommt in Nord-Westeuropa, am Atlantik und an der Nordseeküste von Norwegen, Dänemark, Deutschland, den Niederlanden,

Belgien und Nordfrankreich vor. Entlang der baltischen Küste wächst der Sanddorn am Bottnischen Meerbusen, den Ålandinseln (PALMGREN 1912), an der Südküste der Ostsee bis Königsberg, im nördlichen Mittelmeerraum, dem Schwarzen- und Kaspischen Meer und am Baikalsee. Die "Inlandart" ist in den Pyrenäen, den Alpen, dem Kaukasus, den Karpaten und im Himalaya bis nach West- und Südwest-China verbreitet. SERVETTAZ (1909) beschreibt eine westliche Verbreitung bis zur Kamtschatka-Halbinsel; dies wird jedoch von anderen Autoren nicht bestätigt.

4.2.1 Das "Hippophaë-Sterben"

Hippophaë rhamnoides-Gebüsche zählen zu den Pionier-Strauchgesellschaften, die an einigen Standorten – so z.B. auf den Ostfriesischen Inseln – als recht kurzlebig gelten und wieder absterben. Für den Verlust ihrer Vitalität werden die unterschiedlichsten Faktoren und Theorien angeführt. Nach POTT (1996) liegt diesem Phänomen ein kompliziertes Wirkungsgefüge zugrunde. Mit fortschreitender Entkalkung der alternden Dünen sinkt der pH-Wert des Substrates und schwächt die Actinorrhiza von Hippophaë rhamnoides. In diesem Stadium ist es phytophagen Nematoden möglich, die Knöllchen anzugreifen.

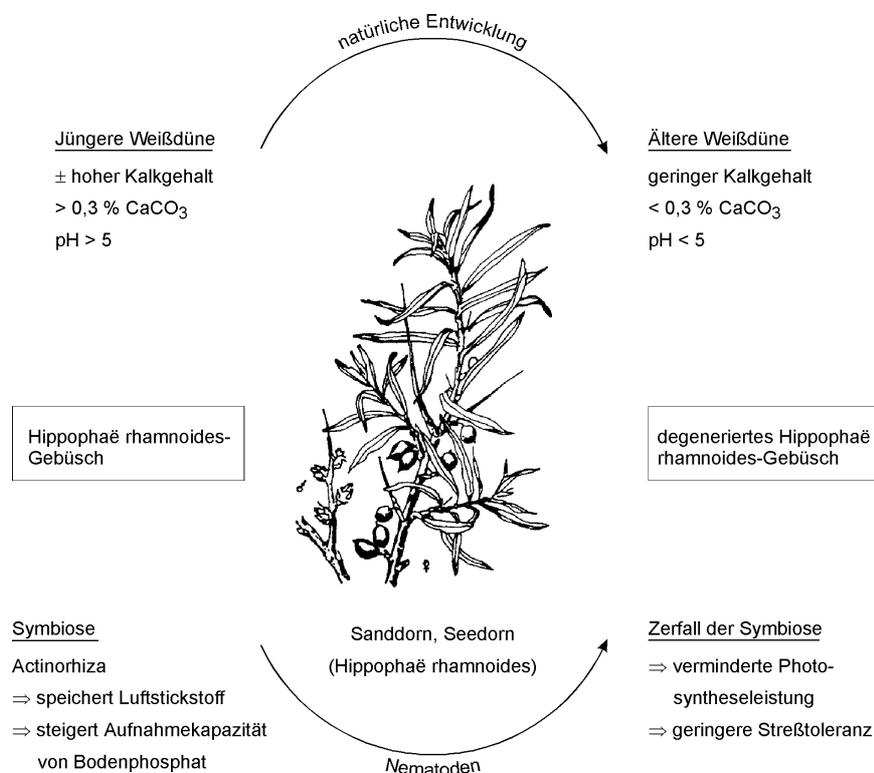


Abb. 9: Wirkungsschema der Veränderung und Verdrängung von Hippophaë rhamnoides in den Küstendünen auf den Ostfriesischen Inseln (verändert nach POTT 1996).

Nicht nur auf den Ostfriesischen Inseln, sondern auch in den Niederlanden wurde das Absterben von *Hippophaë rhamnoides* im Waddendistrikt beobachtet, so daß OREMUS (1982) umfangreiche Untersuchungen durchführte. In diesem Zusammenhang untersuchte er verschiedene Sukzessionsstadien, in deren Verlauf sich *Hippophaë rhamnoides* einstellt. In sehr jungen Stadien, dem Elymo-Ammophiletum *festucetosum* mit *Hippophaë*-Jungwuchs, schwankten die Befunde für die Knöllchenanzahl so stark, daß man zusätzlich Bodenanalysen durchführte, um mögliche Standortunterschiede festzustellen. Da keine standörtlichen Unterschiede festzustellen waren, wurde die Hypothese aufgestellt, daß in die Knöllchenbildung biotische Faktoren involviert seien. Ähnliche Ergebnisse lieferten die Untersuchungen der *Hippophaë rhamnoides*-Bestände, die als "Optimal-Zustand" beschrieben wurden. Hier waren ebenfalls nur wenige Knöllchen ausgebildet, und viele, die älter als vier Jahre waren, waren nekrotisch.

Nahe der Oberfläche wurden gar keine Knöllchen gefunden, und selbst durch Zugabe von Endophytenmaterial konnte keine Knöllchenbildung initiiert werden. Demnach gibt es in bestimmten Sukzessionsstadien von *Hippophaë*-Gebüsch "nodulation-inhibiting factors" (OREMUS 1982).

In der als "post optimal" beschriebenen Phase fand OREMUS (1982) ebenfalls nur sehr wenige, meist nekrotische Knöllchen. Die bodenkundlichen Untersuchungen ergaben keine Standortunterschiede. Die Gesamtwurzellänge in diesen Beständen war aber geringer als in allen vorher untersuchten Stadien und man fand Nematoden aus der Gattung *Longidorus*. Es wurden Gewächshausversuche mit sterilisiertem Material von den natürlichen Standorten durchgeführt. Nach Beimpfung mit *Longidorus* zeigten die Versuchsansätze dieselben Symptome, wie sie am natürlichen Standort aufgetreten waren. Dieser Befund unterstreicht deutlich, wie wichtig biotische Faktoren und ihre Auswirkungen für das Sukzessionsgeschehen sein können.

Nach Untersuchungen von WESTHOFF (1947) benötigt *Hippophaë rhamnoides* ein kalkhaltiges Substrat. Das bedeutet, der pH-Wert darf nicht unter $\text{pH} = 6$ fallen. Die Fixierungskapazität für Luftstickstoff und die Aufnahmekapazität für Phosphat ist bei $\text{pH} < 6$ herabgesetzt, und der Sanddorn stirbt ab (WESTHOFF 1991).

Aus dieser Tatsache ergibt sich nach HEYKENA (1965) auch die Verbreitungslücke des Sanddornes an der Westküste Schleswig-Holsteins, da hier ein kalkfreies, leicht versauertes Substrat vorherrscht und der pH-Wert stets unterhalb $\text{pH} < 6$ liegt. *Hippophaë rhamnoides* ist aber sowohl in den nördlich als auch den südlich angrenzenden Dünengebieten vorhanden. Auf den Ostfriesischen Inseln fand HEYKENA

(1965) Hippophaë rhamnoides-Jungpflanzen ausschließlich in älteren Sekundärdünen und Dünentälern, deren pH-Wert nicht unter pH = 6,8 lag. Das aus der Festuca rubra-reichen Phase hervorgehende Sanddorngebüsch überzieht nach HEYKENA (1965) vor allem die jungen Tertiärdünen der westlichen Inseln. An den Nordhängen bleibt es niedrigwüchsig und bildet nur an den Südhängen über ein Meter hohe, ausgedehnte Bestände. Nach den Vegetationsaufnahmen von HEYKENA (1965) bildet Hippophaë rhamnoides dort zusammen mit Galium mollugo und Rubus caesius, die wie der Sanddorn an ein kalkreiches Substrat gebunden sind, ein dichtes Gestrüpp. Mit zunehmender Humusbildung, Alterung und Entkalkung des Dünenandes in den oberen Bodenschichten nimmt die Vitalität von Hippophaë rhamnoides ab. Rubus caesius wurzelt sehr viel tiefer, kann sich so den Kalk aus tieferen Bodenschichten erschließen und hält sich deshalb länger auf diesen Standorten. Besonders auf Juist und Borkum ist dieses Phänomen zu beobachten. Auf diesen Inseln sind weite Bereiche älterer Tertiärdünen von Rubus caesius besiedelt, wohingegen Hippophaë rhamnoides nur noch kümmerlich gedeiht. Nach den Untersuchungen von WESTHOFF (1947) stirbt der Sanddorn bei einem pH \leq 5,5 vollends ab, und an den Süd- und Westhängen der Dünen entstehen dann Graudünen-Gesellschaften. Laut VAN DIEREN (1934) hält sich Hippophaë rhamnoides in den kalkreichen Dünen Hollands lange – eine konkrete Altersangabe fehlt – wohingegen der Sanddorn auf Terschelling nach sieben bis zwanzig Jahren verschwindet (WESTHOFF 1947). Untersuchungen von TÜXEN (1948) haben ergeben, daß Hippophaë rhamnoides auf den Ostfriesischen Insel nach sieben Jahren abstirbt.

Auf den noch humusarmen und neutral bis schwach sauren Sanden junger Tertiärdünen wächst – hauptsächlich an südexponierten Hängen – eine offene Graudünenvegetation. Sie bildet mit den Hippophaë rhamnoides-Gebüschern einen mosaikartigen Komplex, der aus einer Festuca rubra-reichen Gesellschaft der Sekundärdünen hervorgeht. Die Übergänge zwischen jüngeren und älteren Hängen sind fließend, wobei hohe Deckungsgrade von Hypnum cupressiforme charakteristisch für alte Dünen sind. Auf den ältesten und am stärksten entkalkten Dünen liegt der pH-Wert zwischen pH = 4-5, und es finden sich hier nur noch artenarme Silbergrasfluren. Die Nordhänge der Dünen unterscheiden sich von den Südhängen durch die geschlossenerere Vegetationsdecke und dadurch, daß Arten der offenen Standorte nicht auftreten. Bedingt durch die raschere Humusakkumulation und Versauerung, erscheinen charakteristische Arten alter Dünen zeitlich früher auf den Nordhängen als auf den Südhängen. Die Sanddorngebüsche der Nordhänge unterscheiden sich von südexponierten Beständen durch das Vorkommen von Polypodium vulgare und das stärkere Auftreten von Festuca rubra. Bei Entkalkung und Versauerung dominieren kraut- und moosreiche Gesellschaften. Mit zunehmender Alterung weicht die kraut-

reiche Gesellschaft einer artenärmeren Variante, in der *Carex arenaria* und *Agrostis tenuis* vorherrschen können. An sehr alten und kalkfreien Nordhängen sinkt der pH-Wert auf pH = 3 - 4 ab, und der Anteil an organischer Substanz steigt auf 6,5 bis 9 % an. Auf den Ostfriesischen Inseln bilden die *Empetrum*-Heiden in diesen Bereichen bisher das Endglied der Vegetationsentwicklung.

Durch Erosion und Abtrag oberflächlich ausgelaugter Sande werden ältere kalkhaltige Schichten wieder freigelegt, und die Arten junger Tertiärdünen wie auch *Hippophaë rhamnoides* siedeln sich erneut an. Die Bestände bleiben aber kleinwüchsig und gehen bald zugrunde. Abgesehen vom Kalkgehalt des Substrates hat *Hippophaë rhamnoides* eine weite ökologische Amplitude und gedeiht an trockenen Dünenhängen ebenso wie in feuchten Dünentälern. Die Zusammensetzung der Gebüsche ist aufgrund der unterschiedlichen Ansprüche vergesellschafteter Arten sehr variabel. Sanddorn-Gebüsche mit einem Anteil von 50 % *Hippophaë rhamnoides* und 50 % *Salix repens* ssp. *arenaria*, wie sie HEYKENA (1965) für mäßig feuchte Dünentäler auf Borkum und Baltrum beschreibt, wurden nicht gefunden.

4.3 Nematoden

4.3.1 Nematoden als Elemente der Bodenmikrofauna

Nematoden treten in großer Artenfülle auf, wobei sowohl freilebende als auch parasitische Formen existieren. Die Wohndichte der Fadenwürmer im Boden ist in der Regel hoch, ihre Verteilung aber sehr heterogen. Extreme Umweltbedingungen – Austrocknung, ungünstige Temperaturen, Sauerstoffmangel, osmotischer Streß – können die Ausbildung inaktiver Stadien induzieren. Bakterienfresser, wie zum Beispiel die Rhabditiden, bilden "Dauerlarven" aus, sobald die Nahrungsressourcen knapp werden. Andere Gattungen, zum Beispiel *Acroboloides*, rollen sich bei Austrocknung ein und überdauern als anabiotische Stadien die Trockenheit. Verbessern sich die Bedingungen oder findet eine Befeuchtung dieser Stadien statt, werden sie wieder aktiv, entwickeln sich zu adulten Tieren und gelangen zur Reproduktion. Hohe Reproduktionsraten und die Ausbildung überdauerungsfähiger Anabiosestadien können als Anpassung an ein schwankendes Ressourcenangebot gelten. Die Lebensdauer von Nematoden reicht von wenigen Tagen bis hin zu mehreren Monaten (DUNGER 1983). Die freilebenden Nematoden stellen die ökologisch differenzierteste, arten- und individuenreichste Metazoengruppe dar. Sie besiedeln nahezu jeden Lebensraum; Meer, Süßwasser und Land ebenso wie extreme Biochorien wie Essig, heiße Quellen, Baumfluß und ähnliches, und parasitieren Pflanzen und Tiere. Es

handelt sich um eine Tiergruppe, bei der im Laufe der Evolution eine reiche Artspaltung (Speciation) und ökologische und biologische Differentiation (Spezialisierung) mit geringer Organisationsumbildung einherging.

Aufgrund ihrer trophischen Variabilität, ihrer geringen Körpergröße und der Verteilung im Boden werden Nematoden bei ökologischen Fragestellungen als Bioindikatoren bewertet. Nematoden reagieren schneller als höhere Pflanzen auf Umwelteinflüsse, da sie mit ihrer "dünnen" Haut der Umgebung unmittelbar ausgesetzt sind. Der Einsatz von Nematoden für ein Biomonitoring oder als Bioindikatoren hat sich in Arbeiten über die Nutzungsänderung bei landwirtschaftlichen Flächen und bei der Ermittlung von Gewässergüteklassen als geeignet erwiesen.

Folgende Faktoren spielen beim Einsatz von Nematoden zur Bioindikation eine Rolle:

positiv:

- ubiquitäre Verbreitung
- hohe Abundanzen und große Artenanzahl in nahezu allen Ökosystemen
- Vorkommen unterschiedlicher Nahrungstypen
- Ortstreue wegen geringer Vagilität
- Vorkommen in verschiedenen Bodenhorizonten
- ganzjähriges Auftreten aktiver Stadien
- gute quantitative Erfassbarkeit
- geringe Störungen des Habitates bei der Probenahme
- durchlässige Kutikula und somit direkter Kontakt zu Schadstoffen
- kurze Generationszeiten und damit schnelle Reaktion auf Umweltveränderungen

negativ:

- geringe Größe
- Bestimmung zum Teil sehr schwierig
- große Kenntnislücken (Taxon im Untersuchungsgebiet noch nicht bekannt, Arten noch unbeschrieben, nur Männchen / oder keine Männchen vorhanden, nur Juvenile vorhanden etc.)

4.3.2 Morphologische Charakteristika und Systematik der Nematoden

Nematoden waren schon als freilebende Formen aufgrund ihres Körperbaues für eine parasitische Lebensweise prädisponiert. Weitgehende Organisationsänderungen waren beim Übergang zum Parasitismus nicht erforderlich. Sie verfügen über eine

hohe morphologische Stabilität, und die verschiedenen Nematodengruppen haben sich polyphyletisch zum Parasitismus entwickelt. Unter den ökologisch äußerst differenten freilebenden Nematodengruppen sind es besonders die Saprobionten, die in mehrfacher Beziehung an eine parasitische Lebensweise adaptiert sind. So können sie zum Beispiel ungünstige Bedingungen als Dauerstadien überstehen – in der Regel wird von den vier zu durchlaufenden Juvenilstadien (bei Longidorus bis zu 11 Stadien) das dritte Larvenstadium als Dauerstadium ausgebildet – oder durch Phoresie das Biotop wechseln.

Die Länge der freilebenden Bodennematoden variiert zwischen 0,5 und 2 mm. Der Körper ist in der Regel langgestreckt und drehrund, woraus auch die Bezeichnung Fadenwürmer resultiert. Bei Nematoden ist das Phänomen der Eutolie verbreitet. Das heißt, Zahl und Anordnung der Körperzellen (ohne Geschlechtszellen) sind pro Geschlecht und Lebensstadium konstant. Ihr evolutiver Erfolg ist im wesentlichen durch den Aufbau der Körperwand aus Cuticula, Epidermis und einer Längsmuskelschicht bedingt. Durch alternierende Kontraktion der Muskeln jeweils einer Körperseite ergibt sich die typische schlängelnde Fortbewegungsweise.

Viele freilebende Nematoden besitzen am Kopf sechs Lippen, die zum Teil Borsten, Haken oder Lamellen tragen. Das Stoma kann durch kutikuläre Zahnbildungen oder verschiedene Mundstachelformen kompliziert gestaltet, aber auch röhrenförmig gebaut oder ganz reduziert sein. Der Ösophagus besitzt ein oder zwei Bulben, und bei vielen Arten ist ein Klappenapparat ausgebildet. Dem Darm sitzt bei einigen Arten, zum Beispiel bei den Dorylaimiden, ein Prärektum an. Häufig sind bis zu drei Schwanzdrüsen ausgebildet.

Die Geschlechter sind bei den meisten Nematoden getrennt und im allgemeinen auch gut zu unterscheiden. Vom Schlüpfen aus dem Ei bis zum Adultus durchlaufen die Larven vier Juvenilstadien, mit denen jeweils eine Häutung verbunden ist. Der weibliche Geschlechtsapparat besteht aus Vulva, Vagina, Uteri, Ovarien und bei manchen Arten einem Receptaculum seminis. Bei vielen freilebenden Arten sind zwei Gonadenäste – ein vorderer und ein hinterer – die sowohl rechts als auch links vom Darm liegen können, vorhanden. Bei den Weibchen ist der hintere Gonadenast häufig reduziert.

Zur Determinierung der Nematoden werden neben der Bestimmung der maximalen Körperlänge von der Mundöffnung bis zur Schwanzspitze (L in mm) nach DE MAN (1884) unterschiedliche Körpermaße in Relation gesetzt.

a = Körperlänge / größte Körperbreite

b = Körperlänge / Ösophaguslänge

c = Körperlänge / Schwanzlänge

V = Entfernung der Vulva vom Kopfende in Prozent der Körperlänge

Die geringe Größe der freilebenden Nematoden bringt erhebliche Schwierigkeiten bei der taxonomischen Bearbeitung mit sich. Daraus resultieren unterschiedliche Ansätze und Klassifikationssysteme der einzelnen Autoren. Erst in jüngerer Zeit werden Ansätze zur Berücksichtigung der Abstammungs- und Verwandtschaftsverhältnisse mit eingebracht (ANDRÁSSY 1976, 1984) und es wird deutlich, daß in vielen Verwandtschaftskreisen noch zahlreiche unbekannte Spezies vorhanden sein dürften (ANDRASSY 1976, STURHAN 1984). Obwohl man sich in jüngster Zeit vermehrt um die Artbeschreibung bemüht, sind für einen Großteil der freilebenden Arten noch keine ausreichenden Daten vorhanden, und die Systematik befindet sich noch im Fluß. Relativ gut untersucht ist das Arteninventar von Acker- und Grünlandgesellschaften sowie von einigen Waldökosystemen. Umfassende Untersuchungen über Nematodenzönosen in Küstendünen sind dagegen rar. Bei ökologischen Arbeiten stehen auch eher die trophischen Ansprüche der Arten, deren Anteile an der Nematodenzönose und Wechselwirkungen mit anderen Parametern im Vordergrund.

4.3.3 Trophische Gruppen

Für die Ergebnisanalyse wurden die Nematoden nach Ernährungstypen in nachfolgende fünf trophische Gruppen eingeteilt:

- **Parasitierende Pflanzenfresser (Herbivore)**

Zu den obligaten Pflanzenparasiten zählen sowohl ektoparasitische als auch endoparasitische Arten. Vertreter dieser Gruppe sind grundsätzlich stacheltragend. Es kommen tylenchoide (geknöpfte) oder dorylaimide (gänsekielartige) Mundstachel vor. In dieser Gruppe treten sedentäre und migratorische Nematoden auf. Bei den sedentären Species ist die Ernährungsweise der Weibchen indifferent, die Männchen besitzen des Öfteren einen reduzierten Ösophagus oder ein degeneriertes Stilet. Die Herbivoren sind entweder polyphag oder wirtsspezifisch. Unter den migratorischen Species gibt es endoparasitische Formen, die im Gewebe oder in der Wurzel leben und saugen, sowie semi-endoparasitische und ektoparasitische, also an der Wurzeloberfläche lebende Arten. Als Nahrungsquelle dienen den Pflanzenparasiten

Wurzelhaare, Epidermen, Rindengewebe und Gefäße. Die Körpergröße innerhalb dieser Gruppe ist sehr heterogen und variiert von ca. 0,4 - 10 mm (bei Longidorus).

- **(Wurzel- und) Pilzfresser (Fungivore)**

Die Nematoden dieser Gruppe zeichnen sich durch einen mehr oder weniger großen, vorstoßbaren Mundstachel aus. Mit diesem Stilet saugen sie Säfte aus den Wurzeln höherer Pflanzen, sowie aus Farnen, Moosen und Pilzhyphen (MEYL 1961). Sie verfügen über die zur Zersetzung notwendigen Enzyme wie Zellulasen und Chitinasen (BÜTTNER 1988). Bei diesen Arten dient der Ösophagus als Saugpumpe und besitzt in der Regel einen Klappenapparat, der beim Saugvorgang als Verschluss fungiert. Eine klare Trennung in herbivore und fungivore Species ist innerhalb dieser taxonomisch schwierigen Gruppe kaum möglich. Aus diesem Grunde werden sie in der vorliegenden Arbeit in einer Gruppe zusammengefaßt.

- **Bakterien- und Partikelfresser (Bacteriovore)**

Nematoden aus dieser Nahrungsgruppe besitzen nie einen Mundstachel. Sie verfügen meist über eine unbewaffnete oder mit Zahnbildungen versehene Mundhöhle. Ein kräftiger Pharynx, der wie eine Saugpumpe eingesetzt werden kann, erleichtert die Partikelaufnahme. Bakterien gelten als Hauptnahrungsquelle, aber auch Bodenalgen, Hefen oder Pilze können aufgenommen werden (MEYL 1961). Viele Bakterienfresser sind r-Strategen mit kurzen Generationszeiten und hoher, vorwiegend parthenogenetischer Vermehrung. Sie sind sehr mobil und bewegen sich im Boden aktiv auf ihre Nahrung zu. Zur Überbrückung ungünstiger Lebensbedingungen werden oft Dauerstadien ausgebildet. Die Größe der Tiere liegt zwischen 0,5 und 1 mm.

- **Räuber (Carnivore)**

Bei den Räufern können zwei Typen unterschieden werden: Formen mit Mundstachel, die ihre Beute anstechen und solche mit einfacher oder trichterförmiger Mundhöhle, die ihre Beute – Algen, Protozoen, Rotatorien und andere Nematoden – verschlingen. Ihre geräumige Mundhöhle ist mit Zähnen und Reibplatten versehen und ermöglicht so die Nutzung eines großen Beutespektrums (FRECKMAN & CASWELL 1985). Die Jungtiere ernähren sich z.T. auch saprophag. Die Arten sind in der Regel 1 bis 3 mm groß.

- **Allesfresser (Omnivore)**

Zu den Allesfressern werden Arten gerechnet, die sich durch Saugen an Pflanzenteilen, Abweiden von Algen- und Bakterienrasen und auch räuberisch ernähren. Die zu dieser Gruppe zählenden Dorylaimiden haben einen gänsekielartigen Stachel, mit dem kleinere Beuteorganismen ausgesaugt werden, nachdem ein lähmendes und proteolytisches Sekret injiziert wurde (DUNGER 1983). Die Tiere ernähren sich nur selten von anderen Nematoden.

Entomopathogene Nematoden, die in den untersuchten Proben nur sehr vereinzelt auftraten, wurden mit erfaßt, bei der Auswertung aber nicht berücksichtigt.

4.3.4 Maturity Index ("Colonizer"- und "persister"-Gruppen)

Bei Nematoden ist eine Trennung der Arten in r-Strategen mit kurzen Generationszeiten und hoher Fruchtbarkeit und K-Strategen mit langer Generationszeit und niedriger Fruchtbarkeit möglich. Von r-Strategen dominierte Populationen sind in der Lage, durch schnelles Reproduktionswachstum in günstigen Perioden eine Resource schnell und effektiv auszubeuten und Massenpopulationen zu bilden. Diese Populationen sind für instabile oder sich schnell ändernde Lebensräume typisch. K-Strategen hingegen besiedeln konstante Lebensräume mit weniger instabilen Umweltfaktoren.

Unter Einbeziehung bekannter autökologischer Daten einzelner Familien, Gattungen und Arten entwickelte BONGERS (1990) den "maturity-index". Er gilt als Maß für das Verhältnis von "colonizer"-Gruppen (r-Strategen sensu lato) zu "persister"-Gruppen (K-Strategen sensu lato), das zur Bioindikation von Bodenstörungen und Bodenveränderungen herangezogen werden kann. Die ökologischen Ansprüche einer Art werden berücksichtigt und jedem Taxon ein sogenannter "c-p"-Wert zugeordnet. Die "colonizer-persister"-Skala reicht von 1 (extreme "colonizer") bis 5 (extreme "persister").

Nach BONGERS (1990) gelten als typische Eigenschaften von "colonizern" ein schnelles Populationswachstum unter günstigen Bedingungen, ein kurzer Lebenszyklus und die Toleranz gegenüber Störung, Eutrophierung und Sauerstoffmangel. Ebenfalls typisch für diese Arten sind große Gonaden mit einer Vielzahl kleiner Eier sowie die Besiedlung ephemerer Habitate.

"Persister" hingegen verfügen über kleine Gonaden mit wenigen, großen Eiern und besiedeln längerfristig stabile Habitats. Sie weisen eine niedrige Reproduktionsrate und einen kurzen Lebenszyklus auf und reagieren empfindlich auf Störungen des Habitats.

Eine sichere Einordnung aller Nematodentaxa in einem r-K-Kontinuum bedarf aber weiterer autökologischer Untersuchungen, da über eine Vielzahl der Arten und ihre Eigenschaften noch keine gesicherten Kenntnisse vorliegen. Die "c-p"-Werte stellen daher eine willkürlich festgelegte Skala dar, auf der die bisherigen Kenntnisse über Taxonomie, Biologie und Ökologie der einzelnen Nematodengruppen berücksichtigt werden.

Die auf den 44 Versuchsfeldern angetroffenen 33 Familien (bzw. 38 Genera) werden nach BONGERS (1990) wie folgt gruppiert:

		C-p-Werte
<u>1. Herbivore:</u>	Anguinidae	2
	Criconematidae	3
	Dolichodoridae (= Belonolaimidae)	3
	Hemicycliophoridae	3
	Heteroderidae	3
	Hoplolaimidae	3
	Meloidogynidae	3
	Longidoridae	5
	Tylodoridae	2
	Paratylenchidae	2
	Pratylenchidae	3
	Trichodoridae	4
<u>2. Fungivore:</u>	Anguinidae	2
	Aphelenchoididae	2
	Aphelenchidae	2
	Diphtherophoridae	3
	Leptonchidae	4
	Tylenchidae	2

		C-p-Werte
<u>3. Bacteriovore:</u>	Acrobelidae	2
	Alaimidae	4
	Cephalobidae	2
	Haliplectidae	2
	Plectidae	2
	Prismatolaimidae	3
	Rhabditidae	1
	Teratocephalidae	3
	Wilsonematidae	2
	<u>4. Carnivore:</u>	Choanolaimidae
Mononchidae		4
Tripylidae		3
<u>5. Omnivore:</u>	Dorylaimidae	4
<u>6. Entomopathogene:</u>	Heterorhabditidae	-
	Steinernematidae	-

Der auf der "c-p"-Einteilung beruhende "Maturity Index" (MI) errechnet sich nach BONGERS (1990) anhand folgender Formel:

$$MI = \sum_{i=1}^n v(i)f(i)$$

Wobei v(i) der C-p Wert der Taxa ist und f(i) der Frequenz der Taxa in den Proben entspricht.

Der "Plant Parasitic Index" (PPI) errechnet sich analog, allerdings findet hier die Einstufung nur in die Gruppen 2 - 4 statt. MI und PPI sind getrennt zu errechnen.

4.4 Mykorrhiza

4.4.1 Stand der Forschung

Unter Mykorrhiza wird eine Symbiose zwischen Pflanzenwurzel und Pilz verstanden. Symbiontische Beziehungen werden von DE BARY (1887) folgendermaßen beschrieben:

		<i>Art 1</i>		
		+	0	-
<i>Art 2</i>	+	Mutualismus	Kommensalismus	Parasitismus
	0	Kommensalismus	Neutralismus	Ammensalismus
	-	Parasitismus	Ammensalismus	Antagonismus

+	positive Wirkung
0	keine Wirkung
-	negative Wirkung

Abb. 10: Symbiose-Typen nach DE BARY (1887).

Von diesen Eigenschaften gilt Mutualismus als ein wichtiges Charakteristikum um Mykorrhiza von anderen Pflanze-Pilz-Beziehungen zu unterscheiden. Als Symbionten kommen verschiedene Pilze aus der Klasse der Basidiomyceten, der Zygomyceten und der Ascomyceten in Frage. Der Mykobiont erhält von der höheren Pflanze die für sein Wachstum nötigen Kohlenhydrate und ermöglicht seinerseits dem Wirt eine verbesserte Erschließung der Nährstoffe im Boden (WILCOX 1991).

Es werden folgende sieben Mykorrhizatypen unterschieden (SMITH & DOUGLAS 1987): Vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza, Ektomykorrhiza, Ektendomykorrhiza, arbutoide Mykorrhiza, ericoide Mykorrhiza, orchide Mykorrhiza und monotropeide Mykorrhiza. Die wichtigsten Formen sind die Ektomykorrhiza und die vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza. Erstere bildet einen kompakten Hyphenmantel auf der Wurzeloberfläche und das sogenannte Hartig'sche Netz aus, das von Pilzhyphen gebildet wird, die interzellulär in die Wurzel eindringen. Sie umgeben die Rindenzellen, wachsen aber nicht in sie hinein (WILCOX 1991). In diese Form sind über-

wiegend Basidiomyceten involviert. Ektomykorrhiza tritt vor allem bei Bäumen der nordamerikanischen und eurasischen Waldökosysteme auf (READ 1991).

Im Gegensatz zur Ektomykorrhiza wächst der Pilz der vesikulär-arbuskulären Mykorrhiza (VAM) auch in die Wurzelzelle hinein. Der Pilz wird deshalb als Endophyt bezeichnet und die Symbiose gehört zu den sogenannten Endomykorrhizen. VA-Mykorrhiza ist in den meisten Pflanzenfamilien und bei mehr Arten verbreitet als alle anderen Mykorrhizaformen zusammen (GERDEMANN 1975).

VA-Mykorrhiza bildet im Rindenparenchym der Wirtswurzel zwei typische Strukturen, Vesikel und Arbuskel, aus, worauf auch der Name der Symbiose beruht. Vesikel sind terminale oder interkalare Anschwellungen von intra- oder interzellulären Hyphen (WILCOX 1991). Ihr hoher Lipid- und Glykolipidgehalt läßt eine Speicherfunktion vermuten (MORTON 1988). Arbuskel sind bäumchenförmige, intrazelluläre Gebilde, die durch wiederholte dichotome Verzweigung einer Hyphe entstehen (WILCOX 1991). Sie stellen wahrscheinlich die Orte des Stoffaustausches oder der Abwehr zwischen Wirt und Endophyt dar (BROWN & KING 1984) und sind nur vier bis fünfzehn Tage funktional intakt (CARLING & BROWN 1982). In den frühen Infektionsstadien dominieren Arbuskel, die aber in den fortgeschritteneren Mykorrhizierungsstadien in der Häufigkeit von Vesikeln abgelöst werden (BRUNDRETT et al. 1984). Die Phase höchster Besiedlungsaktivität ist dann überschritten (WILSON & TOMMERUP 1992).

Neben diesen wurzelinternen Strukturen, die auch als matrikales Myzel bezeichnet werden, treten auch externe Strukturen auf. Sie werden analog als extramatrikales Myzel bezeichnet und sind ebenso ein wichtiger Bestandteil der VAM (WILCOX 1991). Dieses Außenmyzel bildet ein weitverzweigtes System aus:

1. stark verzweigten Hyphen mit sehr variablem Durchmesser, die eine Absorptions- und Transportfunktion haben, und
2. kaum verzweigten Hyphen mit nahezu einheitlichem Durchmesser, die ausgehend von bestehenden Infektionen neue Mykorrhiza initiieren und als "Läuferhyphen" bezeichnet werden (FRIESE & ALLEN 1991).

Diese Läuferhyphen sind in der Lage artgleiche oder verschiedene Spezies untereinander zu vernetzen (READ 1989). Das absorbierende Mycel reicht ca. 4 - 7 cm in den Boden hinein und ist nur sehr kurzlebig (FRIESE & ALLEN 1991). Die reproduktiven Organe des Mykobionten sind die Sporen. Sie werden am dauerhaften Teil

des Außenmycels gebildet (MORTON 1988). Es können einzelne Sporen oder Aggregate aus mehreren Sporen auftreten (MORTON & BENNY 1990). Die Sporen als Träger der genetischen Information bilden Dauerstadien aus und sorgen für die Erschließung neuer Habitats (MORTON 1993).

Aufgrund morphologischer Charakteristika liefern die Sporen eine Grundlage für die Taxonomie dieser Organismengruppe (MORTON 1993). So sind bisher über 150 VAM-Spezies beschrieben worden (MORTON et al. 1992). Es erfolgte eine Klassifikation von MORTON & BENNY (1990) in die Ordnung Glomales (Klasse: Zygomycetes) mit zwei Unterordnungen und drei Familien mit je zwei Gattungen.

Glomaceae:	Glomus (artenreichste Gattung, MORTON 1988) Sclerocystis
Acaulosporaceae:	Acaulospora Entrophospora
Gigasporaceae:	Gigaspora Scutellospora

Allen Glomales gemein ist die Ausbildung von Arbuskeln (MORTON & BENNY 1990) und eine obligat assexuelle Reproduktion (MORTON & BENTIVENGA 1994). Vesikelbildung tritt nicht bei allen Gattungen auf. Aus diesem Grunde findet auch die Bezeichnung arbuskuläre Mykorrhizapilze (AMP) Verwendung. Die Glomales sind als obligate Symbionten einzustufen, da sie ohne Assoziation mit einer Wirtspflanze in Kultur nicht zu vermehren sind (AZCÓN-AGUILAR et al. 1986). Interessanterweise zeigen die AMP keine oder nur eine sehr geringe Wirtsspezifität (HARLEY & SMITH 1983, READ 1989). Nahezu 80 % aller Landpflanzen sind mit AMP assoziiert (BONFANTE & PEROTTO 1995). In der Regel sinkt der wachstumsfördernde Effekt durch AMP mit steigender Phosphorkonzentration im Boden und kann dann gegenüber nicht mykorrhizierten Pflanzen ein gehemmtes Sproßwachstum verursachen (MARSCHNER & DELL 1994). Trotz dieser Einschränkungen kann eine VA-Mykorrhiza in der Regel als Vorteil für die Wirtspflanze gewertet werden.

Mykorrhizapilze erhöhen in den meisten Fällen die Aufnahmerate von Nährstoffen aus Böden mit geringer Nährstoffversorgung (SANDERS & SHEIKH 1983), insbesondere die von Phosphat (TINKER et al. 1992). Durch das Mycel wird die absorbierende Oberfläche vergrößert (SANDER & SHEIKH 1983) und die Hyphen sind in der Lage, Phosphat von Bereichen außerhalb der von der Wurzel erzeugten Phosphatmangelzone heranzutransportieren (TINKER et al. 1992). Diese Zone kann von den Wurzelhaaren nicht überwunden werden (KOSKE & POLSON 1984). Zusätzlich setzt

der AM-Pilz mithilfe von Phosphatasen auch solche Phosphatquellen frei, die sonst nicht zugänglich sind (READ 1991).

AM-Pilze verbessern so deutlich die Nähstoffsituation der Pflanze. Sie steigern die Trockenresistenz (DODD 1994), bieten Schutz vor Pathogenen (WILSON & TOMERUP 1992) und bei interspezifischer Konkurrenz stellt eine Infektion für die Pflanze einen Vorteil dar (NICOLSON 1960, READ 1991).

Bei Untersuchungen von NEWSHAM et al. (1995) an *Vulpia ciliata* ssp. *ambigua* wurde gezeigt, daß eine Infektion der Art mit *Glomus* spezie einen Schutz der Pflanze vor pathogenen Pilzen bewirkt. Die Mykorrhiza spielt aber keine Rolle für die Versorgung mit Phosphat (CAREY et al. 1992, WEST et al. 1993, NEWSHAM et al. 1994). Allerdings ist es fraglich ob diese Ergebnisse übertragbar sind, da hier eine annuelle Art und eine Pflanze-Pilz-Kombination getestet wurde wie sie unter natürlichen Bedingungen im Freiland nicht auftritt. Als wichtiger neuer Aspekt soll aber die Feststellung, daß AM die "Pilzgemeinschaften" im Wurzelbereich von Wildpflanzen beeinflussen kann, berücksichtigt werden. Dieses Phänomen liefert einen neuen Aspekt bei der Bewertung und Interpretation von AM für die Pflanzenökologie.

Bei den AMP handelt es sich um ubiquitäre Bodenorganismen (ABOTT & GAZEY 1994), die in nahezu allen Böden verbreitet sind (WILSON et al. 1989). In bestimmten Vegetationszonen treten sie gegenüber Pilzen der Ektomykorrhiza in den Hintergrund. In borealen Nadelwäldern und sommergrünen Laubwäldern steigt durch die Klimasaisonalität die Akkumulation von organischer Substanz; in diesen Systemen mit einem weiten C/N-Verhältnis dominieren ektotrophe Mykorrhizen (READ 1989, READ 1991). In Böden mit wenig organischer Substanz und einem engen C/N-Verhältnis, wo Phosphor den Stickstoff als limitierenden Faktor ablöst, dominieren AMP (READ 1992a).

Ein Beispiel, daß C/N-Verhältnisse und die daraus folgenden Konsequenzen für Mykorrhiza-Assoziationen auf eng begrenztem Raum wechseln können, sind Küstendünen (READ 1991).

4.4.2 Wechselwirkungen in Pflanzengesellschaften durch Mykorrhiza

Wenn sich die Aufnahme von Ressourcen bei der Wirtspflanze ändert, beeinflusst Mykorrhiza die Mechanismen der Interaktionen zwischen den Pflanzen. Daß Mykorrhiza einen Einfluß auf die Struktur und Zusammensetzung von Pflanzen in einer

Gesellschaft hat, konnte für verschiedene Standorte und unterschiedliche Gesellschaften gezeigt werden.

JANOS (1981) berichtet, daß Mykorrhiza einen Anstieg der Diversität und der Produktivität in tropischen Baumgesellschaften bewirkt. Eine Zugabe von Mykorrhizapilzen hat nicht nur gesteigerte Artenvielfalt sondern auch die Steigerung der Biomasse sonst eher untergeordneter Arten zur Folge (GRIME et al. 1987).

HALL (1979) und POWELL (1980) registrierten, daß erodierte Flächen in Australien und Neuseeland niedrige Mykorrhizaaktivität aufweisen, nach Beimpfung mit Mykorrhizapilzen jedoch ein starke Zunahme an Arten zu beobachten ist. E. ALLEN (1984) weist darauf hin, daß Mykorrhiza die Diversität in frühen Sukzessionsstadien steigert. Über den Mechanismus der Interaktionen zwischen den Pflanzen mit Hilfe von Mykorrhiza ist noch nicht viel bekannt (FITTER 1985b). In den meisten Fällen nehmen die Pilzhyphen die gleichen Nährstoffe auf wie die Pflanzenwurzel. Ein Mycel-Netzwerk umgibt oder verbindet viele Wirtspflanzen untereinander und vergrößert somit deren absorbierende Oberfläche. Es wird eine bessere Versorgung mit Phosphat angenommen, jedoch ist über die Aufnahmeraten und den Materialtransport über die Hyphen noch nichts bekannt.

Viele Untersuchungen haben gezeigt, daß Mykorrhiza nur an den Feinwurzeln vorkommt (HARLEY & SMITH 1983). Dies kann je nach Wurzelhorizont der Wirtspflanze oberflächennah oder tiefer gelegen sein. Dazu gibt es auch saisonal unterschiedliche Aktivitäten bei Mykorrhiza. So kann bei zwei nebeneinander existierenden Gräsern bei einer Art die Mykorrhiza im Frühjahr und bei der zweiten Art im Sommer aktiv sein (JAKOBSON & NIELSEN 1983, ALLEN et al. 1984a).

Ein weiterer Faktor ist die Physiologie der Wirtspflanze. Nach einer Einteilung von STAHL (1900) reagieren Wirtspflanzen unterschiedlich auf Mykorrhiza. Es gibt nonmykotrophe Spezies (bilden keine Mykorrhiza aus), fakultative Arten (können Mykorrhiza ausbilden, sind aber nicht darauf angewiesen) und obligate Spezies (gehen ohne Mykorrhiza zugrunde). Die meisten Pflanzen sind als fakultative Mykobionten einzustufen. Unter Gewächshausbedingungen ist es möglich nonmykotrophe Arten mit Mykorrhizapilzen zu besiedeln, doch wirkt der Pilz dann als Parasit (TOMMERUP 1984, ALLEN et al. 1989).

In vielen Pflanzengesellschaften kommen VAM- und ektotroph mykorrhizierte Pflanzen nebeneinander vor, aber es ist nichts über deren Interaktionen bekannt. PERRY et al. (1989) haben bei Untersuchungen in Pacific Northwest in einigen

Pflanzengesellschaften Mykorrhizapilze gefunden, die zu Beginn der Sukzession arbutoide Mykorrhizen mit Büschen der Ericaceae ausbilden; der gleiche Pilz bildet in späteren Sukzessionsstadien mit Bäumen eine Ektomykorrhiza aus. In Küstendünen fand NICOLSON (1960b), daß nonmykotrophe Spezies wie z.B. *Salsola kali* im Laufe der Sukzession durch mykorrhizierte Gräser ersetzt werden. Diese Entwicklung, von Arten ohne Mykorrhiza hin zu Arten mit Mykorrhiza, wird für viele Sukzessionsserien beschrieben (REEVES et al. 1979, MILLER 1979, E. ALLEN & M. ALLEN 1980, JANOS 1980).

Eine Reihe von Versuchen- im Gewächshaus und im Freiland- zu den Interaktionen zwischen den Pflanzen haben gezeigt, daß das Wachstum und der Nährstoff- und Wasserstatus der Mykobionten besser ist (E. ALLEN & M. ALLEN 1990, CROWELL & BOERNER 1988). Die Abläufe, die zu dieser Verbesserung der Nährstoffsituation führen, sind noch unklar. Durch Impfversuche mit VAM-Pilzen wurde gezeigt, daß auch Nachteile für die Pflanze auftreten können (CRUSH 1974, FITTER 1977, HALL 1978, E. ALLEN & M. ALLEN 1988, M. ALLEN et al. 1989a).

Mykorrhiza kann ein wichtiger Faktor bei der Strukturierung von Pflanzengesellschaften in Sukzessionsserien sein, weil so eine bessere Verfügbarkeit der Ressourcen für die Pflanzen gegeben ist. Durch das Hyphennetz wird eine ausgeglichene Verteilung der Ressourcen über alle infizierten Pflanzen erreicht. Versuche zum Transport von Phosphor wurden mit radioaktiv markiertem ^{32}P durchgeführt und zeigten, daß es einen Transport zwischen den Pflanzen mit VA-Mykorrhiza gibt, einen Transport zwischen mykorrhizierten und nicht mykorrhizierten Pflanzen jedoch nicht (REID & WOODS 1969, HIRREL & GERDEMANN 1979, FRANCIS et al. 1986). READ et al. belegten durch eine Reihe von Arbeiten (READ 1984, READ et al. 1985), daß von der Pflanze fixiertes CO_2 zum Mykorrhiza-Partner transportiert wird und anschließend auch in Wurzeln von benachbarten Keimlingen, die über denselben Pilzpartner verfügen, wiedergefunden werden kann. Der Transport wurde über ^{14}C nachgewiesen und reichte aus, um der Jungpflanze das Überleben unter Stressbedingungen zu ermöglichen (DUDDRIDGE et al. 1988). FINLAY & READ (1986) konnten zeigen, daß Schattenpflanzen mehr Kohlenstoff vom Pilzpartner erhalten als Sonnenpflanzen, die eine höhere Photosyntheserate aufweisen.

4.4.3 Die Rolle von Mykorrhiza im Verlauf der Sukzession

Die theoretische Grundlage, Sukzession als Zusammenspiel von verschiedenen Prozessen zu betrachten, legte CLEMENTS (1916). Er prägte den Begriff vom

"super-organism", eine hochorganisierte Pflanzengesellschaft, die sich nach dem "Durchlaufen verschiedener Entwicklungsgipfel" einstellt. ODUM (1969) übernahm diese Sichtweise und sagte voraus, daß mit fortschreitender Sukzession die Entropie ansteigen werde, denn durch die Symbiose würden Nährstoffe mit lebender, oder auch mit der in den Zyklen bereits vorhandenen Biomasse verknüpft. Diese Hypothese löste eine Reihe von Untersuchungen über die Rolle von Mykorrhiza im Verlauf der Sukzession aus und sie dominiert gegenwärtig einen Großteil dieser und anderer ökologischer Untersuchungen. STAHL (1916) vertrat die Hypothese, daß krautige Pflanzen ohne Mykorrhiza von Mykobionten verdrängt werden.

DOMINIK (1951) wies darauf hin, daß Mykorrhizierung und Akkumulation von organischer Substanz im Verlauf der Sukzession eng miteinander verknüpft sind. Er fand in frühen Stadien der Dünensukzession nicht mykorrhizierte Pflanzen, in späteren Stadien mit zunehmender organischer Substanz stieg die Mykorrhizarate an. Ebenfalls bei Untersuchungen in Küstendünen stellten NICOLSON (1960) und NICOLSON & JOHNSTON (1979) fest, daß die Pflanzen nahe der See nonmykotroph (z.B. *Salsola kali*) und weiter inselwärts VA-mykorrhiziert sind

In den sechziger und siebziger Jahren zeigte eine Reihe von Untersuchungen in Steinkohleabbaugebieten aus den USA und England, daß durch die Verwüstung das Auftreten und die Aktivität von Mykorrhiza herabgesetzt war. Auf den Abraumflächen und Schlackehalden war keine Mykorrhizaaktivität nachzuweisen, nur an den unberührten Standorten wuchsen Mykobionten (SCHRAMM 1966, DAFT & HACSKAYLO 1976, KHAN 1978). Untersuchungen für andere Nutzungsflächen folgten und wurden mit früheren Arbeiten über Sukzessionsstadien verbunden. Es stellte sich heraus, daß das Inokulumpotential in gestörten oder vom Menschen genutzten Flächen sehr viel geringer ist als auf ungestörten Flächen. Die wieder-einwandernden Arten sind nicht mykorrhiziert und nur der natürliche, ungestörte Standort wird von Mykobionten besiedelt (REEVES et al. 1979). E. ALLEN & M. ALLEN (1980) stellten fest, daß auf Flächen, die mit Abraum aufgeschüttet wurden, tatsächlich keine Mykorrhizaaktivität vorhanden war. Wurde auf die Flächen Mutterboden aufgebracht, so fanden sich auch Pflanzen mit Mykorrhiza wieder ein und die Sporendichte von Mykorrhizapilzen stieg rasch an. Dasselbe Ergebnis lieferten Versuche mit sterilisiertem Material. In sterilem Sand dominierten nicht mykotrophe Spezies.

Arbeiten von JANOS (1980) aus den Tropen belegen diese These ebenfalls. Des Weiteren wies er nach, daß mit fortschreitender Sukzession die Mykorrhizaaktivität ansteigt. Dieser Anstieg verläuft mit der Vegetationsentwicklung von anfangs

nonmykotrophen Arten über fakultative Mykobionten zum Endstadium mit obligaten Mykobionten. Dieses Modell wurde das Standard-Modell für Untersuchungen zu Mykorrhiza und Sukzession und bekam eine große Gewichtung bei der Definition der Wichtigkeit von Mykorrhiza als Indikator.

Durch neuere Untersuchungen von KOSKE & POLSON (1984) wurde dieses einfache Modell verifiziert. Sie stellten fest, daß *Ammophila breviligulata*, die vorherrschende Art in Primärdünen ein Mykobiont ist. Sie folgerten daraus, daß die Etablierung von Mykorrhiza essentiell für die Stabilisierung von Küstendünen ist. Nicht mykorrhizierte Annuelle sind auf die Besiedlung der Spülsäume mit höherem Nährstoffangebot beschränkt. SCHMIDT & SCOW (1986) bestätigen gleiche Befunde für die Galapagos-Inseln. Beobachtungen nach Vulkanausbrüchen, z.B. des Mount St. Helens, zeigen die Erstbesiedlung durch Kräuter (fakultative Mykobionten) und Sträucher (obligate Mykobionten) (M. ALLEN et al. 1984b, M. ALLEN 1987a, 1988a). Hier konnten nonmykotrophe Spezies nicht nachgewiesen werden. Ähnliche Beobachtungen wurden für die Vulkaninsel Krakatau gemacht, jedoch tauchten hier auch nach 20 Jahren keine obligaten Mykobionten wie z.B. Orchideen auf. Dies veranlaßte E. ALLEN & M. ALLEN (1990) zu der Hypothese, daß in verschiedenen Umgebungen der Mykorrhizastatus und die Sukzession stark variieren können, und zwar in Abhängigkeit von der Feuchtigkeit und dem Nährstoffangebot des Standortes.

Die Rolle wechselnder Pilzsymbionten wurde bisher nicht experimentell überprüft. Untersuchungen haben aber gezeigt, daß in frühen Dünenstadien *Glomus fasciculatum* vorherrscht und in späteren Stadien eine Vielzahl von Spezies dazukommen (NICOLSON & JOHNSTON 1979). Alle Pflanzen, die in der Lage sind Stickstoff zu akkumulieren, sind mykotroph und so ist diese Assoziation wichtig für das Überleben der Pflanze und die potentielle Stickstoffakkumulation.

4.4.4 Die Entstehung von Küstendünen und ihre zugehörigen Mykorrhizapilz-Kombinationen

Erste dauerhafte Dünenstadien entstehen unter Mitwirkung höherer Pflanzen. Eine physikalische Schlüsselrolle spielt bei der Festlegung des Substrates das Außenmycel von AMP, da es die hierfür notwendigen Strukturen liefert. In Kombination mit der höheren Pflanze stellt es so den effektivsten Aggregatbildner dar (SUTTON & SHEPPARD 1975, FORSTER 1979, FORSTER & NICOLSON 1981, KOSKE & POLSON 1984, ROSE 1988). Laut READ (1992a) ist das Außenmycel das primäre sandbindende Agens in Sanddünenökosystemen. Es trägt maßgeblich zur Boden-

aggregation und somit auch zur Dünenbildung bei (DODD 1994). Das Hyphen-
netzwerk setzt die Mobilität des Sandes herab (MILLER & JASTROW 1992).

Abhängig von der Effektivität des Außenmycels – Nährstoffe zu absorbieren,
Bodensubstrat zu durchwachsen, neue Wurzeln zu infizieren und verschiedene
Pflanzen miteinander zu verbinden – ergibt sich daraus nach READ (1992b) ein
Einfluß auf die qualitative und quantitative Zusammensetzung von Pflanzengesell-
schaften. Das externe Mycel verbessert in bestimmten Dünenbereichen den Stoffaus-
tausch zwischen den Pflanzen und stellt zusätzlich die Hauptinokulumquelle dar
(READ 1989).

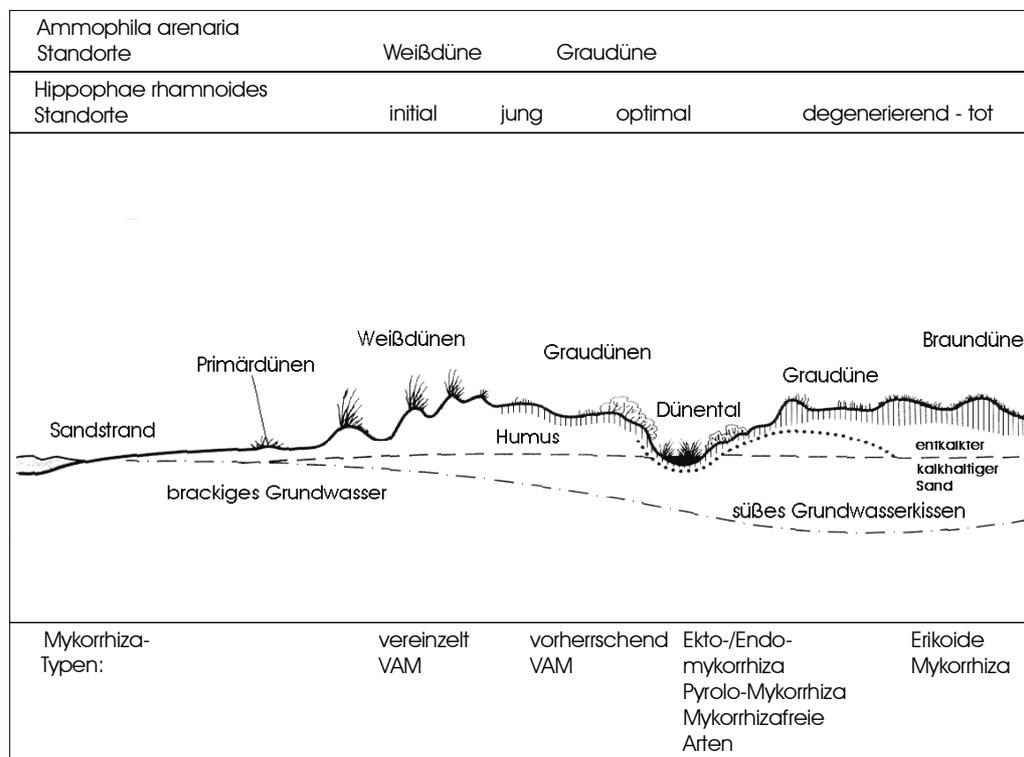


Abb. 11: Die Entstehung von Küstendünen und ihre zugehörigen Mykorrhizapilz-
Kombinationen (verändert nach ELLENBERG 1996).

Im Laufe der Sukzession ändern sich Art und Umfang von Mykorrhiza bei den
beteiligten Arten. Nach READ (1989) haben wir es bei Spülsaumgesellschaften mit
Arten zu tun, die über einen nährstoffreichen Standort verfügen und somit nicht
mykorrhiziert sind. Anschließend folgen im Vordünenbereich Arten, die in der Regel
mit VAM infiziert sind. Die Symbiose ist für das erste Wachstum auf Pionierstandorten
sehr wichtig. Im Gegensatz zu anderen Standorten ist in diesen Bereichen Phosphor
der limitierende Faktor und somit ist eine Mykorrhizierung für die Pflanze von großem

Vorteil. Auch in "semi fixed dunes" dauert die Phosphatlimitierung an, allerdings sind der Sandeintrag und die Produktivität verringert und die Artendiversität steigt, so daß hier alle Arten über eine vesikulär arbuskuläre Mykorrhiza verfügen. Erst in den feuchten Dünen, wo die Nitrifikation gehemmt ist und so der Stickstoff wieder zum limitierenden Faktor für das Wachstum wird, finden wir hauptsächlich Ektomykorrhiza. In den ältesten Dünenstadien treten dann schließlich ericoide Mykorrhizen auf. Die einzelnen Stadien der Sukzession sind also durch charakteristische Mykorrhizapilz-Kombinationen geprägt. Zusammenfassend ergibt sich aus den Untersuchungen der verschiedenen Autoren, für die Ökosysteme der Küstendünen:

- **Die Mehrzahl der Pflanzen ist mykotroph, d.h. empfänglich für AMP.**

GIOVANNETTI & NICOLSON (1983) haben bei Studien in der Toscana festgestellt, daß 16 von 18 untersuchten Arten Mykobionten waren. Untersuchungen in Nordholland von ERNST et al. (1984) ergaben, daß bei 11 von 15 untersuchten Arten AM vorhanden war. LOGAN et al. (1989) fanden in New South Wales, Australien bei 90 % der Arten eine AMP-Infektion, und KOSKE & GEMMA (1990) entdeckten auf Hawaii bei 70 % der 44 Strand- und Dünenbewohnenden Arten eine endotrophe Mykorrhiza.

- **Mykotrophe Spezies treten oft mit relativ hohem durchschnittlichen Infektionsgrad auf.**

Die von GIOVANNETTI & NICOLSON (1983) in der Toscana untersuchten Arten waren zu 32 % mykorrhiziert. LOGAN et al. (1989) stellte einen Mykorrhizierungsgrad von 40 % fest und fanden bei Wurzeln von Ammophila eine Besiedlung von 61 %. Sowohl bei Ammophila arenaria als auch bei Ammophila breviligulata treten relativ hohe durchschnittliche Infektionsraten durch AMP-Spezies auf (NICOLSON & JOHNSTON 1979, KOSKE & HALVORSON 1981, GIOVANNETTI & NICOLSON 1983, ERNST et al. 1984, READ 1989).

- **Der Mykorrhizierungsgrad steigt mit dem Deckungsgrad und fortschreitender Sukzession an.**

Aus den Untersuchungen von NICOLSON (1960), NICOLSON & JOHNSTON (1979), KOSKE & HALVORSON (1981) und KOSKE & POLSON (1984) geht hervor, daß bei einer sehr dichten Vegetationsdecke die Pflanzen stärker mykorrhiziert sind. Man nimmt an, daß eine geschlossene Vegetation die

Bodenoberfläche stabilisiert und sich die AM-Pilze dann besser entwickeln und vermehren können. Die Zunahme der organischen Substanz, führt nach NICOLSON (1960) zu einer besseren Heranbildung des Mykobionten und durch die erhöhte Individuen- und Artendichte und die damit verbundene dichtere Durchwurzelung des Bodens tritt eine Konkurrenz der bodenbewohnenden Organismen um die Nährstoffe ein (NICOLSON 1960, READ 1991); unter solchen Bedingungen kann Mykorrhiza ein Vorteil sein.

In Dünen sind auf engem Raum nicht mykorrhizierte Ruderalpflanzen mit mykorrhizierten Pflanzen vergesellschaftet (READ 1991). Pflanzen, die über ein gut ausgebildetes Wurzelsystem verfügen, wie z.B. Gräser, sind im Gegensatz zu Arten mit einem nur gering ausgebildeten Wurzelsystem nicht von einer Assoziation mit AMP abhängig. READ (1989) stuft z.B. nach einer Untersuchung von DOMINIK (1951) *Ammophila arenaria* an Primärdünenstandorten als AMP-unabhängig ein. GEMMA & KOSKE (1992) stellten aber bei der Mehrzahl der Spülsaumpflanzen eine AMP-Infektion fest und schlossen daraus, daß diese in frühen Stadien der Primärsukzession eine wichtige Rolle spielt. Untersuchungen von NICOLSON (1960) an der Strandquecke haben ergeben, daß an isolierten, vom Hauptdünenystem entfernten Standorten häufig eine Besiedlung mit Endophyten auftritt. Die Befunde über Mykorrhiza in frühen Sukzessionsstadien variieren sehr stark.

5 Untersuchungsergebnisse

5.1 Die Vegetation der untersuchten Bestände

5.1.1 Weißdünen- und Graudünen-Standorte von *Ammophila arenaria*

***Ammophiletea arenariae* Br.-Bl. & Tx. 1943**

Die Vordünen und Dünengesellschaften der Sandküsten werden von Gramineengesellschaften dieser Klasse aufgebaut und dominiert. Diese Bestände aus Gräsern sind zumeist artenarm, einschichtig, lockere und physiognomisch gleichförmige Gesellschaften. Als obligater Halophyt leitet *Elymus farctus* die Sandakkumulation ein und bildet erste dauerhafte Dünenstadien. Nach Ansammlung eines Süßwasservorrates mit Hilfe der Strandquecke entstehen erste Primärdünen und es treten *Ammophila arenaria*, *Elymus arenarius* und *Ammocalamagrostis baltica* auf. Die Entwicklung strandparalleler Weißdünenketten setzt ein.

Standörtliches Charakteristikum der *Ammophila*-Düne ist ein bewegtes, dauernd der Erosion oder Akkumulation unterworfenen Substrat. In der Regel erfolgt taxonomisch eine Unterteilung dieser Bestände in das Elymo-*Ammophiletum typicum* und das Elymo-*Ammophiletum festucetosum*. Aus dem Elymo-*Ammophiletum festucetosum* läßt sich eine Variante mit *Hippophaë rhamnoides*-Jungwuchs herausarbeiten. Dieses Gesellschaftsstadium wird an dieser Stelle nicht berücksichtigt, da es zu den Gebüschgesellschaften überleitet und in der vorliegenden Arbeit an den Anfang der *Hippophaë rhamnoides*-Gebüsche gestellt wird (siehe Kap. 5.1.2, Tab. 6).

Assoziation: *Elymo-Ammophiletum arenariae* BRAUN-BLANQUET et DE LEEUW 1936

Das Elymo-*Ammophiletum arenariae* bildet die wichtigste Gesellschaft der bewegten Flugsande oberhalb der Sturmflutlinie. Es findet noch eine Akkumulation von Sand statt, aber die Salzeinwirkung ist zurückgegangen. Das Substrat ist kalk- und nährstoffreich und es hat noch keine Bodenbildung eingesetzt. Im Ostfriesischen Küstenraum können *Ammophila arenaria* und *Ammocalamagrostis baltica* als gleichberechtigte Arten für den Aufbau dieser Gesellschaft gelten. Die mit namengebende Art *Elymus arenarius* tritt eher selten und dann auch nur in geringer Deckung auf.

Tab. 5: Vegetationsaufnahmen mit *Ammophila arenaria* (Weißdünen- und Graudünen-Standorte)

Assoziation	Elymo - Ammophiletum arenariae																																			Stetigkeit
	typicum																festucetosum arenariae																			
																	Variante mit <i>Sonchus arvensis</i>					Variante mit <i>R. acetosella</i> u. <i>A. praecox</i>					Variante mit <i>H. lacunosum</i> und <i>S. purum</i>									
Subassoziation																	Überlagerung mit <i>Cakiletum maritimae</i>																			
Variante																																				
Laufende Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	
Feldnr.	122	47	126	127	139	27	207	23	125	28	M2	107	131	132	M1	33	204	35	203	43	137	36	22	54	133	23	57	28	32	103	41	53	40	123	134	
Insel	Ba	Ba	Ba	Ba	Wa	Ba	La	Ba	Ba	Ba	Wa	La	Sp	Sp	Wa	Sp	La	La	La	La	Wa	La	Sp	Ba	Sp	Sp	Wa	Sp	Sp	La	La	Ba	La	Ba	Sp	
Datum	895	794	895	895	995	893	796	893	895	893	593	895	995	995	593	594	796	694	796	694	995	694	594	794	995	594	794	594	594	895	694	794	694	895	995	
Aufnahmefl.	8	4	5	8	6	6	10	4	10	6	4	20	8	10	6	20	10	4	10	8	10	6	4	15	10	8	8	6	10	10	8	20	12	4	8	
Deckung ges.	80	80	60	70	70	70	70	60	70	70	60	80	80	70	40	70	60	70	40	70	70	80	50	80	70	70	100	90	80	85	90	95	100	100	100	
Deck. Kraut	80	80	60	70	70	70	70	60	70	70	60	80	80	70	40	70	60	70	40	70	70	80	50	80	70	70	100	50	60	80	80	90	90	100	90	
Deck. Moose	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	50	40	10	25	20	10	5	10	
Deck. Flechten	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Bewuchshöhe	-	100	100	100	80	70	80	-	70	100	50	110	90	100	50	60	70	70	70	90	80	100	40	70	80	30	70	30	40	60	-	-	40	-	60	
Zustand	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	W	G	G	G	G	G	G	G	G		
Exposition	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	NO	N	N	O	N	N	N	N	N	S	NW	S	-	S	-	S	S	S	
Artenanzahl	1	1	1	1	1	1	2	2	3	3	6	3	5	4	5	3	4	3	3	4	6	4	5	5	7	11	17	5	10	11	5	11	9	10	8	
AC																																				
<i>Ammophila arenaria</i>	5	5	4	4	4	4	5	4	4	2	3	5	5	5	2	4	4	4	3	5	4	4	2	5	3	2	4	3	3	2	4	4	4	3	3	35
<i>Ammophila x baltica</i>	+	.	+	2	1	+	1	.	.	+	+	1	.	1	1	2	1	.	.	2	1	15	
<i>Elymus arenarius</i>	1	6
<i>Cakile maritima</i>	+	+	1	+	1	+	6
d/A	12
<i>Carex arenaria</i>	3	1	+	3	3	1	2	1	1	2	3	3	6
<i>Festuca rubra/arenaria</i>	2	.	2	2	2	2	3	.	5
<i>Corynephorus canescens</i>	7
d/V1	5
<i>Sonchus arvensis</i>	4
d/V2	4
<i>Rumex acetosella</i>	4
<i>Aira praecox</i>	4
d/V3	4
<i>Hypnum lacunosum</i>	2
<i>Scleropodium purum</i>	2
<i>Agropyron junceum</i>	8
<i>Senecio vernalis</i>	5
<i>Eryngium maritimum</i>	4
<i>Cerastium semidecandrum</i>	3
<i>Dactylis glomerata</i>	3
<i>Galium mollugo</i>	3
<i>Senecio viscosus</i>	3
<i>Dicranum scoparium</i>	2
<i>Oenothera ammophila</i>	2
<i>Campylopus introflexus</i>	2
<i>Cladonia furcata</i>	2
<i>Deschampsia caespitosa</i>	2
<i>Polytrichum piliferum</i>	2
<i>Poa pratensis</i>	2
<i>Psathyrella ammophila</i>	2
<i>Cerastium tetrandum</i>	2
<i>Holcus lanatus</i>	2
<i>Polypodium vulgare</i>	2
<i>Cirsium arvense</i>	1
<i>Lathyrus maritimus</i>	1
<i>Hieracium umbellatum</i>	1
<i>Hippophaë rhamnoides</i>	1
<i>Senecio sylvestris</i>	1
<i>Cladonia arbuscula</i>	1
<i>Hypochoeris radicata</i>	1
<i>Cladonia floerkeana</i>	1
<i>Rubus caesius</i>	1
<i>Agrostis tenuis</i>	1
<i>Stellaria graminea</i>	1
<i>Danthonia decumbens</i>	1
<i>Anthoxantum odoratum</i>	1
<i>Achillea millefolium</i>	1
<i>Avenella flexuosa</i>	1
<i>Viola tricolor</i>	1
<i>Agrostis stolonifera</i>																																				

Standort des Elymo-Ammophiletum typicum sind die jungen Nachfolgestadien der Primärdünen und die Luv-Seite der Randdüne. Hat sich im Lee dieser Randdüne der Windeinfluß verringert, oder wurde die Düne durch seewärts vorgelagerte, junge Dünen von der Sandzufuhr abgeschnitten, so dringt Festuca rubra ssp. arenaria in die Bestände ein. In diesen Bereichen treten auf den Ostfriesischen Inseln auch erstmalig Arten wie Eryngium maritimum, Lathyrus maritimus und Oenothera ammophila auf. Von anderen Autoren werden diese Arten als Charakterarten des Elymo-Ammophiletum typicum geführt, auf den Ostfriesischen Inseln treten sie aber grundsätzlich erst in den geschützteren Lagen ohne Sandbewegung auf.

Für die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Bestände mit Ammophila arenaria lassen sich für die Inseln Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge zwei **Subassoziationen** herausarbeiten:

das **Elymo-Ammophiletum arenariae typicum** und das **Elymo-Ammophiletum festucetosum arenariae**.

Beim Elymo-Ammophiletum arenariae typicum handelt es sich um artenarme Bestände, mit einer mittleren Anzahl von drei Arten. Das Elymo-Ammophiletum festucetosum arenariae läßt sich in folgende Varianten unterteilen:

- Variante mit Sonchus arvensis
- Variante mit Rumex acetosella und Aira praecox
- Variante mit Hypnum cupressiforme var. lacunosum und Scleropodium purum

Grenzt man Weißdünen- und Graudünen- Standorte von Ammophila arenaria pflanzensoziologisch voneinander ab, so sind alle Aufnahmen (Tabelle 5, Nr. 1 - 26), bis auf die Variante mit Rumex acetosella und Aira praecox und die Variante mit Hypnum cupressiforme var. lacunosum und Scleropodium purum, als Weißdünen-Standorte von Ammophila arenaria anzusprechen. Die Weißdünen-Standorte umfassen somit die Bestände, in denen der Strandhafer im Rahmen der natürlichen Erstbesiedlung auftritt. Als Graudünen-Standorte werden Bereiche angesprochen, die im Verlauf der ungestörten Sukzession schon von einer geschlossenen Vegetationsdecke bewachsen waren, auf denen Ammophila arenaria aufgrund erneuter Substratbewegung – durch die Zerstörung der Vegetation oder durch das altersbedingte Absterben der vorherigen Vegetation – erneut auftritt. Es handelt sich hierbei um Bereiche, in denen schon eine deutliche Bodenbildung eingesetzt hat und deren Substrate eine saure Reaktion zeigen. Arten wie Rumex acetosella und Aira praecox zeigen eine Abnahme des pH-Wertes und eine einsetzende Bodenverdichtung an. Die

Gesamtdeckung der Vegetation liegt mit Werten von 80 bis 100 % deutlich höher und spiegelt – verglichen mit den offenen und meist lückigen Bedingungen in den Weißdünen – die veränderten Standortverhältnisse und Wachstumsbedingungen wieder.



Abb. 12: Beispiel für einen Weißdünen-Standort von *Ammophila arenaria* auf Spiekeroog (Sp 33, 1994)



Abb. 13: Graudünen-Standort von *Ammophila arenaria* auf Wangerooge (Wa 57, 1994)

5.1.2 Vegetationsaufnahmen der untersuchten Bestände mit *Hippophaë rhamnoides*

Hippophaë rhamnoides gehört zu den Charakterpflanzen der Ostfriesischen Inseln. Auf den vier untersuchten Inseln, Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge, verläuft die Sukzession der Vegetationseinheiten mit *Hippophaë rhamnoides* wie im Folgenden beschrieben: Frühestens auf der ersten Weißdüne, der sogenannten Randdüne, findet man *Hippophaë rhamnoides*-Jungpflanzen, die in Beständen des Elymo-Ammophiletum *arenariae festucetosum* auftreten. Die Vegetationsbedeckung ist locker und offen, so daß eine ausreichende Lichtintensität gegeben ist und keinerlei Beschattung der Jungpflanzen erfolgt. In der Regel entwickeln sich diese Bestände aber nicht zu Gebüschformationen weiter (siehe auch Kap. 4.2.1). An der Leeseite, im Windschatten der Weißdüne, findet man erste stattliche Sanddorn-Gebüsche mit einer Höhe von ca. 1,60 m und hoher Deckung (siehe Tabelle 6). Weiter inselwärts, mit fortschreitendem Alter und einsetzender Bodenbildung, lockern die Bestände wieder auf und verfügen nicht mehr über einen so hohen Deckungsgrad; die einzelnen Individuen sind oft nur noch im oberen Drittel belaubt. Den Unterwuchs stellen Arten aus der ursprünglichen Weißdünenvegetation z.B. *Ammophila arenaria*, *A. baltica*, *Festuca rubra* etc. Hinzu kommen schon vordringende Arten der Klasse *Koelerio Corynephoretea*. In diesem Stadium treten gelegentlich auch andere Gebüsche auf, die sich dann zum Teil – wie z.B. *Rosa rugosa* – sehr aggressiv ausbreiten. Haben sich erst einmal weitere Phanaerophyten angesiedelt, so geht im Zuge der Sukzession – selbst nach dem Ausfall von *Hippophaë rhamnoides* – die Entwicklung zu anderen Gebüschformationen weiter. Der Sanddorn wird mangels Konkurrenzkraft sehr schnell zurückgedrängt.

Bevorzugte Standorte von *Hippophaë rhamnoides* sind unbeschattete, reine Dünen- sande. Durch Veränderungen im Unterwuchs der Sanddorn-Gebüsche werden die Standortbedingungen weiter inselwärts kontinuierlich verändert. Der pH-Wert in diesen alternden Dünen sinkt ab, der Sanddorn verliert an Vitalität und stirbt langsam ab. Dieses Phänomen ist sowohl in kalkreichen als auch kalkarmen Dünengebieten zu beobachten.

Es ist aber zu berücksichtigen, daß es deutlich variierende Standorte mit absterbenden *Hippophaë rhamnoides*-Gebüschchen gibt. Es sind dies alternde Dünenbereiche ebenso wie Flächen, die nur wenig über NN liegen und gelegentlich noch von der Tide erreicht werden. Diese wechselfeuchten Gebiete, wie z.B. das Osterhook auf Baltrum, werden wiederholt von der Flut unter Wasser gesetzt und die steigende Salzkonzentration ist als Ursache für das "Hippophaë-Sterben" anzusehen (siehe Abbildung 14).

Daneben gibt es Standorte in feuchten Dünentälern, wo ein kapillarer Aufstieg des Grundwassers möglich erscheint. In niederschlagreichen Jahren kann dann durch brackisches Wasser ein Anstieg des Salzgehaltes auftreten.

Obwohl die Hippophaë rhamnoides-Gebüsche das Vegetationsbild der Ostfriesischen Inseln deutlich mit prägen, sind sie nicht auf allen Inseln gleichermaßen stark vertreten. Ein wesentlicher Unterschied rührt schon aus der Größe der jeweiligen Insel und der anthropo-zoogenen Belastung her. Auf Baltrum – der kleinsten Ostfriesischen Insel – finden sich kaum dichte, geschlossene Bestände, sondern eher recht aufgelockerte und niedrigwüchsige Gebüsche. Mit Sicherheit läßt sich sagen, daß die Bestände hier sehr stark durch Tritt und durch die Wühltätigkeit der Kaninchen in Mitleidenschaft gezogen werden. Nach eigenen Beobachtungen bei Bergungsarbeiten von Wurzelmaterial wird Hippophaë rhamnoides aber von den Kaninchen nicht als Futterpflanze genutzt. Die Schädigung geht eher vom Freilegen der oberen Wurzelbereiche und der damit verbundenen Austrocknung und Schädigung der Actinorhiza aus. Auf Baltrum ist es aus diesem Grund schwierig geschlossene Bestände, die sich im Optimalzustand befinden, auszumachen. Junge bzw. initiale Stadien und degenerierende Formationen sind weitaus häufiger.



Abb. 14: Durch Salzwassereinfluß abgestorbene Hippophaë rhamnoides-Bestände am Osterhook auf Baltrum (1993).

Wie zuvor erwähnt, werden die absterbenden Bereiche am Osterhook Baltrums von den Untersuchungen ausgeschlossen, da hier eindeutig die Einwirkung des Salzwassers auszumachen und ein Vergleich mit Flächen benachbarter Inseln nicht möglich ist.

Auf Langeoog und Spiekeroog findet man, jeweils vom Ort ausgehend in Richtung Ostende, ausgedehnte Hippophaë rhamnoides-Gebüsche. Jedoch ist auf Langeoog in Höhe der Möwenkolonie eine Verbreitungslücke vorhanden. Hier dominieren, bedingt durch den erhöhten Nährstoffeintrag konkurrenzstärkere Arten, wie z.B. Gräser der Koelerio-Corynephoretea die Bestände. Ansonsten sind sowohl auf Langeoog als auch auf Spiekeroog Bestände jeden Alters und Zustandes vorhanden. Ganz deutlich ist hier im Unterschied zu Baltrum zu sehen, daß bedingt durch die Größe der Inseln genügend Raum für eine ungestörte Entwicklung der Gebüsche besteht.

Für Wangerooge findet man, ebenfalls am Ostende, geschlossene Hippophaë rhamnoides-Gebüsche vor, aber bedingt durch die geringe Nord-Süd-Ausdehnung der Insel erreichen sie nicht das Ausmaß wie vergleichbare Bestände auf Langeoog oder Spiekeroog. Da die Insel kaninchenfrei ist, finden sich auch keine Bestände, vergleichbar denen auf Baltrum, mit freigegrabenen Wurzelbereichen. Aufgrund der geringeren Größe ist jedoch der Einfluß des Menschen wieder deutlich stärker.

Die pflanzensoziologischen Aufnahmen der Bestände mit Hippophaë rhamnoides sind für die vorliegenden Untersuchungen auf Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge in einer Vegetationstabelle (Tabelle 6) zusammengefaßt. Für die Beurteilung der Vitalität und des Zustandes dieser Bestände wurde Tabelle 2 aus Kapitel 3.2.2 zugrunde gelegt.

Aus der Tabellenauswertung ergeben sich damit folgende Vegetationseinheiten für die Hippophaë rhamnoides-Bestände (siehe Tabelle 6):

Hippophaë rhamnoides-Gesellschaft

I. Trennartenfreie Untergesellschaft

1. Trennartenfreie Variante
2. Variante von Galium mollugo
 - a) Trennartenfreie Subvariante
 - b) Subvariante von Senecio vernalis

II. Untergesellschaft mit *Cerastium semidecandrum* und *Corynephorus canescens*

1. Variante von *Hieracium umbellatum*
2. Variante von *Linaria vulgaris*
3. Variante von *Rubus caesius*

III. Untergesellschaft mit *Urtica dioica* und *Rubus fruticosus* agg.

1. Trennartenfreie Variante
 - a) Trennartenfreie Subvariante
 - b) Subvariante von *Agrostis tenuis*
2. Variante von *Sonchus arvensis*
3. Variante von *Hypnum* var. *lacunosum*

Im Verlaufe der Sukzession verliert der Sanddorn zwar kontinuierlich an Vitalität und Deckung, bleibt aber aspektbestimmend. Die Einordnung der verschiedenen Altersstadien erweist sich als sehr schwierig.

In der vorliegenden Arbeit werden die Aufnahmen der Bestände mit *Hippophaë rhamnoides* als ranglose Gesellschaft geführt. Da sämtliche Altersphasen erfaßt werden sollten, erwies sich das Aufnahmematerial in Bezug auf die Homogenität als nicht optimal. Zwar ist *Hippophaë rhamnoides* auch in vielen alternden Beständen noch aspektbestimmend, aber die Artenkombination wird zunehmend durch Arten eindringender Kontaktgesellschaften beeinflusst. Erschwerend kommt hinzu, daß – bedingt durch das unterschiedliche Maß an anthropo-zoogenem Einfluß – unterschiedliche Störgrößen vorhanden sind und sich hierdurch die angrenzenden und in die Gebüsche vordringenden Arten z.T. erheblich unterscheiden.

5.2 Untersuchungen zur Vitalität von *Ammophila arenaria*- und *Hippophaë rhamnoides*-Beständen

5.2.1 Vitalität von *Ammophila arenaria*-Beständen

In der vorliegenden Arbeit werden die standörtlichen Bedingungen als annähernd vergleichbar bewertet, da Substrat und Klima von Insel zu Insel nicht sehr variieren. Die Weißdünen-Standorte von *Ammophila arenaria* werden durch eine hohe Dynamik geprägt, die aber für die untersuchten Flächen als vergleichbar angenommen wird. Bei den Graudünen-Standorten variieren die mikroklimatischen Unterschiede und die Veränderungen im Zustand der Bodenentwicklung sehr viel stärker.

Um eine Aussage über die Vitalität von *Ammophila arenaria* machen zu können wurden verschiedene Parameter der Individuen festgehalten.

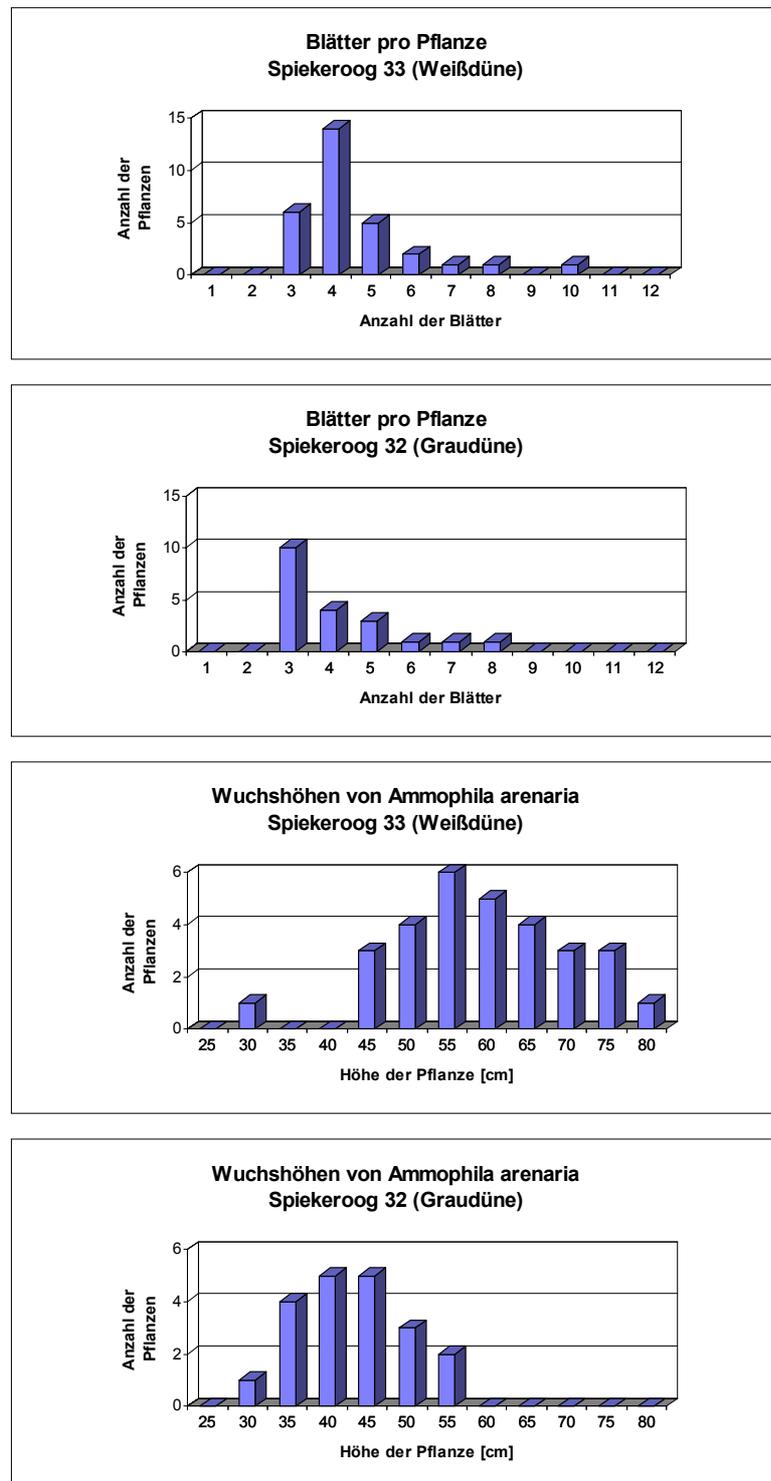


Abb. 15: Vergleich der Blattanzahl und der Wuchshöhe von *Ammophila arenaria* an einem Weißdünen-Standort (Sp 33) und einem Graudünen-Standort (Sp 32) auf Spiekeroog

Von den Weißdünen- und Graudünen-Standorten wurden auf den Inseln Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge eine gleiche Anzahl von Pflanzen pro Fläche untersucht (siehe Kap. 3.2.3). In Abbildung 15 werden am Beispiel eines Weißdünen- und eines Graudünen-Standortes auf Spiekeroog die Anzahl der Blätter pro Pflanze und die Pflanzenhöhe exemplarisch dargestellt. Das Auszählen der grünen Blätter pro Pflanze vermittelt zwar einen Eindruck vom Zustand der einzelnen Individuen, läßt aber keine deutliche Unterscheidung der Weißdünen- und Graudünen-Standorte zu. Man erhält jedoch einen Eindruck von der Alterszusammensetzung des Bestandes, und bei genauer Skizzierung und Überprüfung des Rhizomverlaufes ist eine Zuordnung von Mutterpflanzen und Jungpflanzen möglich (siehe Kap. 4.1, Abb. 6).

Als weiteres Kriterium wurden Infloreszenzen von verschiedenen Probeflächen untersucht. Die Blütenstände werden bei *Ammophila arenaria* im Herbst angelegt, das Ährenschieben erfolgt zwischen Mai und Juni des folgenden Jahres und die Blütezeit liegt zwischen Juli und August. Die Karyopsen reifen dann, je nach Verlauf der Blütezeit von Anfang August bis Mitte September heran. Einige keimen gleich nach der Reife aus, die Hauptkeimzeit liegt jedoch, je nach Niederschlagsmenge, im April bis Mai des nächsten Jahres.



Abb. 16: Vitaler *Ammophila arenaria* Bestand mit voll ausgebildeten Ähren in den Weißdünen auf Spiekeroog (1995)

In den *Ammophila arenaria* Beständen der Weißdünen und der Graudünen wurden vom 31.08.1995 bis zum 06.09.1995 in ausgewählten Probeflächen jeweils 25 Ähren ausgemessen und die Mittelwerte zusammengestellt. Vergleicht man die gefundenen Ährenlängen der unterschiedlichen Untersuchungsflächen, so ergibt sich folgendes Bild:

Tab. 7: Vergleich der durchschnittlichen Ährenlänge von jeweils 25 Ähren pro *Ammophila arenaria*-Standort.

Insel	Durchschnittliche Ährenlänge		
	Probe	Weißdüne Länge [cm]	Graudüne Länge [cm]
Baltrum	Ba 122	18,7	
	Ba 125	17,1	
	Ba 127	16,7	
	Ba 123		17,5
Langeoog	La 107	20,0	
	La 103		13,6
Spiekeroog	Sp 33	15,9	
	Sp 131	19,4	
	Sp 129		14,2
Wangerooge	Wa 137	19,8	
	Wa 57		15,8
Mittelwert		18,2	15,3

Von den gemessenen Ähren wurden von jeweils fünf Ähren pro Fläche und Standort die Karyopsen von den Spelzen befreit und anschließend ausgezählt und ebenfalls vermessen. In der folgenden Tabelle 8 ist zunächst die Schwankungsbreite bei der Karyopsenanzahl und -länge angegeben.

Tab. 8: Schwankungsbreite der Karyopsenanzahl und Karyopsenlänge bei fünf untersuchten Ähren pro Standort.

	Probe	Anzahl der Karyopsen		Länge der Karyopsen [mm]	
		Minimum	Maximum	Minimum	Maximum
Weißdünen-standorte	Ba 122	50	207	2	4
	Ba 125	146	244	2,5	4
	Ba 127	71	274	2,5	4,5
	La 107	67	348	2	4
	Sp 33	72	147	2	4
	Sp 131	47	68	2,5	4
	Wa 137	14	93	2	4
Graudünen-standorte	Ba 123	49	115	2,5	4
	La 103	27	78	2	4
	Sp 129	13	120	2	4
	Wa 57	3	42	2,5	3,5

Da die Anzahl der Karyopsen zwischen Weißdünen- und Graudünen Standort deutlich variiert, werden die Summen der Karyopsen von jeweils fünf Ähren einer Untersuchungsfläche dargestellt und verglichen.

Tab.9: Summenvergleich der Karyopsen von fünf Ähren pro Standort (W: Weißdüne, G: Graudüne).

Probefläche	Ba 123	La 103	Sp 129	Wa 57		Ba 122	Ba 125	Ba 127	La 107	Sp 33	Sp 131	Wa 137
Standort	G	G	G	G		W	W	W	W	W	W	W
Karyopsen- Summe 5 Proben	81	47	105	13		207	136	142	348	117	56	93
	48	35	13	39		50	244	18	67	72	52	14
	94	78	120	11		151	156	71	172	145	25	36
	115	27	45	42		95	146	193	120	147	68	91
	49	49	19	3		111	204	274	326	110	47	42
Summe	387	236	302	108		614	886	698	1033	591	248	276
Mittelwert	77	47	60	22		123	177	140	207	118	50	55
Standardabw.	29	19	49	18		59	46	101	125	31	16	35

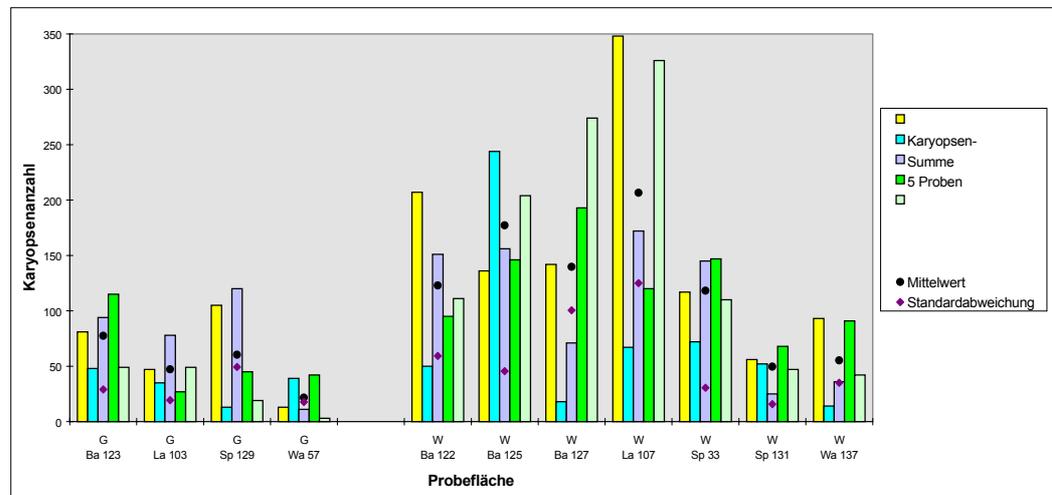


Abb. 17: Anzahl der Karyopsen von jeweils fünf Ähren pro Weißdünen- (W) und Graudünen-Standort (G).

Vergleicht man die absolute Anzahl der Karyopsen und die gebildeten Mittelwerte, so zeigt sich ein deutlicher Unterschied zwischen den Weißdünen- und Graudünen-Standorten. Die Werte für die Probeflächen Sp 131 und Wa 137 fallen etwas aus dem Rahmen, denn hier liegen die Werte nicht in einer Größenordnung wie es für Weißdünen-Standorte üblich scheint (Erläuterung siehe Kap. 6).

Kombinationen aus:

- Karyopsenzahl · Ährenlänge
- Karyopsenzahl / Ährenlänge
- Ährenlänge · Karyopsengewicht
- Karyopsengewicht / Karyopsenzahl
- Karyopsengewicht · Karyopsenzahl

ergeben ähnliche Ergebnisse (siehe Anhang, Tab. A 13 bis A 15); jedoch nehmen auch hier die Proben Sp 131 und Wa 137 eine Mittelstellung zwischen den Werten der Weißdünen- und Graudünenstandorte ein. Man kann zusammenfassend sagen, daß sowohl die Karyopsenzahl als auch das Karyopsengewicht eine gute Möglichkeit zur Unterscheidung der Standorte liefert. Ein Ausmessen der Ähren ist zwar im Gelände schneller und einfacher durchzuführen, stellt aber keine deutliche Unterscheidungsmöglichkeit dar.

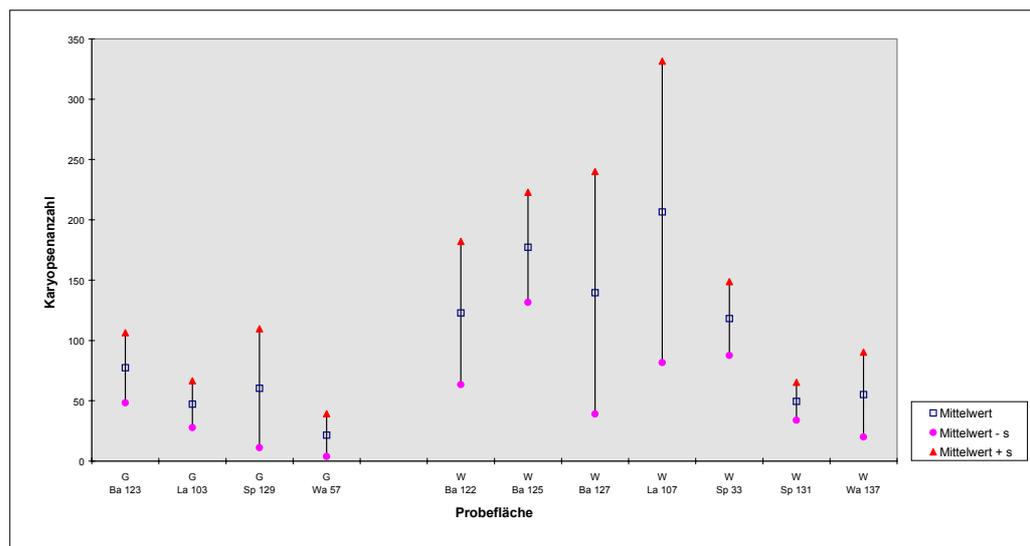


Abb. 18: Mittelwerte +/- Standardabweichungen der Karyopsenzahl am Weißdünenstandort (W) und Graudünenstandort (G) von *Ammophila arenaria*.

Ein Vergleich der Pflanzenhöhe von *Ammophila arenaria* zeigt, daß die einzelnen Pflanzen auf den Weißdünen-Standorten durchschnittlich 10 cm höher sind als auf den Graudünen-Standorten (siehe Abb. 15 und Tab. A16 im Anhang). Die Verknüpfung von Pflanzenhöhe und Ährenlänge ergibt mit einem Bestimmtheitsmaß von $R^2 = 0,57$ keinen signifikanten Zusammenhang (siehe Anhang, Tab A16).

5.2.2 Vitalität und Alter von *Hippophaë rhamnoides*

Die Vitalität von *Hippophaë rhamnoides* wurde mit einem Index von 0 bis 5 beschrieben, wobei 0 für völlig abgestorbene und 5 für sehr vitale Pflanzen steht (Kap. 3.2.2). Es wurde nicht die Vitalität eines Einzelindividuums, sondern die Vitalität eines Bestandes beurteilt. Die Belaubung und die Wüchsigkeit der einzelnen Pflanzen werden in die Bewertung mit einbezogen. Schädlingsbefall oder Anzeichen für anthropogene Faktoren werden gesondert vermerkt. Für unterschiedliche Altersphasen, die von initial-jung (i-j), optimal (op) und degenerierend (de) bis hin zu toten (to) Gebüschern reichen, werden neben der Vitalität die Bewuchshöhe und minimaler und maximaler Sproßdurchmesser der Individuen eines Bestandes erfaßt.

Aus den vorliegenden Daten ist zu sehen, daß die einzelnen *Hippophaë rhamnoides* Pflanzen in den initial-jungen Beständen eine Wuchshöhe von 20 bis maximal 80 cm erreichen und einen Deckungsgrad von 25 % bis 75 % aufweisen. Die erstgenannten niedrigwüchsigen Bestände können nach pflanzensoziologischen Kriterien, und aufgrund ihres oft geringen Deckungsgrades sowie des niedrigen Wuchses, kaum als Gebüsche bezeichnet werden. Vergleicht man die *Hippophaë rhamnoides*-Bestände der untersuchten Inseln miteinander, so liegt in diesen Initial-Stadien die durchschnittliche Deckung von *Hippophaë rhamnoides* aber bei 51 % und die Wuchshöhe bei

54 cm. Sowohl die einzelnen Pflanzen als auch die Gesamtbestände zeigen eine hohe Vitalität. Ein Schädlingsbefall im Sproßbereich wurde in diesen Ausbildungen auf keiner der untersuchten Inseln festgestellt. Diese als Elymo-Ammophiletum festucetosum in der Variante mit *Hippophaë rhamnoides* Jungwuchs bezeichneten Bestände sind die jüngsten Standorte für den Sanddorn im Küstendünenbereich. Der Kalkgehalt des Substrates ist hier hoch genug und im Schutze des windberuhigenden Gräserfilzes kann sich der Jungwuchs gut entwickeln. Eine Weiterentwicklung dieser Bestände zu geschlossenen *Hippophaë rhamnoides*-Gebüschern wird ausgeschlossen (siehe auch Kap. 4.2.1).

Das nächste Stadium, hier als Optimal-Phase bezeichnet, stellt mit einer Wuchshöhe, die von 1 bis 2 m variieren kann, und einer Deckung des Sanddornes von 50 bis 100 % die eigentlichen *Hippophaë rhamnoides*-Gebüsche dar. Hier liegen mit Durchschnittswerten von 80 % für die Deckung und 143 cm für die Bewuchshöhe per Definition echte Gebüsche vor. Die *Hippophaë rhamnoides* Vitalität variiert zwischen 4 oder 5, wobei der Bestand La 38 mit der Vitalitätsstufe 3 eher eine Ausnahme darstellt. Hier kam es zu einem Befall mit *Euproctis chrysorrhoea* (siehe Abb. 21).

Tab.10: Zustandsgrößen verschiedener Hippophaë rhamnoides-Bestände (Vitalitätstabelle). Es bedeuten: initial-junge (i-j), optimale (op), degenerierende (de) und tote (t) Bestände, seneszent (0), vereinzelt Blätter (1), alternde Individuen (2), mehr als 2/3 der Pflanze belaubt (3), vitale Pflanzen mit geringem Schadbild (4), völlig vitale Pflanze (5).

Probe	Insel	Datum	Zustand	Deckung [%]	Vitalität	Bewuchshöhe [cm]	Durchmesser	
							Min [cm]	Max [cm]
138	Wa	9/95	i-j	50	5	70	0,5	1
37	La	6/94	i-j	30	5	60	0,5	1
20	Sp	5/94	i-j	25	5	20	0,5	-
128	Sp	9/95	i-j	50	5	60	0,5	1
201	La	7/96	i-j	60	5	40	1	-
208	La	7/96	i-j	70	4	70	1	2
205	La	7/96	i-j	70	5	60	1,5	2
55	Wa	7/95	i-j	60	4	40	1	2
101	La	8/95	i-j	75	5	80	1,5	2
11	Wa	4/94	i-j	25	4	40	1	2
Mittelwerte			i-j	52		54	0,9	1,6
121	Ba	8/95	op	80	4	100	1,5	2
10	Wa	4/94	op	50	4	160	4	8
38	La	6/94	op	70	3	120	4	6
202	La	7/96	op	80	4	150	4	5
135	Sp	9/95	op	90	5	120	5	-
24	Sp	5/94	op	70	4	160	4	5
42	La	6/94	op	75	5	180	4	6
61	La	8/94	op	100	5	100	-	-
120	Ba	8/95	op	100	5	200	1	3
31	Sp	5/94	op	90	4	120	2	6
200	La	7/96	op	90	5	150	3	6
206	La	7/96	op	70	4	150	4	-
Mittelwerte			op	80		143	3,3	5,2
25	Ba	8/93	de	40	2	170	1	5
102	La	8/95	de	80	3	150	2	3
30	Sp	5/94	de	40	2	150	6	7
29	Ba	8/93	de	50	2	100	0,5	-
51	Ba	7/94	de	25	2	80	3	-
140	Wa	9/95	de	50	2	100	0,5	4
32	Ba	8/93	de	50	2	140	8	-
29	Sp	5/94	de	50	2	80	1,5	7
Mittelwerte			de	48		121	2,8	5,2
24	Ba	8/93	t	25	0	120	1	4
83	Ba	7/94	t	5	0	80	5	7
39	La	6/94	t	40	0	130	6	10
Mittelwerte			t	23		110	4,0	7,0



Abb. 19: Vitale Bestände von *Hippophaë rhamnoides* auf Baltrum (1994)



Abb. 20: Degenerierte Bestände von *Hippophaë rhamnoides* auf Baltrum (1994)



Abb. 21: Beispiel für den Befall mit Goldadfer (*Euproctis chrysorrhoea*) in einem *Hippophaë rhamnoides*-Bestand auf Wangerooge (1996)

Dieser Falter aus der Familie der Lymantriidae kann an Weiß- und Sanddorn große Schäden anrichten. Die Raupen leben in Gemeinschaftsnestern und verteilen sich erst zur Verpuppung. Die Nester werden oft an den Triebspitzen angelegt und die Raupen fressen diese Bereiche völlig kahl. Die weißen Falter, deren Weibchen am Hinterleib ein großes Büschel goldbrauner Haare tragen, kann man oft im Juli oder August beobachten. Größtenteils werden nur *Hippophaë*-Bestände im rückwärtigen, geschützteren Dünenbereich befallen. Das Insekt kann den Sanddorn nicht ernsthaft gefährden, obwohl es in manchen Jahren zu Massepopulationen kommt, die als Anzeichen wechselnder ökologischer Bedingungen zu bewerten sind.

In einigen Beständen auf Langeoog wurde in diesen Bereichen zusätzlich ein Pilz – *Phellinus hippophaecola* – an *Hippophaë rhamnoides* beobachtet. Von Wundstellen aus kann das Mycel durch Stamm und Äste wachsen und den Busch zum Absterben bringen. Jedoch wurden hier nur wenige noch recht junge Exemplare gefunden. Auf Baltrum, Spiekeroog und Wangeroog wurde der Pilz nicht entdeckt.

Die degenerierende Phase der *Hippophaë rhamnoides*-Gebüsche ist schwer zu bewerten. Die Sanddorn Pflanzen sind in diesen Beständen im unteren Bereich völlig abgestorben und nur das obere Drittel ist noch belaubt. In diesen Fällen kann, ähnlich wie bei den Initialstadien, nicht von Gebüschen gesprochen werden. Die Deckung des Sanddornes liegt zwischen 25 und 50 %, bei einer Wuchshöhe von 80 bis 140 cm. Die Bestände werden eigentlich nur noch als "Sanddorn-Gebüsche" angesprochen, weil

die Art im Verhältnis zur anderen Vegetation so augenscheinlich ist. Die Vitalität wird mit 2 bewertet, da nur etwa 50 % der oberirdischen Sproßmasse der einzelnen Individuen noch funktionstüchtig sind. Auf Baltrum sind in vielen Beständen dieser Vitalitätsstufe die Wurzeln durch die Wühltätigkeit von Kaninchen freigelegt.



Abb. 22: *Phellinus hippophaecola* auf 1 x 1 cm Raster (Langeoog 1996), darunter Koralloid an einer *Hippophaë rhamnoides*-Wurzel.



Abb. 23: Durch Kaninchen geschädigter *Hippophaë rhamnoides*-Bestand auf Baltrum (1994)

Obwohl in der Literatur das Absterben des Sanddornes oft erwähnt wird, finden sich im Untersuchungsgebiet nur wenige abgestorbene Gebüschbestände. Meist findet man Bestände in denen einige Exemplare abgestorben sind und die übrigen nicht sehr vital erscheinen; Bestände, mit ausschließlich abgestorbenen Pflanzen, sind jedoch selten. Auf Baltrum und Langeoog wurden zwei solche Flächen genauer untersucht. Als Deckung wurde die Deckung der verbliebenen Holzanteile aufgenommen. Diese Relikte können 25 bis 40 % Deckung bei einer Höhe von 120 bis 130 cm erreichen.

Um eventuell Aufschluß über das Alter der genannten Bestände zu erlangen, wurden die minimalen und maximalen Stammdurchmesser der Gebüsche erfaßt. In einigen ausgewählten Gebüschbeständen wurde der Stammdurchmesser aufgenommen und anschließend der Stamm durchtrennt. An diesen Proben, deren Durchmesser von 0,5 bis 5,5 cm reichte, wurde die Anzahl der zugehörigen Jahresringe ermittelt. Daraus ergibt sich ein durchschnittlicher jährlicher Zuwachs im Durchmesser von 1,95 mm. Legt man diesen Wert für die Berechnung des Alters der *Hippophaë rhamnoides* Pflanzen zugrunde, so ergibt sich folgende Alterseinstufung für die Bestände auf Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangeroog:

- 4,5 bis 8 Jahre für die initial-jungen
- 16 bis 25 Jahre für die optimalen
- 14 bis 22 Jahre für die degenerierten Bestände

Bei den Untersuchungen der Holzquerschnitte wurde sehr häufig Reaktionsholz beobachtet. Das läßt den Rückschluß zu, daß die Jungpflanzen in einem frühen Entwicklungsstadium ganz offensichtlich starken mechanischen Belastungen ausgesetzt waren.

5.3 Die Mykorrhizierung im Verlauf der Dünenentwicklung

5.3.1 Mykorrhizavorkommen bei Spülsaumarten und Dünenpflanzen

Um einen Gesamteindruck über die Mykorrhizierung in Bezug auf die Dünenentstehung zu bekommen, wurden einige charakteristische Arten, die zu Beginn der Sukzession auftreten, ebenfalls auf Mykorrhiza untersucht. Auf den vier untersuchten Inseln wurden an verschiedenen Standorten jeweils fünf Wurzelproben von *Cakile maritima*, *Honkenya peploides*, *Agropyron junceum*, *Elymus arenarius*, *Ammocalamagrostis baltica*, *Festuca rubra* und *Corynephorus canescens* entnommen. In der

folgenden Tabelle 11 sind die Minimal- und Maximalwerte aus den insgesamt zwanzig Proben je Art angegeben. Die Daten zeigen von Insel zu Insel kaum Unterschiede und werden deshalb in einer Tabelle zusammengefaßt. Die Ermittlung der Mykorrhizierung erfolgte nach AL-RADDAD (1983) und BACKHAUS (1984) (siehe auch Kap. 3.3.2.1) und wird prozentual zur Wurzellänge angegeben. Eine quantitative Bestimmung der Endophytenstrukturen, der VAM-Spezies und der dazugehörigen Sporen erfolgte nicht. Es wurde ausschließlich vermerkt, ob die entsprechenden Strukturen vorhanden waren.

Tab. 11: Vorkommen von Mykorrhiza und Endophytenstrukturen bei einigen Spülsaumarten und Dünenpflanzen auf Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge.

Es bedeuten:

+	: vorhanden
-	: nicht vorhanden

Art	Mykorrhizierung [%]		Endophytenstrukturen			
	Min.	Max.	Arbuskel	Vesikel	Sporen	Außenmycel
<i>Cakile maritima</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Honkenya peploides</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Agropyron junceum</i>	5	15	+	-	-	+
<i>Elymus arenarius</i>	5	25	+	+	-	+
<i>Ammocalamagrostis baltica</i>	25	50	+	+	-	+
<i>Festuca rubra</i>	25	50	+	-	-	+
<i>Corynephorus canescens</i>	0	5	+	-	-	+

Tabelle 11 ist zu entnehmen, daß *Cakile maritima* und *Honkenya peploides* auf den Inseln Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge als nonmykotrophe Arten auftreten. Mit einsetzender Dünenbildung, hier durch *Agropyron junceum* gekennzeichnet, setzt auch eine Mykorrhizierung der Arten ein. Am stärksten mykorrhiziert sind nach den eigenen Untersuchungen die Pflanzen im Bereich alternder Weißdünen und der Graudünen. *Corynephorus canescens* kommt sowohl mykorrhiziert als auch nicht mykorrhiziert vor.

5.3.2 Mykorrhizastatus bei *Ammophila arenaria*

Die Wurzeln von *Ammophila arenaria* sind in jungem Zustand weiß und fleischig. Mit zunehmendem Alter verfärben sie sich gelb bis braun und werden holzig. In der Regel werden vier Wurzeln pro Knoten ausgebildet (siehe Kap. 4.1, Abb. 6). Die Proben zur Mykorrhizauntersuchung wurden ausschließlich aus dem jeweils jüngsten Wurzelhorizont entnommen (siehe Kap. 3.3.2). Es wurde vorausgesetzt, daß der oberste Wurzelhorizont annähernd vergleichbare Daten liefert, da sich hier die morphologisch jüngsten und intakten Wurzeln befinden.

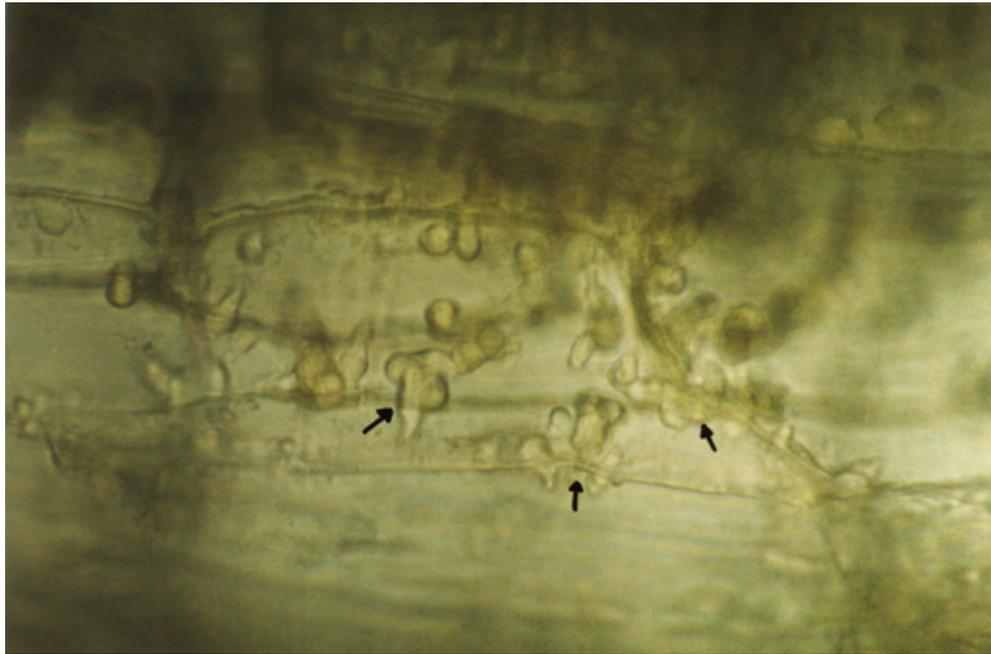


Abb. 24: Mikroskopische Aufnahme eines *Ammophila arenaria*-Wurzelausschnittes mit Röhrentüpfeln (Pfeile), Durchdringungsstellen der Pilzhyphe durch die Zellwand.

Die Entnahme der Proben erfolgte sowohl in den Weißdünen als auch in den Graudünen. In den Graudünen sind dies Bestände in welchen die vorherige Vegetation überaltert ist und abstirbt und der Strandhafer an lichten Stellen erneut aufkommt; oder auch Bereiche, wo durch Tritt und Erosion das Substrat in Bewegung gerät und somit die Dünensukzession erneut in Gang gesetzt wird.

Mit VAM infizierte Wurzeln können nur mit Hilfe mikroskopischer Untersuchungen und z.T. auch erst nach spezieller Anfärbung der Wurzel (siehe Kap. 3.4.2.2) ausgemacht werden. Die Entnahme der Proben erfolgte auf den Inseln Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge analog. Die Wurzeln wurden mit dem anhaftenden Sand aus den unterschiedlichen Flächen entnommen, mit Wasser gespült und konserviert (siehe Kap. 3.3.2). So wurden im Untersuchungsjahr 1994 Wurzelproben von 40 verschiedenen Untersuchungsflächen mit *Ammophila arenaria* entnommen. Die Probenahme erfolgte in den Monaten April bis Dezember, weil es laut Literaturangaben im Winter und Frühjahr nur geringe Mykorrhizierungsraten gibt und das Maximum im Sommer zu erwarten ist.

Die nachfolgende Tabelle gibt die Mykorrhizierungsgrade von *Ammophila arenaria* auf den Ostfriesischen Inseln Baltrum (Ba), Langeoog (La), Spiekeroog (Sp) und Wangerooge (Wa) für das Sommerhalbjahr 1994 wieder. Die Werte sind die Mittelwerte aus jeweils fünf Proben pro Fläche, wobei pro Probe jedesmal 20 cm Wurzel bonitiert wurde (siehe auch Kap. 3.3.2.1).

Tab.12: Mykorrhizierungsgrad von *Ammophila arenaria* auf Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge im Sommerhalbjahr 1994.

Monat	Mykorrhizierungsgrad [%]							
	Weißdüne				Graudüne			
	Ba	La	Sp	Wa	Ba	La	Sp	Wa
Januar	-	-	-	-	-	-	-	-
Februar	-	-	-	-	-	-	-	-
März	-	-	-	-	-	-	-	-
April	25	-	-	20	45	-	-	40
Mai	-	30	55	35	-	45	65	50
Juni	40	70	75	40	70	-	50	80
Juli	45	-	-	-	85	95	-	-
August	75	85	-	-	-	85	-	-
September	-	55	30	60	-	80	65	75
Oktober	30	-	25	25	70	-	65	60
November	-	-	-	-	-	-	-	-
Dezember	30	30	-	-	65	45	-	-

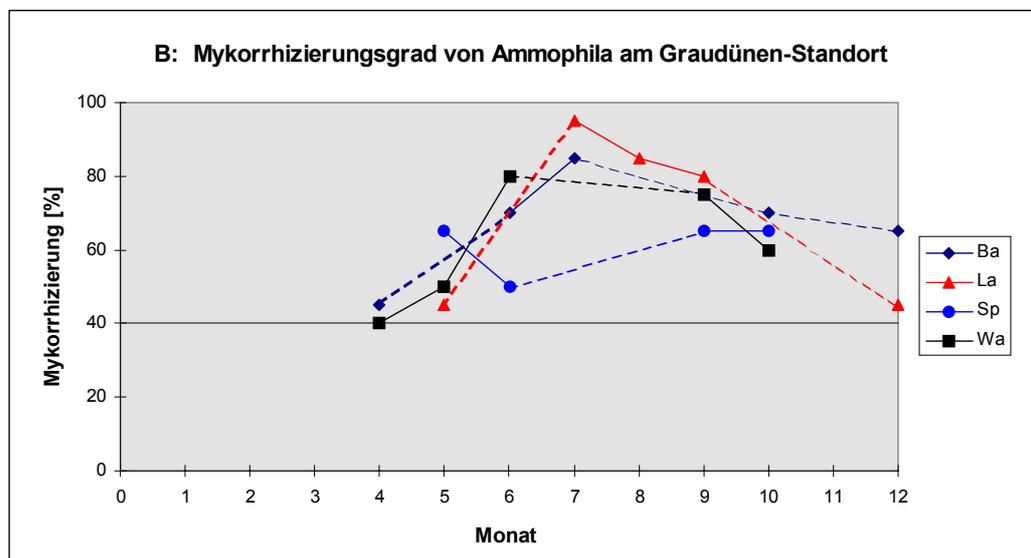
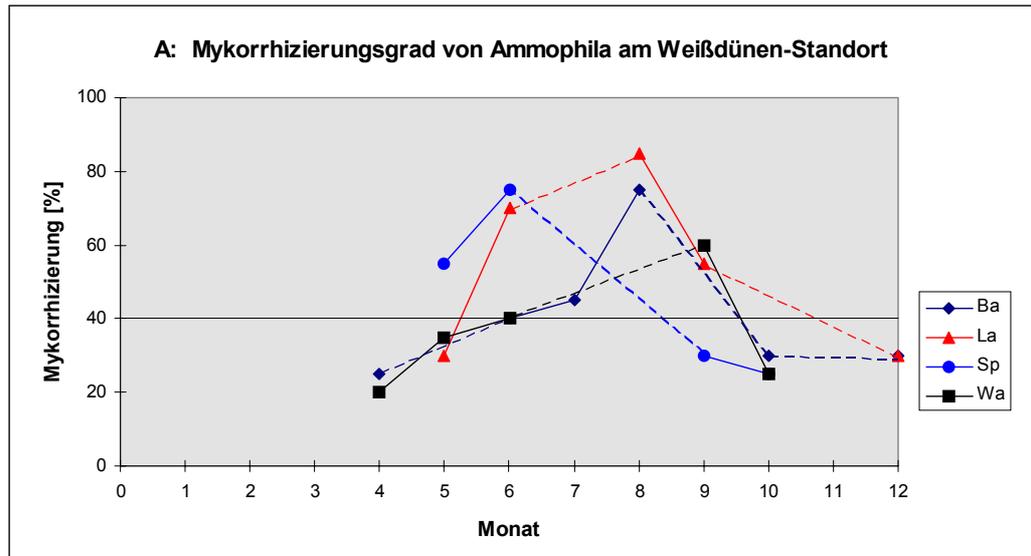


Abb. 25: Der Mykorrhizierungsgrad von *Ammophila arenaria* in den Weiß- und Graudünen auf Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangeroog von April bis Dezember 1994.

Abbildung 25 A zeigt den Verlauf des Mykorrhizierungsgrades von *Ammophila arenaria* in den Weißdünen. Für Baltrum, Langeoog und Wangeroog liegt der Mykorrhizierungsgrad im April-Mai zwischen 25 bis 35 %. Nur Spiekeroog weist zu diesem Zeitpunkt mit 55 % schon ein recht hohes Mykorrhizierungsniveau auf. Der Mykorrhizierungsgrad von *Ammophila arenaria* steigt auf Baltrum von 25 % im April langsam an und weist im August mit 75 % ein deutliches Maximum auf. Danach fällt der Level in etwa wieder auf das Ausgangsniveau von 30 % ab. Auf Langeoog steigt der Mykorrhizierungsgrad des Strandhafers schon zwischen Mai und Juni rasch an und erreicht im Juni bereits 70 %. Die Kurve erreicht ebenfalls im August mit 85 % ihr Maximum und liegt damit um 10 % höher als die Mykorrhizierung auf Baltrum.

Anschließend sinkt die Mykorrhizierung, nicht ganz so rasch wie auf Baltrum, wieder auf 30 % ab, und erreicht somit auch wieder das Ausgangsniveau. Der Weißdünen-Standort auf Spiekeroog weist damit schon recht früh (im Mai mit 55 %) eine hohe Mykorrhizierung auf. Nach den vorliegenden Daten wird im Untersuchungs-jahr 1994 mit 75 % im Juni das Mykorrhizierungsmaximum erreicht und sinkt anschließend wieder auf 25 % ab. Für den Kurvenverlauf von Wangerooge gilt Ähnliches. Die Mykorrhizierung steigt von anfänglich 29 % langsam an und fällt von 60 % im September auf das Anfangsniveau vom Frühjahr ab.

Abbildung 25 B, der Mykorrhizierungsverlauf von *Ammophila arenaria* weist in den Graudünen schon im April mit 40 bis 45 % ein höheres Ausgangsniveau als in den Weißdünen auf. Es tritt, mit Ausnahme der Insel Spiekeroog, ein Mykorrhizierungsmaximum im Juli von 85 bis 95 % auf. Anschließend sinkt der Mykorrhizierungsgrad etwas langsamer als in den Weißdünen wieder auf den ungefähren Ausgangswert ab. Auffällig ist die hohe Mykorrhizierung von 65 % im Mai am Standort auf Spiekeroog, und deren Absinken auf 58 % im Juni. Ob dieser Wert als Ausreißer zu betrachten ist, ist schwer zu sagen, es ist aber möglich, daß die Fläche gestört und so die Probenahme verfälscht wurde. Für August lag kein auswertbares Probenmaterial vor. Es besteht so die Möglichkeit, daß eventuell ein Mykorrhizierungsmaximum im Juli aufgetreten ist, aber nicht erfaßt wurde. Warum es zu einer Ablösung der Wurzelrinde bei den Proben kam, konnte nicht geklärt werden. Für eine Bonitierung waren sie nicht mehr geeignet. Deutlich wird aber in jedem Fall, daß der Mykorrhizierungsgrad in den Graudünen sich generell auf einem höheren Niveau befindet und daß die Schwankungsbreite deutlich geringer ist als bei den Proben aus den Weißdünen.

Die Auswertung zeigt deutlich, daß es jahreszeitliche Schwankungen gibt und sowohl in den Grau- und Weißdünen ein Maximum der Mykorrhizierung in den Monaten Juli - August zu erwarten ist. Interessanterweise geht der Anstieg der Mykorrhizierungsgrade mit einem Anstieg der Temperatur und des Niederschlages im Untersuchungs-jahr 1994 (siehe Kap. 2.2) einher. Im Juli trat das Jahresmaximum im Temperaturverlauf auf (20,2 °C) und der Niederschlag lag mit 89 mm relativ hoch. So scheinen eine gewisse Feuchte und Erwärmung des Substrates für eine gute Entwicklung der VAM-Spezies von Vorteil zu sein. Die zeitliche Verzögerung mit der das Maximum an Mykorrhizierung in den Weißdünen auftritt hängt mit der geringen Vegetationsdichte zusammen. Die Substratoberfläche wird bedingt durch die hohen Temperaturen und den Wind ausgetrocknet und z.T. auch verdriftet. In den darunter gelegenen Substratschichten können sich die Pilze zwar vermehren, die oberen Bereiche aber erst bei langsam sinkenden Temperaturen wieder besiedeln.

5.3.3 Actinorhiza und Feinwurzelverteilung bei *Hippophaë rhamnoides*

Um ein Bild von der Verteilung der Actinorhiza an *Hippophaë rhamnoides* auf den Ostfriesischen Inseln zu erhalten wurden in ausgesuchten Flächen die Wurzelhorizonte systematisch ausgegraben und freigelegt. Bei diesen Arbeiten wurde festgestellt, daß es deutliche Unterschiede in den äußeren Strukturen und dem Aussehen der einzelnen Knöllchen gibt. Es wurde eine Klassifizierung aufgrund der äußeren Unterschiede in Anlehnung an die Methode von RITTER et al. (1989) (siehe Kap. 3.3.1.3) vorgenommen. Die Sortierung ergab drei Hauptgruppen, die ohne großen Hilfsmittelaufwand unterschieden werden konnten. Die Einteilung erfolgte in junge, mittelalte und alte Knöllchen (Tab 13).



Abb. 26: Junge Knöllchen an einer *Hippophaë rhamnoides*-Wurzel.

Anhand der Vitalfluoreszenz nach der Methode von RITTER et al. (1989) (siehe Kap. 3.3.1.3) konnte diese Altersabstufung bestätigt werden. Eine feinere Aufgliederung in einzelne Vitalitätsstufen wie RITTER (1989) sie vornimmt, wurde nicht durchgeführt, da das Material vor Ort nicht frisch verarbeitet werden konnte. Eine unterschiedlich lange Lagerung oder der Transport hätten die Ergebnisse beeinflusst. Im Rahmen der Fragestellung dieser Arbeit reichte eine grobe Differenzierung aus, da keine physiologischen Untersuchungen vorgenommen werden sollten.

Um Informationen über den morphologischen Aufbau der Knöllchen und die Zellbereiche, in denen die Actinomyceten lokalisiert sind, zu bekommen, wurden Semidünnschnitte angefertigt (siehe Kap. 3.3.1.4.). Zusätzlich sollen die Aufnahmen die Interpretation und Auswertung der Fluoreszenzbilder unterstützen.

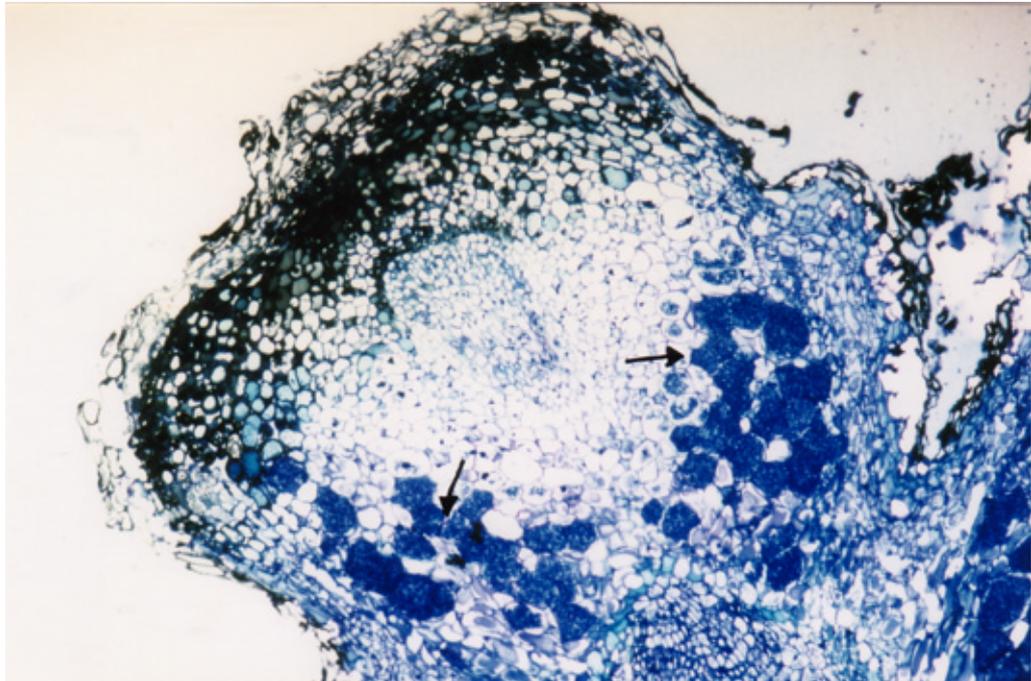


Abb. 27: Semidünnschnitt durch ein Knöllchen von Hippophaë rhamnoides (Pfeile: Zellen mit Actinomyceten).

Neben einzelnen Knöllchen traten auch Ansammlungen von Knöllchen unterschiedlichen Alters auf. Diese als Koralloide bezeichneten Ansammlungen können sich aus einer unterschiedlichen Anzahl von Knöllchen zusammensetzen.



Abb. 28: Korralloid und Ektomykorrhizen am Wurzelsystem von Hippophaë rhamnoides.

In den Untersuchungsflächen wurden Korralloide mit vier bis 730 Knöllchen gefunden. Die größte Anzahl an jungen Knöllchen wurde in den initial-jungen Hippophaë rhamnoides-Beständen festgestellt. In diesen Beständen treten sie vereinzelt und nah an der Substratoberfläche auf. In den optimal ausgebildeten Sanddorngebüsch sind nur noch wenige einzelne Knöllchen an den Wurzeln ausgebildet. Man findet in diesen Beständen hauptsächlich Korralloide aus mittelalten und alten Knöllchen. In den degenerierten Hippophaë rhamnoides-Beständen treten nur noch sehr wenige einzelne Knöllchen auf. Diese Verteilung der Knöllchen wurde auf allen vier untersuchten Inseln festgestellt. Die Auswertung einiger Probeflächen ist in Tabelle 13 dargestellt.

Tab. 13: Alter und Anzahl der Knöllchen in initial-jungen (i-j), optimal (op) und degenerierten (de) Hippophaë rhamnoides-Beständen.

Probe	Knöllchen	Altersbewertung			Zustand Hippophae
		jung	mittelalt	alt	
La 104 I	keine	0	0	0	i-j
La 104 II	keine	0	0	0	i-j
La 104 III	einzel	45	54	164	i-j
	Koralloid	0	0	235	i-j
La 104 IV	einzel	4	34	27	i-j
	Koralloid	8	86	38	i-j
	Koralloid	29	111	9	i-j
La 104 VI	einzel	6	2	325	i-j
	Koralloid	0	12	51	i-j
	Koralloid	4	14	68	i-j
	Koralloid	10	34	180	i-j
La 104 VII	keine	0	0	0	i-j
La 104 IX	einzel	0	17	22	i-j
La 104 X	einzel	35	45	8	i-j
	Koralloid	12	8	4	i-j
	Koralloid	1	19	26	i-j
La 105 A	einzel	0	20	3	i-j
	Koralloid	1	111	13	i-j
La 105 B	keine	0	0	0	i-j
La 105 C	keine	0	0	0	i-j
La 105 D	keine	0	0	0	i-j
La 106 A	keine	0	0	0	i-j
La 106 B	keine	0	0	0	i-j
La 106 C	einzel	0	9	28	i-j
	Koralloid	1	72	135	i-j
La 106 D	einzel	31	44	40	i-j
	Koralloid	43	87	32	i-j
	Koralloid	22	18	0	i-j
	Koralloid	0	3	26	i-j
La 106 E	keine	0	0	0	i-j
La 106 F	einzel	12	24	25	i-j
Wa 138	einzel	134	57	0	i-j
Wa 138 A	einzel	23	21	0	i-j
Ba 120A	keine	0	0	0	op
Ba 120B	keine	0	0	0	op
Ba 120 C	einzel	0	24	59	op
Ba 120 E	keine	0	0	0	op
Ba 120 F	einzel	7	0	0	op
Ba 120 G	einzel	6	8	44	op
Ba 121	einzel	0	0	0	op
	Koralloid	0	267	21	op
	Koralloid	0	246	126	op
	Koralloid	0	370	382	op
	Koralloid	0	732	332	op
Koralloid	0	380	629	op	
La 61	einzel	14	18	2	op
La 61 B	keine	0	0	0	op
La 63	keine	0	0	0	op
La 63 B	keine	0	0	0	op
La 64	einzel	0	21	5	op
La 64 B	keine	0	0	0	op
La 65	einzel	0	0	1	op
La 65 B	einzel	24	2	5	op
Ba 51A	einzel	0	71	526	de
	Koralloid	0	0	306	de
	Koralloid	0	0	206	de
	Koralloid	0	0	84	de
Ba 51B	keine	0	0	0	de
Ba 51 C	einzel	0	0	421	de
	Koralloid	0	0	34	de
	Koralloid	0	0	45	de
	Koralloid	0	0	48	de
	Koralloid	0	0	70	de
Ba 51 D	einzel	0	0	99	de
	Koralloid	0	0	124	de
Ba 51E	keine	0	0	0	de

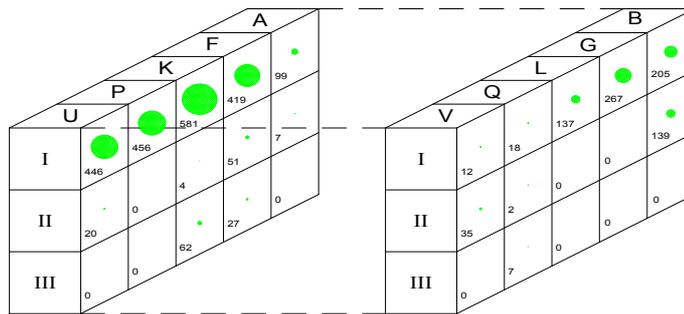
Um ein Bild von der räumlichen Verteilung der Knöllchen zu bekommen, wurden die Wurzelsysteme auf mehreren Probeflächen beispielhaft untersucht und skizziert. Dazu wurden aus einem Quadratmeter Probefläche, Würfel mit einer Kantenlänge von 20 cm ausgestochen und die Anzahl der darin enthaltenen Knöllchen ausgezählt. Neben der Auszählung der Knöllchen und der Bestimmung ihres Trockengewichtes nach Trocknung bei 100 °C, wurden in dem entnommenen Bodenvolumen auch die Wurzelvorkommen analysiert. Dabei wurden die Wurzeln nach dem Waschen in Feinwurzeln und Trägerwurzeln unterteilt (siehe Kap. 3.4.1). Die Auszählung der Knöllchen und die Wurzellängenmessung ergab für die Untersuchungsflächen auf Baltrum (Ba), Langeoog (La), Spiekeroog (Sp) und Baltrum (Ba) folgende Werte:

Tab. 14: Wurzellängendichte und Knöllchenanzahl bei Hippophaë rhamnoides auf Baltrum (Ba), Langeoog (La), Spiekeroog (Sp) und Wangerooge (Wa).

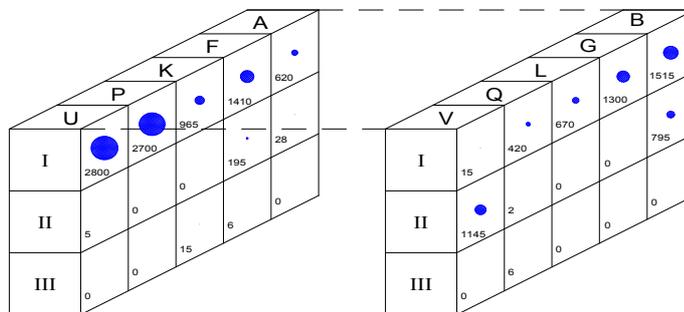
Probe	Feinwurzeln			Feinwurzeln Mittelwert	Feinwurzeln 100° Tw	Trägerwurzeln	Trägerwurzeln 100° Tw	Knöllchen Anzahl	Knöllchen 100° Tw	Knöllchen-Zahl pro 100 mg FW	Knöllchen-Frequenz pro 100 mg FW	
	[m]			[m]	[g]	[m]	[g]		[g]			
Baltrum	Ba 51 A	71,0	67,4	65,6	68,0	2,03	0,75	4,57	1,832	58,7	90,1	
	Ba 51 C	49,8	48,8	51,1	49,9	1,97	0,52	1,51	0,850	31,4	43,1	
	Ba 51 D	26,0	24,5	24,9	25,1	0,59	0,67	1,70	0,245	37,8	41,5	
	Ba 82	26,7	25,4	27,0	26,4	0,54	0,02	0,04	0	0,000	0,0	
	Ba 120 A	18,5	18,3	17,0	17,9	0,78	0,33	0,22	0	0,000	0,0	
	La 120 B	105,1	102,8	95,0	96,5	99,9	4,33	2,44	1,74	0	0,000	0,0
	Ba 120 C	36,3	36,3	34,7	35,8	1,43	0,48	0,62	83	0,054	5,8	3,8
	Ba 120 D	53,8	52,8	54,4	53,7	1,12	0,00	0,00	0	0,000	0,0	0,0
	Ba 120 E	56,4	55,7	55,0	55,7	1,90	0,26	0,29	0	0,000	0,0	0,0
	Ba 120 F	27,3	24,5	23,5	25,1	0,96	0,45	2,51	7	0,006	0,7	0,6
	Ba 120 G	80,1	75,9	76,8	77,6	2,77	1,56	5,27	2030	1,600	73,3	57,8
	Ba 121 A	24,6	23,4	21,0		2,67	1,29	1,49	4296	2,670	160,9	100,0
	Ba 121 B	55,5	52,7	50,1	51,1	2,02	0,64	1,44	378	0,350	18,7	17,3
	Langeoog	La 63	0,5			0,5	0,28	0,00	0,00	34	0,005	12,2
La 63		0,7			0,7	0,06	0,00	0,00	0	0,000	0,0	0,0
La 64 A		45,8	43,3	44,4	44,5	1,89	0,39	0,69	26	0,017	1,4	0,9
La 64 B		6,0	5,1	5,8	5,6	0,29	0,22	0,36	0	0,000	0,0	0,0
La 65 A		0,3			0,3	0,02	0,22	0,29	1	0,001	4,9	2,5
La 65 B		28,0	25,0	26,4	26,5	0,48	0,45	0,43	31	0,033	6,4	6,9
La 104 IX		83,9	84,9	83,9	84,2	1,37	0,40	3,08	498	0,500	36,4	36,5
La 104 IV		25,5	26,1	24,9	25,5	0,43	0,85	4,18	495	0,460	115,1	107,0
La 104 VI		68,7	53,9	49,8	53,6	0,62	0,38	0,43	702	0,620	113,2	100,0
La 104 VII		58,7	55,1	56,6	52,9	0,55	0,41	3,62	0	0,000	0,0	0,0
La 104 IX		20,6	20,2	19,6	20,1	0,22	0,00	0,00	39	0,070	18,1	32,4
La 104 X		45,5	45,6	40,6	43,9	0,66	1,04	3,28	172	0,200	26,1	30,3
La 105 A		13,4	13,1	13,1	13,2	0,26	0,21	2,22	148	0,140	56,9	53,8
La 106 C		12,2	12,2	11,3	11,9	0,72	0,46	2,32	245	0,295	34,0	41,0
La 106 D	14,2	16,1	15,8	15,4	0,75	0,53	0,96	346	0,320	46,1	42,7	
La 106 F	31,9	28,1	28,8	27,1	0,51	0,08	0,10	61	0,090	11,9	17,6	
Spiekeroog	Sp 60 A I	6,1	6,3		6,2	0,13	0,00	0,00	99	0,029	77,3	22,7
	Sp 60 A II	0,3			0,3	0,03	0,00	0,00	7	0,001	23,7	4,7
	Sp 60 A III	0,0			0,0	0,00	0,00	0,00	0	0,000	-	-
	Sp 60 B I	15,2	15,1		15,2	0,25	0,00	0,00	205	0,091	82,0	36,4
	Sp 60 B II	8,0	7,9		8,0	0,06	0,00	0,00	139	0,039	227,9	63,9
	Sp 60 B III	0,0			0,0	0,00	0,00	0,00	0	0,000	-	-
	Sp 60 F I	14,4	13,7	14,2	14,1	0,23	0,00	0,00	419	0,082	183,8	36,0
	Sp 60 F II	1,9	2,0		2,0	0,07	0,00	0,00	51	0,027	76,1	40,3
	Sp 60 F III	0,1			0,1	0,00	0,00	0,00	27	0,016	818,2	493,9
	Sp 60 G I	13,6	12,6	12,8	13,0	0,28	0,26	0,28	267	0,114	96,4	41,2
	Sp 60 G II	0,0			0,0	0,00	0,00	0,00	0	0,000	-	-
	Sp 60 G III	0,0			0,0	0,00	0,00	0,00	0	0,000	-	-
	Sp 60 K I	9,7	9,6		9,7	0,24	0,00	0,00	581	0,435	245,1	183,5
	Sp 60 K II	0,0			0,0	0,00	0,00	0,00	4	0,003	-	-
	Sp 60 K III	0,2			0,2	0,01	0,04	0,05	62	0,054	421,8	366,7
	Sp 60 L I	6,8	6,6		6,7	0,16	0,00	0,00	137	0,079	86,2	49,7
	Sp 60 L II	0,0			0,0	0,00	0,00	0,00	0	0,000	-	-
	Sp 60 L III	0,0			0,0	0,00	0,00	0,00	0	0,000	-	-
	Sp 60 P I	27,7	26,2	27,1	27,0	0,63	0,06	0,05	456	0,247	72,7	39,4
	Sp 60 P II	0,0			0,0	0,00	0,00	0,00	0	0,000	-	-
	Sp 60 P III	0,0			0,0	0,00	0,00	0,00	0	0,000	-	-
	Sp 60 Q I	4,3	4,1		4,2	0,11	0,00	0,00	18	0,011	16,2	10,1
	Sp 60 Q II	0,0			0,0	0,00	0,00	0,00	2	0,000	125,0	0,0
	Sp 60 Q III	0,1			0,1	0,00	0,00	0,00	7	0,001	1400,0	120,0
Sp 60 U I	28,9	27,2	28,0	28,0	0,48	0,37	0,82	446	0,199	92,9	41,5	
Sp 60 U II	0,1			0,1	0,00	0,00	0,00	20	0,009	666,7	283,3	
Sp 60 U III	0,0			0,0	0,00	0,00	0,00	0	0,000	-	-	
Sp 60 V I	0,2			0,2	0,02	0,00	0,00	12	0,009	49,2	36,9	
Sp 60 V II	11,3	11,6		11,5	0,21	0,04	0,07	35	0,020	16,7	9,6	
Sp 60 V III	0,0			0,0	0,00	0,00	0,00	0	0,000	-	-	
Wangerooge	Wa 135	14,9	12,8	13,4	12,6	13,4	0,18	0,40	1,35	0	0,000	0,0
	Wa 138	26,9	22,4	22,0	23,8	0,55	0,78	1,16	191	0,040	34,7	7,3
	Wa 138 A	23,1	21,8	22,1	22,3	0,45	1,37	3,57	44	0,024	9,8	5,3

In Abbildung 29 ist die räumliche Verteilung der Knöllchen und der Feinwurzeln in der Probefläche Sp 60 auf Spiekeroog einmal schematisch dargestellt. Es ist deutlich zu sehen, daß sowohl die höchste Knöllchendichte (Abb. 29 a) als auch der größte Feinwurzelanteil (Abb. 29 b) in den oberen 20 cm (Tiefenstufe I) zu finden ist. Diese Beobachtung gilt für alle untersuchten Flächen auf Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge.

a) Verteilung der Knöllchen [Anzahl/cm³]



b) Länge der Feinwurzeln [cm/20 cm³]



Tiefenstufen
 I : 0 - 20 cm
 II : 20 - 40 cm
 III : 40 - 60 cm

Abb. 29: Darstellung der Anzahl an gefundenen Knöllchen (a) und der gemessenen Feinwurzellängen (b) auf der Probefläche Sp 60 auf Spiekeroog in den Tiefen I (0 - 20 cm), II (20 - 40 cm) und III (40 - 60 cm).

Für die durchgeführten Untersuchungen zur räumlichen Verteilung der Knöllchen auf den Inseln Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge ergibt sich daraus folgendes Bild:

- die größte Anzahl von Knöllchen befindet sich in den oberen 20 cm des Substrates
- ebenso sind eine große Anzahl von Bildungsstadien und die jüngsten und vitalsten Knöllchen in diesem Bereich lokalisiert
- für die Feinwurzelverteilung gelten diese Aussagen gleichermaßen.

Die Korrelationen der verschiedenen Daten zeigt die Beziehung zwischen dem

- Trockengewicht der Feinwurzeln und Länge der Feinwurzeln mit einem Bestimmtheitsmaß von $B = 0,7809$ und dem
- Trockengewicht der Knöllchen und Anzahl der Knöllchen mit $B = 0,8884$
- einen deutlichen Zusammenhang an (siehe Anhang, A22 und A23).

Das Wurzelgewicht ist demnach proportional zur Wurzellänge und die Knöllchen wiegen im Durchschnitt – ohne Berücksichtigung des Alters oder der Vitalität – gleich viel. Eine Auszählung ist somit nicht nötig, da das Auswiegen reicht und eine erhebliche Zeitersparnis bringt.

Sowohl die Mykorrhiza- als auch die Knöllchenfrequenz nehmen mit zunehmender Bodentiefe ab.

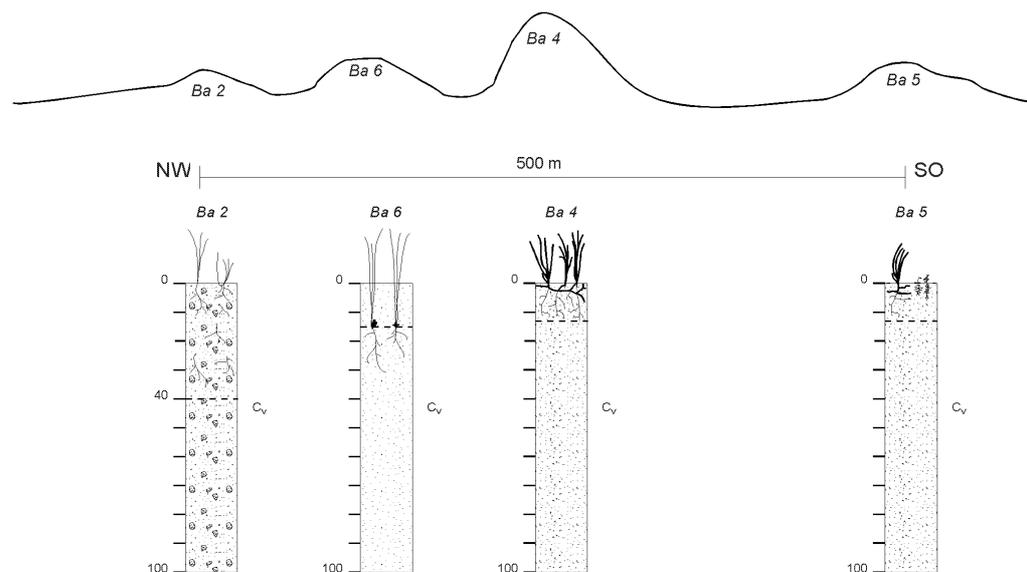
5.4 Boden

5.4.1 Typologie der Böden auf Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangeroog

Jede Dünenoberfläche ist einem pflanzensoziologischen Dünensukzessionsstadium und einem Bodenentwicklungsstadium zuzuordnen. Im Verlauf der Sukzession nimmt mit der Entfernung vom Meer der Deckungsgrad der Vegetation und die Humusakkumulation zu. Die vertikale Schichtung einer Düne liefert somit einen Einblick in den vorangegangenen Wechsel der einzelnen Dünengenerationen bzw. der Sukzessionsstadien ihrer Vegetation. Die Böden sind in oberflächenparallele Horizonte gegliedert, und die unterschiedliche Abfolge der Horizonte wird zur Unterscheidung der verschiedenen Bodentypen herangezogen. Dabei können die Übergänge zwischen den einzelnen Horizonten – je nach chemischen und biologischen Voraussetzungen – scharf und deutlich oder fließend sein. Bei den Dünen der Ostfriesischen Inseln handelt es sich um äolische Ablagerungen von fein- bis mittelsandigen Sedimenten (HEYKENA 1965). Das Substrat ist weder bindig noch formbar, und die

Primärpartikel liegen isoliert als Einzelkörner vor. Das nachfolgende Schema Abb. 30 zeigt an einem Transekt auf Baltrum beispielhaft die einsetzende Dünenbildung und deren Bodenentwicklung. Von Bodenhorizonten kann man in diesen jungen Dünenstadien noch nicht sprechen, da noch keinerlei Bodenbildungsprozesse eingesetzt haben und nur das reine Ausgangsmaterial vorliegt. Die feuchten Dünentäler wurden bei dieser Transektanalyse nicht berücksichtigt.

Weißdünen generationen am Osterhook auf Baltrum



Durchwurzelung	W4/W4	W4	W5	W6
pH _{H₂O}	8,6	7,8	7,5	7,1
pH _{CaCl₂}	7,2	7,1	6,8	6,7
CaCO ₃ [%]	0,58	0,46	0,20	0,21
Glühverlust [%]	0,1	0,1	0,2	0,2
C/N	17,6	15,6	13,2	14,7

Abb. 30: Die Entstehung von Weißdünen am Beispiel des Osterhook auf Baltrum und die dazugehörigen Bodenparameter (Grabung 2, 6, 4 und 5, aufgenommen im April 1994).

Der Transekt erstreckt sich am Ostende der Insel Baltrum, dem Osterhook, von Nordwest nach Südost. Ausgehend vom Strand wurde die erste Grabung Ba 2 ca. 20 m oberhalb des Spülsaumes aufgenommen. Das Substrat ist reinweiß und es finden sich vereinzelt Wurzeln bis in eine Tiefe von 40 cm. Der Bewuchs besteht hier aus sehr jungem Strandhafer mit geringem Deckungsgrad. Der gesamte aufgegrabene Teil – bis 1 m Tiefe – weist sehr viele Muschelreste auf. An der Oberfläche hingegen waren kaum Muscheln zu finden. Interessanterweise findet man nicht nur

intakte Wurzeln, die der bestehenden Vegetation zuzuordnen sind, sondern auch Wurzelreste, die auf eine frühere Besiedlung des Standortes schließen lassen. Die Durchwurzelungsintensität des Substrates mit Feinwurzeln ist für den oberen intakten Wurzelhorizont und für den tiefergelegenen abgestorbenen Wurzelhorizont mit W 4 einzustufen. Als möglicher Wurzelraum steht der gesamte Bodenbereich zur Verfügung. Ob es sich bei dem fossilen Wurzelhorizont auch schon um Wurzeln von *Ammophila arenaria* handelte, oder ob *Agropyron junceum* hier als Wegbereiter fungierte, konnte anhand der Wurzelreste nicht geklärt werden. Es ist aber nicht auszuschließen, daß *Ammophila arenaria* den Standort früher schon einmal besiedelt hat, dann vom Meerwasser erneut umspült wurde und aufgrund des Salzeinflusses abgestorben ist oder durch winterliche Sturmfluten wieder weggerissen wurde. Die nächste Grabung Ba 6 – ca. 100 m weiter inselwärts gelegen – zeigte ebenfalls noch keine Spuren einer Bodenbildung. Hier finden sich kaum noch Muschelreste im Untergrund und die oberen 15 cm des Substrates sind nicht durchwurzelt. Der Wurzelhorizont von *Ammophila arenaria* befindet sich erst in einer Tiefe von 15 - 30 cm unterhalb der Oberfläche. Die Durchwurzelung ist den Wurzelhorizonten aus Ba 2 sehr ähnlich und auch mit W 4 zu bewerten. Die Vegetationsbedeckung ist hier ebenfalls noch gering, da die Pflanzen nur sehr vereinzelt stehen und noch keine dichten Horste ausbilden. Aufgrund des tieferliegenden Wurzelhorizontes ist anzunehmen, daß dieser Bereich im Herbst oder Winter – nach der letzten Vegetationsperiode – erneut übersandet wurde. Weitere 100 m inselwärts (Ba 4) hat sich die Farbe des Substrates immer noch nicht verändert, jedoch wächst der Strandhafer hier schon viel dichter. Die Pflanzen sind älter und robuster und verfügen über ein ausgedehnteres, kräftigeres Wurzelsystem, das neben Feinwurzeln jetzt auch Grobwurzeln aufweist (W5). Es treten hier auch Mutterpflanzen auf, die über kräftig ausgebildete Rhizome mit ihren Tochterpflanzen verbunden sind. Die Grabung Ba 5 liegt ca. 300 m von Ba 4 und ca. 500 m von der Flutmarke entfernt. Auch hier hat noch keine Bodenbildung eingesetzt, aber jetzt treten neben *Ammophila arenaria* einige andere Dünenarten – wie *Sonchus arvensis* und *Festuca rubra* – auf. Durch das Vorkommen mehrerer Arten ist jetzt ein Wurzelfilz ausgebildet, der als W 6 einzustufen ist.

Die ersten Weißdünen stellen recht instabile Standorte dar, deren Substrat noch nicht festgelegt ist und die je nach Entfernung vom Strand durch winterliche Sturmfluten wieder zerstört werden können. Durch die geringe Deckung der Vegetation ist der Standort extremen Schwankungen im Temperatur- und Wasserhaushalt ausgesetzt.

Am Beginn der Bodenentwicklung stehen die in Abb. 30 dargestellten jungen Dünenbereiche mit Rohböden aus Lockersediment. Da die Entwicklung eines initialen

A_i-Horizontes sehr langsam einsetzt, werden diese Bodentypen als Lockersyrosem angesprochen. Zu diesen Bodentypen werden Böden mit schwach verwittertem Ausgangsmaterial C_v und Profile mit A_i bis 4 cm Mächtigkeit gezählt. In den älteren "festgelegten Weißdünen" und den Bereichen junger Graudünen sind A_h-Horizonte ausgebildet. Diese Standorte weisen somit das typische Profil eines Regosols auf. Die Mächtigkeit des A_h-Horizontes variiert in einem Schwankungsbereich von 4 bis maximal 15 cm. In einigen Dünenbereichen, wo das Substrat erneut in Bewegung geraten ist oder wo durch winterliche Sturmfluten die Randdünenkette durchbrochen wurde, werden diese Profile erneut übersandet. Es treten so Profile mit zum Teil drei bis vier fossilen A-Horizonten – f A_h – auf.



Abb. 31: Durch Zerstörung der Randdüne erneut übersandeter Hippophaë rhamnoides-Bestand auf einem Regosol (Langeoog 1994).

In den Graudünen findet man Horizonte, die durch Auswaschung und Verwitterung aus dem A_h- bzw. A_{eh}-Horizont hervorgegangen sind. Die Färbung variiert von hellgrau bis grau und setzt sich klar vom Ausgangssediment ab. Die Horizontabfolge ist in diesen Bereichen der Grau- und Braundünen A_{eh} - B_{sv} - C_v. Vergleichbar mit den übersandeten Regosolen treten auf Wangerooge – in der Wienlegde – auch erneute Überlagerungen dieser podsoligen-Braunerden auf. Die Wienlegde gilt als das älteste Dünengebiet auf den gesamten Ostfriesischen Inseln. Die Analyse der in diesen Profilen gefundenen Großreste läßt einen Rückschluß auf die ehemalige Vegetation zu. So waren diese Dünen wahrscheinlich schon einmal von Calluna-Heiden bewachsen. Es finden sich Profile von wieder übersandeten podsoligen-Braunerden, oder auch Profile mit mehreren fossilen Böden ähnlicher Horizontabfolgen. Heute sind dies Standorte von Heiden – Empetrum- bzw. Calluna-Heiden- oder Gebüsch.

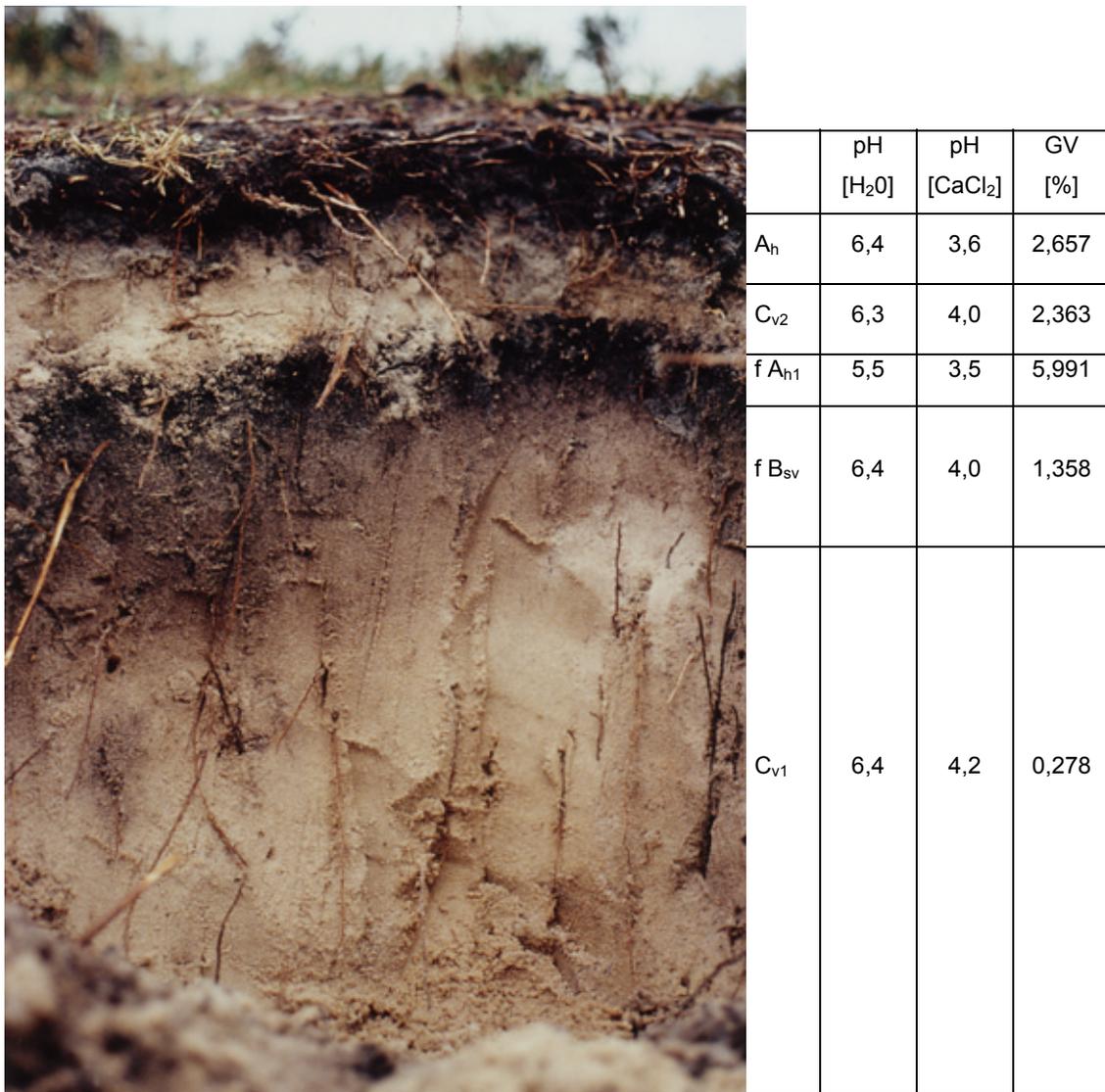


Abb. 32: Bodenprofil einer überlagerten podsoligen Braunerde in der Wienlegde auf Wangerooge und die zugehörigen Bodenparameter (1994).

In den feuchten Dünentälern, die in dieser Arbeit nicht näher untersucht wurden, sind Gleye mit der typischen Horizontabfolge $A_h - G_o - G_{ro} - G_r$ zu finden. Der Grundwasserschwankungsbereich liegt zwischen 20 und 30 cm unter der Substratoberfläche und der ständige Grundwasserbereich zwischen 30 bis 50 cm unter der Oberfläche. Der G_o -Horizont zeigt eine deutliche Eisenfleckung und der darunter angrenzende Reduktionshorizont G_{ro} weist eine auffällige violette Farbe auf.

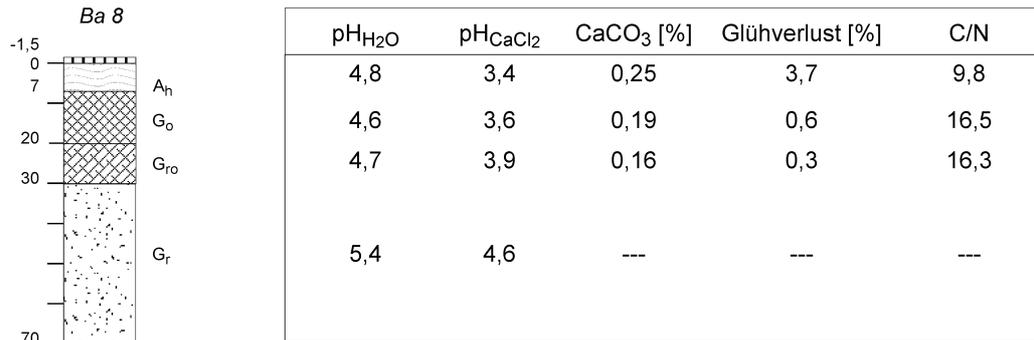


Abb. 33: Horizontabfolge und bodenchemische Werte eines Gley in einem feuchten Dünental auf Baltrum (Ba 8, 1994).

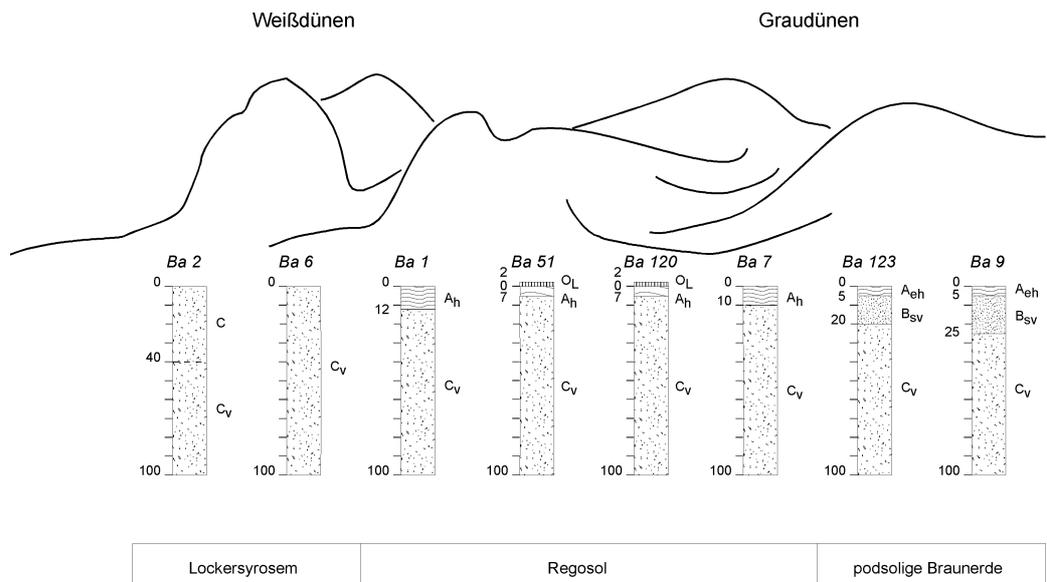


Abb. 34: Abfolge der Bodentypen der Xeroserie auf Baltrum.

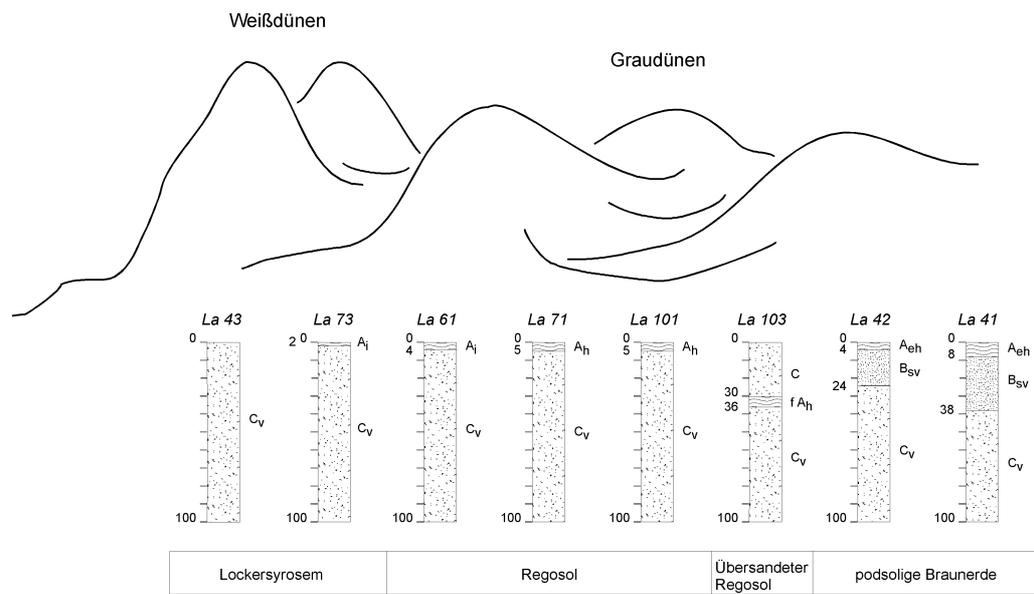


Abb. 35: Abfolge der Bodentypen der Xeroserie auf Langeoog.

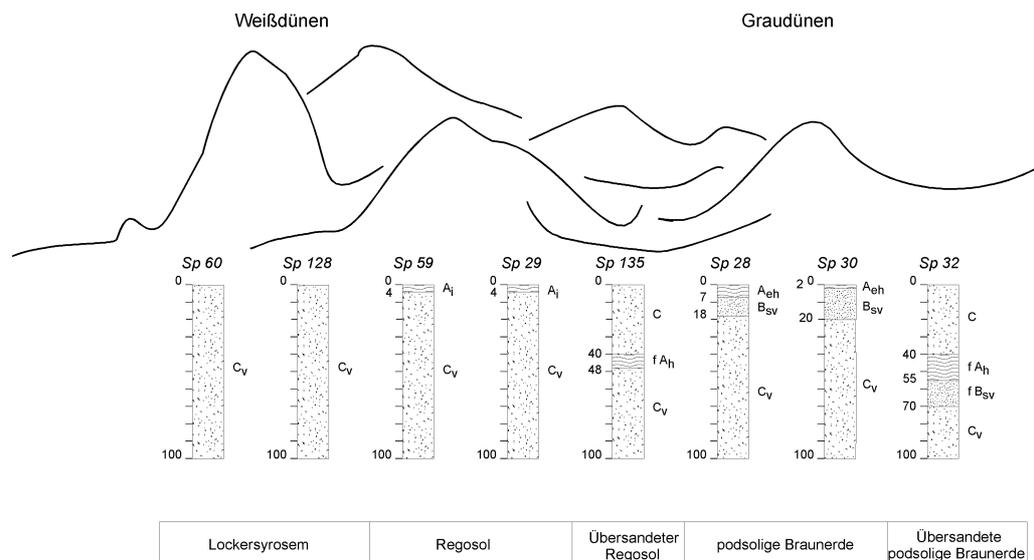


Abb. 36: Abfolge der Bodentypen der Xeroserie auf Spiekeroog.

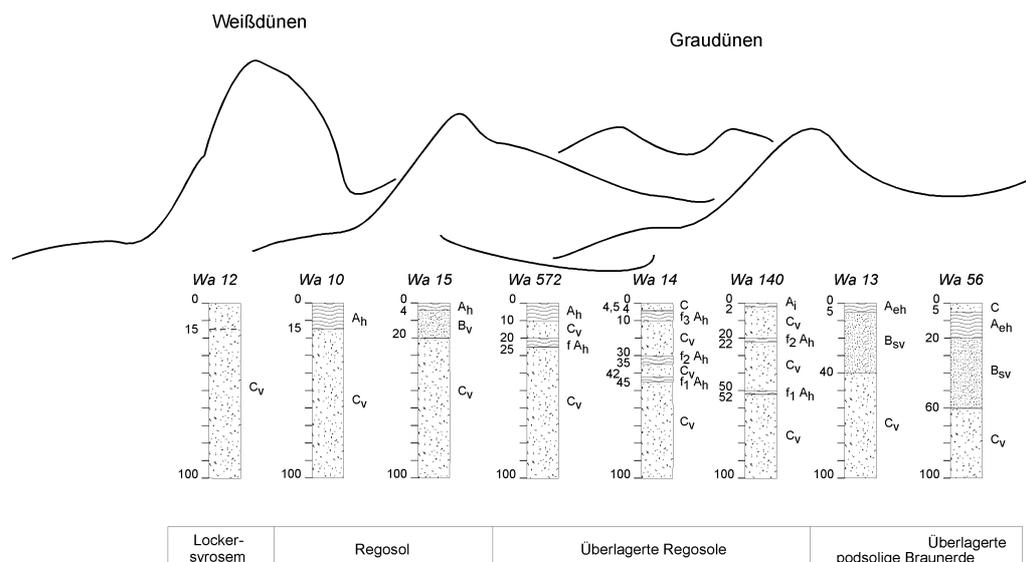


Abb. 37: Abfolge der Bodentypen der Xeroserie auf Wangerooge.

Ausgehend vom Lockersyrosem (OL) schreitet die Entwicklung zu einem Regosol (Q) fort. In den Stadien erster A_h -Horizontentwicklung ist dieser von so geringer Mächtigkeit, daß man auch von einem Syro(sem-) Regosol sprechen kann. Es liegt nur ein humusarmer Oberboden bzw. Krypto-A vor. Die Regosole der Dünen sind zwar tiefgründig und stellen somit einen großen potentiellen Wurzelraum dar, aber ihre nutzbare Feldkapazität und Kationenaustauschkapazität ist sehr niedrig. In der Regel folgt in den trockenen, nicht vom Grundwasser beeinflussten Dünen eine Weiterentwicklung zu den Braunerden. In einigen Gebieten erreichen der A_{eh} - und B_{sv} -Horizont zusammen nicht die Mächtigkeit > 25 cm, so daß man auch von einem verbrauchten A-C-Boden sprechen kann. In den älteren und festgelegteren Dünen sind größere Mächtigkeiten dieser Horizonte ausgebildet, und in den meisten Fällen sind Bleichungen der Mineralkörner im A_{eh} -Horizont festzustellen, so daß hier podsolige Braunerden vorliegen. Die Bodenentwicklung in den trockenen Dünen der Ostfriesischen Inseln verläuft demnach vom Lockersyrosem (OL) über Regosol (Q) bis hin zur podsoligen Braunerde (PB).

Die zur offenen See orientierten jungen Dünenbereiche sind noch sehr stark durch die Sandumlagerung und die armen Sande geprägt und erst die strandferneren Dünenzüge zeigen aufgrund der Vegetationsbedeckung und der damit verbundenen Akkumulation von Humus eine A_h -Horizontentwicklung. Das Ausgangsmaterial sind äolisch umgelagerte marinogene Sande mit einem Kalkgehalt um 0,3 % $CaCO_3$ (siehe Kap. 5.4.2, Tab. 15 und 16). Ansätze von Podsolbildungen finden sich erst in Bereichen, wo neben der Akkumulation von Humus und unter dem Einfluß von Niederschlägen und Huminsäuren eine Entkalkung und Eisenauswaschung der

oberflächennahen Bereiche einsetzt. Sämtliche beschriebene Stadien sind als erosionsanfällig einzustufen.

5.4.2 Ergebnisse der bodenchemischen Untersuchungen

In der nachfolgenden Tabelle 15 sind die untersuchten Parameter wie, pH-Wert in H₂O und in CaCl₂ gemessen, die elektrische Leitfähigkeit, der Glühverlust, die organische Substanz, der Gesamtstickstoff, das C/N-Verhältnis, der Kalkgehalt und der Natrium, Kalium, Calcium und Magnesiumgehalt der untersuchten Standorte auf den einzelnen Inseln zusammengefaßt. Die Anordnung der Daten erfolgte in Anlehnung an den Sukzessionsverlauf, ausgehend von der Weißdüne mit reinen *Ammophila arenaria*-Beständen (A, e) und Beständen wo schon einige andere Arten zwischen dem Strandhafer auftreten (A, W). Danach folgen *Hippophaë rhamnoides*-Bestände in den Weißdünen die als junge (H, j) und optimal (H, o) bezeichnet werden. Es schließen sich die Graudünen-Bestände von *Ammophila arenaria* (A, G) und die degenerierenden (H, d) und abgestorbenen (H, t) *Hippophaë rhamnoides*-Bestände an.

Zunächst sind diese Daten für die untersuchten Inseln Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge einzeln aufgelistet. In Tabelle 16 sind dann die Mittelwerte der analysierten Parameter von den vier Inseln zusammengefaßt.

Tab. 15: Bodenchemische Daten der Untersuchungsflächen auf den einzelnen Inseln.

Vegetations- typ	Zustand	Anzahl	Boden- typ	Mittelwerte Baltrum											
				pH (H ₂ O)	pH (CaCl ₂)	elektr. Leitf. [μ S · cm ⁻¹]	GV [%]	C _{org.} [%]	N _{ges.} [%]	C _{org./N_{ges.}} (-)	CaCO ₃ [%]	Na [%]	K [%]	Ca [%]	Mg [%]
A	e	5	OL	8,1	7,4	38,7	0,2	0,042	0,004	11,6	0,625	0,034	0,047	1,532	0,321
A	W	11	OL	7,1	6,8	23,7	0,2	0,087	0,005	15,9	0,303	0,015	0,062	0,984	0,276
H	j	3	OL	7,5	7,2	22,9	0,3	0,147	0,009	15,5	0,362	0,013	0,054	1,051	0,311
H	o	7	Q	6,9	6,4	29,5	1,0	0,524	0,043	13,3	0,249	0,016	0,077	0,674	0,408
A	G	6	Q-B	5,1	4,1	11,1	0,9	0,508	0,032	15,1	0,066	0,017	0,037	0,034	0,193
H	d	8	Q-B	6,5	5,9	22,0	1,0	0,499	0,042	14,0	0,182	0,014	0,066	0,403	0,320
H	t	9	Q-B	5,2	4,3	11,9	1,1	0,557	0,041	13,7	0,096	0,061	0,053	0,029	0,186
Summe		49													

Vegetations- typ	Zustand	Anzahl	Boden- typ	Mittelwerte Langeoog											
				pH (H ₂ O)	pH (CaCl ₂)	elektr. Leitf. [μ S · cm ⁻¹]	GV [%]	C _{org.} [%]	N _{ges.} [%]	C _{org./N_{ges.}} (-)	CaCO ₃ [%]	Na [%]	K [%]	Ca [%]	Mg [%]
A	e	0	OL	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A	W	7	OL	7,8	7,5	26,5	0,3	0,113	0,003	15,4	0,362	0,016	0,033	0,670	0,212
H	j	5	OL	7,0	6,4	13,7	0,3	0,159	0,010	15,4	0,150	0,016	0,025	0,380	0,142
H	o	17	Q	6,4	5,7	17,8	1,0	0,559	0,032	15,8	0,143	0,018	0,031	0,152	0,236
A	G	6	Q-B	5,1	4,4	9,9	0,7	0,408	0,023	16,1	0,111	0,014	0,037	0,344	0,141
H	d	5	Q-B	5,8	5,3	26,3	0,8	0,449	0,035	13,7	0,157	0,016	0,020	0,090	0,267
H	t	1	Q-B	4,7	4,2	13,3	0,8	0,508	0,034	14,7	0,093	0,007	0,031	0,015	0,085
Summe		41													

Vegetations- typ	Zustand	Anzahl	Boden- typ	Mittelwerte Spiekeroog											
				pH (H ₂ O)	pH (CaCl ₂)	elektr. Leitf. [μ S · cm ⁻¹]	GV [%]	C _{org.} [%]	N _{ges.} [%]	C _{org./N_{ges.}} (-)	CaCO ₃ [%]	Na [%]	K [%]	Ca [%]	Mg [%]
A	e	6	OL	7,8	7,1	26,0	0,1	0,055	0,003	19,8	0,215	0,020	0,060	0,382	0,218
A	W	2	OL	8,0	7,1	18,5	0,2	0,076	0,004	17,7	0,185	0,049	0,061	0,170	0,203
H	j	5	OL	7,8	7,0	27,4	0,3	0,122	0,008	16,2	0,456	0,033	0,069	1,055	0,303
H	o	8	Q	7,1	6,5	16,8	0,3	0,147	0,009	16,3	0,150	0,019	0,066	0,183	0,230
A	G	7	Q-B	5,3	4,6	12,5	0,3	0,191	0,011	17,9	0,046	0,044	0,059	0,079	0,167
H	d	6	Q-B	6,7	6,2	17,8	0,4	0,230	0,014	17,0	0,093	0,014	0,065	0,111	0,232
H	t	0	Q-B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Summe		34													

Vegetations- typ	Zustand	Anzahl	Boden- typ	Mittelwerte Wangeroog											
				pH (H ₂ O)	pH (CaCl ₂)	elektr. Leitf. [μ S · cm ⁻¹]	GV [%]	C _{org.} [%]	N _{ges.} [%]	C _{org./N_{ges.}} (-)	CaCO ₃ [%]	Na [%]	K [%]	Ca [%]	Mg [%]
A	e	3	OL	7,6	6,8	19,7	0,1	0,034	0,005	9,2	0,250	0,018	0,028	0,129	0,081
A	W	0	OL	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
H	j	4	OL	7,2	6,4	19,9	0,2	0,114	0,007	16,5	0,213	0,015	0,061	0,229	0,127
H	o	5	Q	6,8	6,3	14,6	0,3	0,201	0,012	17,0	0,032	0,018	0,053	0,081	0,162
A	G	13	Q-B	5,5	4,1	9,6	1,3	0,671	0,038	16,1	0,135	0,018	0,064	0,016	0,137
H	d	1	Q-B	6,7	5,8	0,0	0,3	0,110	0,010	10,6	0,180	-	-	-	-
H	t	0	Q-B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Summe		26													

Tab. 16: Durchschnittswerte der bodenchemischen Daten auf Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangeroog.

Vegetations- typ	Zustand	Anzahl	Boden- typ	Mittelwerte											
				pH (H ₂ O)	pH (CaCl ₂)	elektr. Leitf. [μ S · cm ⁻¹]	GV [%]	C _{org.} [%]	N _{ges.} [%]	C _{org./N_{ges.}} (-)	CaCO ₃ [%]	Na [%]	K [%]	Ca [%]	Mg [%]
A	e	14	OL	7,8	7,1	29,7	0,1	0,046	0,004	14,6	0,369	0,025	0,052	0,737	0,237
A	W	20	OL	7,4	7,1	24,2	0,2	0,095	0,005	15,9	0,312	0,019	0,051	0,783	0,245
H	j	17	OL	7,3	6,7	20,4	0,3	0,135	0,008	15,9	0,292	0,020	0,054	0,708	0,227
H	o	37	Q	6,7	6,1	19,4	0,7	0,415	0,026	15,6	0,150	0,018	0,046	0,204	0,242
A	G	32	Q-PB	5,3	4,3	10,7	0,9	0,474	0,027	16,3	0,096	0,024	0,055	0,092	0,153
H	d	20	Q-PB	6,4	5,8	20,9	0,7	0,386	0,030	14,6	0,149	0,014	0,057	0,235	0,277
H	t	10	Q-PB	5,2	4,3	12,0	1,0	0,552	0,040	13,8	0,096	0,050	0,048	0,026	0,165
Summe		150													

Es bedeuten: A: Ammophila arenaria
(e: Einartbestände, W: Weißdüne, G: Graudüne)
H: Hippochaë rhamnoides
(j: jung, o: optimal, d: degeneriert, t: abgestorben)

5.4.2.1 Der pH-Wert des Bodens

Zunächst wurden die pH-Werte in einigen Probeflächen getrennt nach den jeweiligen Bodenhorizonten untersucht. Dies erwies sich aber bei einigen Standorten als sehr schwierig, da die Mächtigkeiten der A_h-, A_{eh}- und B_{sv}-Horizonte so gering waren, daß eine getrennte Entnahme kaum möglich war. Zusätzlich wurde durch die Trockenheit des Substrates eine Auftrennung erschwert. Aus diesem Grund wurden Mischproben analysiert und mit den pH-Werten aus den einzelnen Horizonten verglichen. Der Unterschied zwischen diesen Werten war so gering, daß anschließend in den meisten Flächen nur noch Mischproben aus dem Wurzelbereich analysiert wurden. Die pH-Werte sämtlicher Proben sind in Tabelle A24 im Anhang zu finden und in den Tabelle 15 und 16 sind die Werte der Mischproben für die betreffende Insel und die dazugehörige Vegetation zusammengestellt.

Auf den untersuchten Inseln sinkt der pH-Wert von der Weißdüne bis hin zu den festgelegten Grau- und Braundünen deutlich ab. Vergleicht man die in Wasser gemessenen Werte miteinander, so sind auf den Weißdünen-Standorten mit *Ammophila arenaria* die höchsten Werte um pH = 8, und auf den Graudünen-Standorten von *Ammophila arenaria* die niedrigsten Werte mit um pH = 5,3 zu finden. In den *Hippophaë rhamnoides*-Beständen – jung, optimal und degeneriert – bewegt sich der pH-Wert durchschnittlich zwischen pH = 7,3 bis pH = 6,4. In den abgestorbenen Sanddorngebüschchen liegt der pH-Wert bei durchschnittlich pH = 5,2.

Die Einstufung der Bodenreaktion (Tab. 17) ergibt für die untersuchten Vegetations-einheiten der verschieden alten Dünen auf Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge folgendes Ergebnis:

Tab. 17: Die Bodenreaktion in den untersuchten Vegetationsbeständen auf Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge.

Bodenreaktion (nach DIN 19684 Teil 1)			
Vegetation		pH [CaCl ₂]	Bezeichnung
Ammophila arenaria	Einartbestände	7,6 - 6,3	schwach alkalisch - schwach sauer
	Weißdünen-Standort	7,8 - 6,7	schwach alkalisch - schwach sauer
	Graudünen-Standort	5,7 - 3,5	mittel sauer - sehr stark sauer
Hippophae rhamnoides	jung	7,4 - 5,6	sehr schwach alkalisch - mittel sauer
	optimal	7,5 - 4,5	sehr schwach alkalisch - stark sauer
	degeneriert	7,4 - 3,9	sehr schwach alkalisch - sehr stark sauer
	tot	4,3 - 3,6	stark sauer - sehr stark sauer

5.4.2.2 Humus- und Kohlenstoffgehalt

Eine Gleichsetzung von Glühverlust (GV) und Humusgehalt ist bei tonfreien Böden zulässig, da die Verluste an CaCO_3 bis zu einer Temperatur von $550\text{ }^\circ\text{C}$ als gering einzustufen sind und vernachlässigt werden können. Zusätzlich zum Glühverlust wurde eine Kohlenstoffbestimmung nach der Lichterfelder Methode durchgeführt (siehe Kap. 3.4.7) und die Werte in Tabelle 15 und 16 aufgeführt. In Abbildung 38 wird deutlich, daß zwischen dem Glühverlust und dem Kohlenstoffgehalt eine enge Korrelation besteht. Ob ebenfalls eine enge Korrelation zwischen Humusgehalt und der effektiven Kationenaustauschkapazität besteht konnte nicht ermittelt werden, da bei carbonathaltigem Material die Bestimmung dieser Größe keine zuverlässigen Werte ergibt.

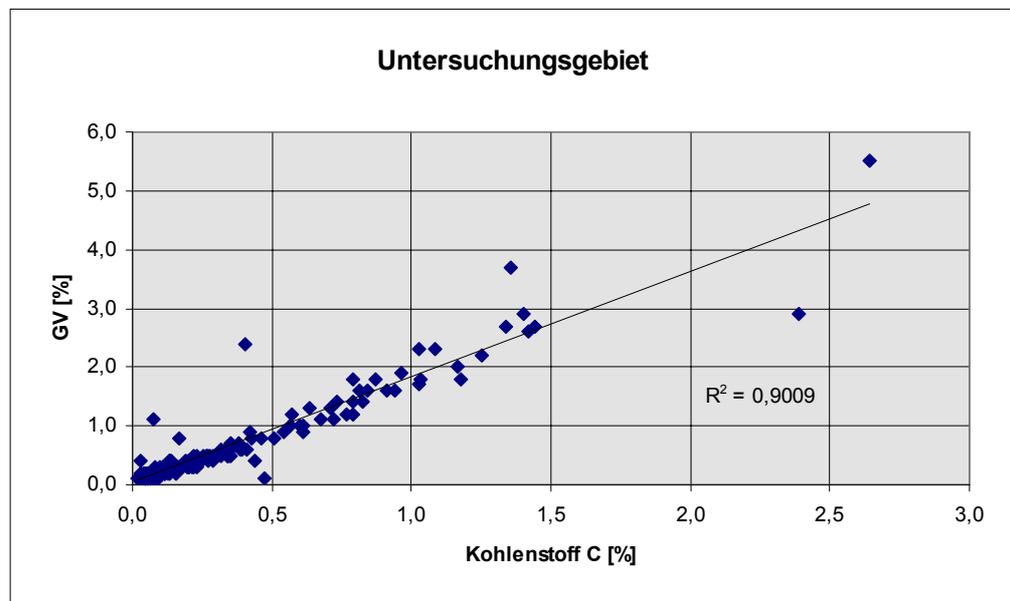


Abb. 38: Korrelation zwischen Glühverlust (GV) und Kohlenstoffgehalt des Bodens im Untersuchungsgebiet.

Mit beginnender Dünenfestlegung und ansteigender Vegetationsdichte nehmen der Glühverlust und auch der Kohlenstoffgehalt deutlich zu (siehe Tab. 15 und 16).

Am Beispiel der Weißdünenbildung auf Baltrum (Abb. 30) wird deutlich, daß mit zunehmender Entfernung vom Meer der Humusgehalt langsam ansteigt.

5.4.2.3 Gesamtstickstoffgehalt

Der Gesamtstickstoffgehalt des Bodens wurde nach der Kjeldahlmethode ermittelt (siehe Methoden, Kap. 3.4.8). Der Quotient aus Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt des Bodens ergibt ein analytisches Maß für seine Humusqualität. Anhand der Werte aus Tabelle 15 und 16 ist zu erkennen, daß die untersuchten Standorte relativ stickstoffarm sind. Ein Vergleich der Mittelwerte (Tab. 16) für die unterschiedlichen Vegetationseinheiten zeigt, daß der Boden unter Hippophaë rhamnoides (H,o) mit 0,026 % über die fünffache Menge an Stickstoff gegenüber Standorten mit Ammophila arenaria (A,W) mit 0,005 % verfügt. Der Stickstoffgehalt des Bodens hat sich somit vom Anfangsstadium der Weißdüne (A,e) bis hin zum Stadium der fixierten Braundüne (H,t) nahezu verzehnfacht (siehe auch Anhang Tab. A24).

Da der Kohlenstoffgehalt sich tendenziell in ähnlicher Weise verändert, bleibt das C/N-Verhältnis relativ konstant. Es liegt für die untersuchten Standorte ein vergleichsweise enges C/ N-Verhältnis vor, so daß mit $C/ N = 15,5 \pm 3,9$ die Humusqualität als Mull bzw. Sandmull anzusprechen ist (siehe Tab. 15 und 16).

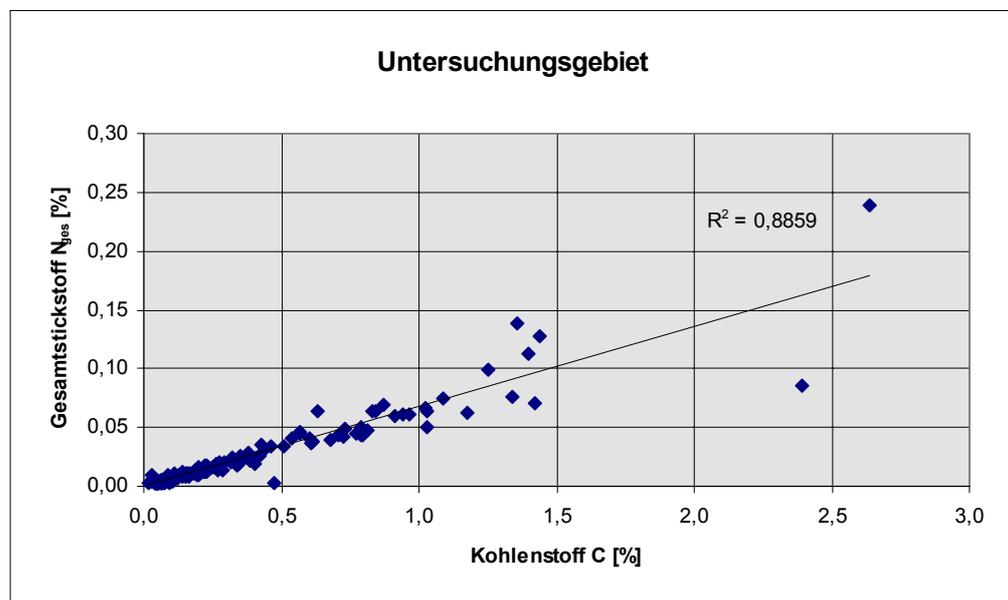


Abb. 39: Korrelation zwischen Gesamtstickstoff- und Kohlenstoffgehalt des Bodens im Untersuchungsgebiet.

Die Vermutung, daß zwischen dem C/N-Verhältnis und dem pH-Wert ebenfalls eine enge Korrelation besteht, wird durch nachfolgende Abbildung 40 widerlegt. Das C/N-

Verhältnis liegt für alle Untersuchungsflächen trotz stark schwankender pH-Werte in den verschiedenen Vegetationseinheiten bei ca. 15.

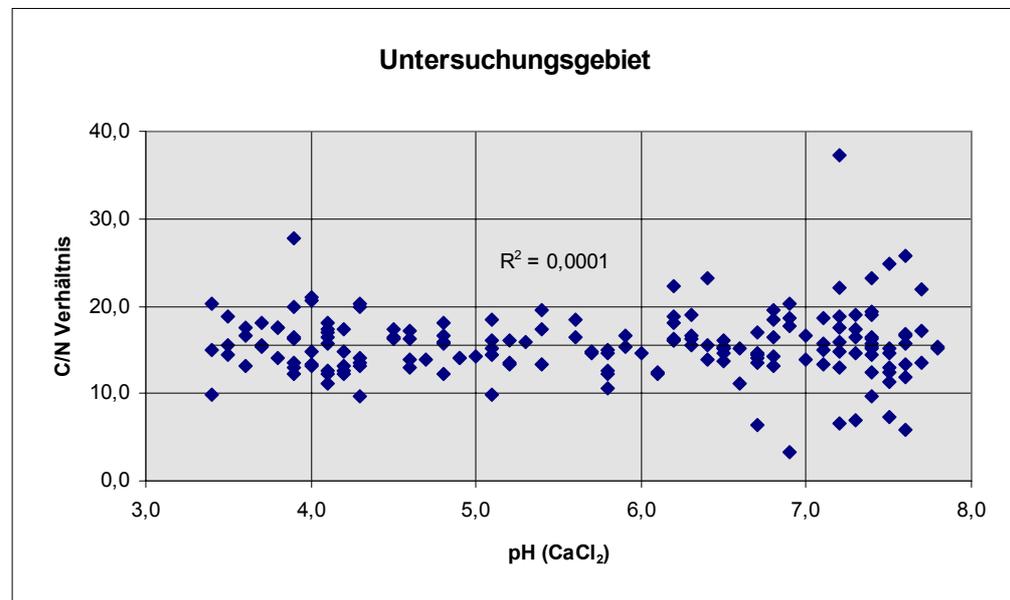


Abb. 40: Nicht vorhandene Korrelation zwischen C/N-Verhältnis und pH-Wert im Untersuchungsgebiet.

5.4.2.4 Carbonatgehalt

Der Carbonatgehalt wurde gasvolumetrisch nach SCHEIBLER ermittelt (siehe Methoden, Kap. 3.4.5).

Der höchste Kalkgehalt fand sich am vegetationsfreien Strand mit 1,94 % CaCO₃. In den Weißdünen mit Strandquecke wurden Calciumcarbonatwerte zwischen 0,41 - 0,69 % ermittelt. Weiter inselwärts mit zunehmender Festlegung und Auswaschung des Substrates, sinkt der Kalkgehalt bei ebenfalls sinkenden pH-Werten bis auf 0 ab. In den Tabellen 15 und 16 ist zu sehen, daß der Kalkgehalt des Ausgangsmaterials am höchsten ist und mit einsetzender Bodenbildung beständig abnimmt. Vergleicht man die Werte des Ausgangsmaterials der einzelnen Inseln untereinander – hier die Werte der *Ammophila arenaria*-Standorte in den Weißdünen – so werden auf Baltrum die kalkreichsten Substrate gefunden. Hier sind die Werte im Bereich der Randdüne mehr als doppelt so hoch wie auf Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge.

Es treten aber bezüglich des Kalkgehaltes nicht nur Unterschiede zwischen den einzelnen Inseln auf, sondern auch standörtlich und jahreszeitlich bedingte Schwankungen. So wurde am Ostende von Spiekeroog in demselben *Ammophila arenaria* Bestand (Sp 33) im Mai 0,19 %, im Juli 0,20 % und im September 0,08 % CaCO_3 gemessen.

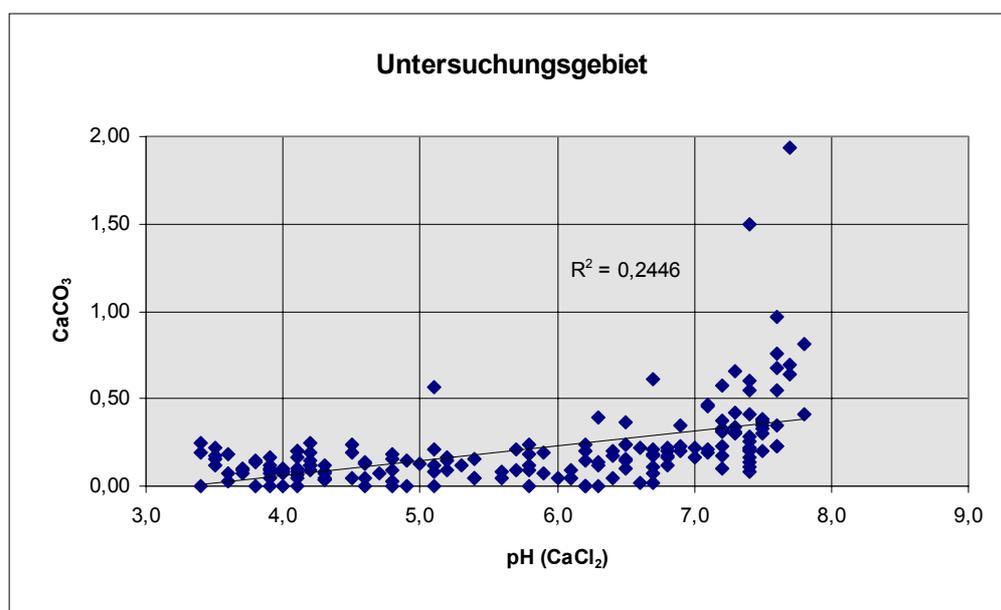


Abb. 41: Nicht vorhandene Korrelation zwischen Kalkgehalt und pH-Wert im Untersuchungsgebiet.

Abbildung 41 zeigt, daß keine Korrelation zwischen dem Kalkgehalt und dem pH-Wert vorliegt. Ebenso ist zu sehen, daß bei pH-Werten $\text{pH} < 7$ noch Calciumcarbonat gefunden wurde.

Erneute Messungen zur Überprüfung ergaben jedoch wieder das gleiche Bild. Es besteht die Möglichkeit, daß das Vorhandensein von MgCO_3 oder FeCO_3 zu einem Fehlschluß führt, da das anfallende CO_2 auch aus diesen Verbindungen stammen kann. Wahrscheinlich wird aber bei den vorliegenden Proben die Messung durch die heterogene Verteilung der Muschelschalen verfälscht und die Meßgenauigkeit der Scheibler-Apparatur ist hier nicht ausreichend.

5.4.2.5 Natrium und Kalium-Gehalt im Wasserextrakt

Eine Natrium- und Kalium-Bestimmung wurde durchgeführt (siehe Methoden, Kap. 3.4.3), um zu kontrollieren, ob die Standorte eventuell noch vom Meerwasser beeinflusst werden oder ob durch einen kapillaren Anstieg über das Grundwasser eine Anreicherung dieser Elemente erfolgt ist. Sowohl Natrium als auch Kalium können in hoher Konzentration als Zellgifte wirken und führen zum Absterben der Vegetation. Um auszuschließen, daß der Sanddorn in den untersuchten Beständen aufgrund erhöhter Salzkonzentrationen abstirbt, wurden diese Elemente erfaßt.

5.4.2.6 Calcium und Magnesium-Gehalt im HCl-Extrakt

Die Calcium- und Magnesiummessung wurde ebenfalls am AAS durchgeführt (siehe Methoden, Kap. 3.4.4). Die Messung diente lediglich zur Überprüfung, ob neben dem Calciumcarbonat größere Mengen anderer Calcium- und Magnesiumsalze vorliegen.

5.4.2.7 Crosschecking

In Abbildung 42 sind die Variationsbreiten der untersuchten bodenchemischen Daten im Verlauf der Sukzession aufgetragen. Ausgehend von der Weißdüne mit Dominanzbeständen von *Ammophila arenaria* (A/e) bis zur alten, festgelegten Graudüne mit absterbendem *Hippophaë rhamnoides*-Bestand (H/t).

Variationsbreite der untersuchten Bodenparameter

(Inseln Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge)

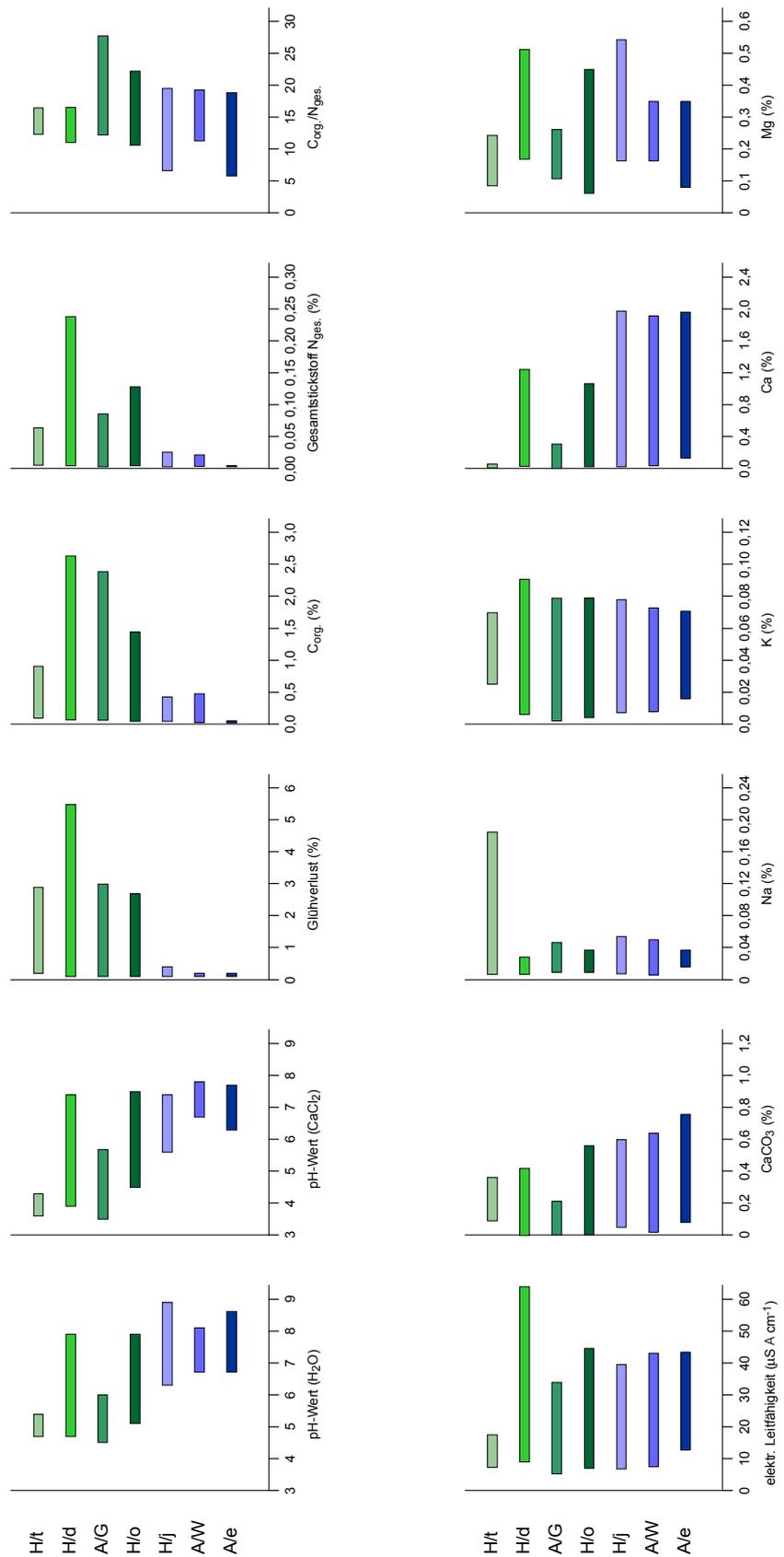


Abb. 42: Variationsbreite der untersuchten Bodenparameter

Es bedeuten: A: *Ammophila arenaria*
 (e: Einartbestände, W: Weißdüne, G: Graudüne)
 H: *Hippohaë rhamnoides*
 (j: jung, o: optimal, d: degeneriert, t: abgestorben)

5.5 Struktur der Nematodengemeinschaften

5.5.1 Artenspektrum der gefundenen Nematoden

Auf den Inseln Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge wurden in den untersuchten Vegetationsbeständen insgesamt 33 Familien mit 46 Gattungen und 58 Spezies von Nematoden gefunden. In Tabelle 18 sind die auf der jeweiligen Insel gefundenen Taxa wiedergegeben. Eine Bestimmung bis zur Art erfolgte fast ausschließlich bei den Pflanzenparasiten, da sie für die Fragestellung der vorliegenden Arbeit von Bedeutung sind. In den anderen Nahrungsgruppen, besonders bei den fungi- und bacteriovoren Nematoden wurden nur einige leicht zu bestimmende Gattungen miterfaßt. Oft traten in diesen Gruppen subadulte Tiere auf, bei denen eine sichere Ansprache nicht möglich ist.

Tab. 18: Artenspektrum der in den untersuchten Vegetationseinheiten gefundenen Nematoden (Einteilung der trophischen Gruppen nach YEATES et al. 1993).

	Baltrum	Langeoog	Spiekeroog	Wangerooge
1. Herbivore:				
Anguinidae				
Anguina sp.	-	+	+	+
Subanguina sp.	-	-	-	+
Belonolaimidae (= Dolichodoridae)				
Geocenamus sp.	+	+	+	+
Tylenchorhynchus dubius				+
Tylenchorhynchus microphasmis	+	+	+	+
Tylenchorhynchus ventralis (= Telotylenchus ventralis)	+	-	-	+
Tylenchorhynchus sp.	-	+	-	-
Criconematidae				
Criconemoides amorphus	-	-	-	+
Hemicriconemoides pseudobrachyurus	+	+	+	+
Mesocriconema xenoplax	-	+	+	+
Mesocriconema sp.	+	+	+	+
Hemicyclophoridae				
Hemicyclophora epicharoides	+	+	+	+
Heteroderidae				
Heterodera arenaria	+	+	-	-
Heterodera hordecalis	-	-	+	+
Heterodera avenae-Gruppe	+	-	+	-
Heterodera sp.	-	+	+	-
Hoplolaimidae				
Helicotylenchus pseudorobustus	+	+	+	+
Rotylenchus robustus	+	+	+	+
Rotylenchus goodeyi	+	+	+	+
Rotylenchus laurentinus	+	-	-	+
Meloidogynidae				
Meloidogyne chitwoodi	-	-	+	-
Meloidogyne hapla	-	-	+	-
Meloidogyne maritima	-	+	+	-
Meloidogyne naasi	-	+	-	-
Meloidogyne sp.	+	-	+	+
Longidoridae				
Longidorus elongatus	+	+	+	+
Longidorus dunensis	+	-	+	-
Longidorus sp.	-	-	-	+
Tyloporidae				
Cephalenchus sp.	-	+	+	-
Paratylenchidae				
Paratylenchus sp.	+	+	+	+
Pratylenchidae				
Pratylenchus penetrans	+	+	+	+
Pratylenchoides sp.	-	+	-	-
Trichodoridae				
Trichodorus sp.	+	+	+	+
Paratrachodorus nanus	+	+	-	-

2. Fungivore:				
Anguinidae				
Ditylenchus sp.	+	+	+	+
Aphelenchoididae				
Aphelenchoides sp.	+	+	+	+
Aphelenchidae				
Aphelenchus sp.	+	+	+	+
Diphtherophoridae				
Diphtherophora sp.	-	-	-	+
Leptonchidae				
Tylencholaimus sp.	+	+	+	+
Tylenchidae				
Filenchus sp.	+	+	+	+
Tylenchus sp.	+	+	+	+
3. Bacteriovore:				
Acrobelidae				
Acrobeles ciliatus	+	+	+	+
Acrobeles buetschlii				
Alaimidae				
Alaimus primitivus	+	+	+	+
Cephalobidae				
Cephalobus sp.	+	+	+	+
Eucephalobus oxyuroides				
Haliplectidae				
Haliplectus bickneri	+	+	+	+
Plectidae				
Plectus sp.	+	+	+	+
Wilsonematidae				
Wilsonema otophorum	+	+	+	+
Prismatolaimidae				
Prismatolaimus sp.	+	+	+	+
Rhabditidae				
Rhabditis sp.	+	+	+	+
Teratocephalidae				
Teratocephalus terrestris	+	-	+	+
Teratocephalus sp.	-	+	-	-
4. Carnivore:				
Choanolaimidae				
Choanolaimus psammophilus	+	+	+	+
Mononchidae				
Mononchus sp.	+	+	+	+
Tripylidae				
Tripyla affinis	-	+	+	+
5. Omnivore:				
Dorylaimidae				
Dorylaimus sp.	+	+	+	+
6. Entomopathogen				
Heterorhabditidae				
Heterorhabditis megidis	+	-	-	-
Steinernematidae				
Steinemema feltiae	-	+	-	-

Die Anzahl der Gattungen schwankt bei den Herbivoren zwischen 14 bis 18, bei den Fungivoren zwischen 6 und 7, bei den Bacteriovoren sind es 9 bis 10, bei den Carnivoren 2 oder 3 und bei den Omnivoren ist Dorylaimus als einzige Gattung auf allen vier Inseln vertreten. Insgesamt sind in den untersuchten Vegetationseinheiten – primärer und sekundärer Standort von *Ammophila arenaria* und die verschiedenen Altersstadien der *Hippophaë rhamnoides*-Gebüsche – 33 bis 37 unterschiedliche Nematodengattungen gefunden worden.



Abb. 43: Weibchen von *Tylenchorhynchus microphasmis* (Stachel gut entwickelt, mit nach hinten gebogenen basalen Knöpfen, Ösophagus gerade abgesetzt, Vulva bei 50 % der Körperlänge, Schwanzende konisch, wirkt hyalin und glatt).

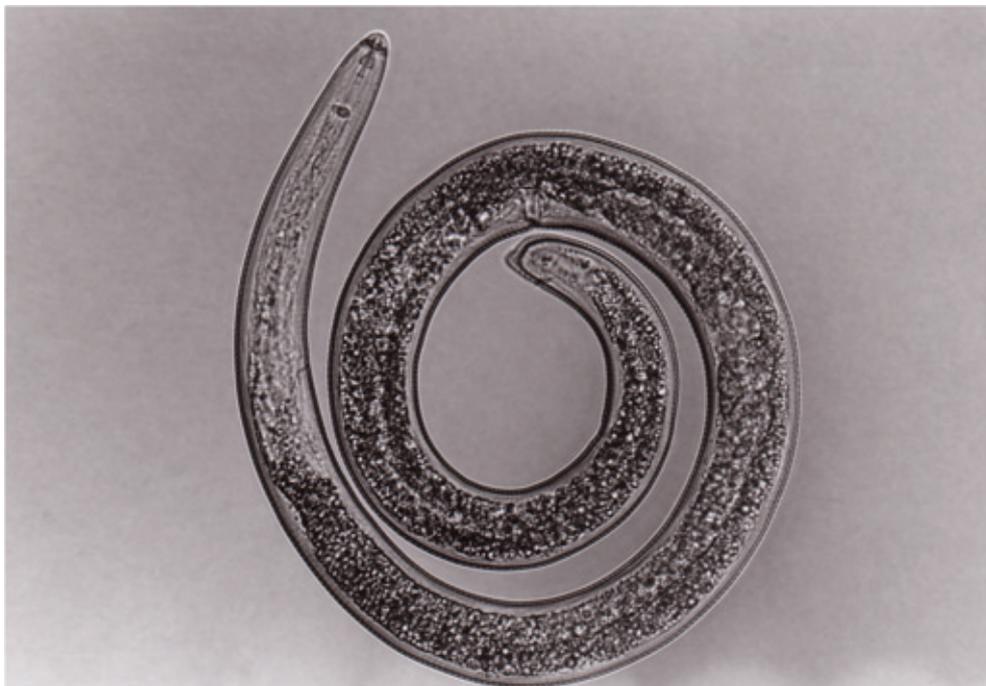


Abb. 44: Weibchen von *Rotylenchus goodeyi* (sehr starker Stachel mit runden Stachelknöpfen, breite Lippenregion, halbkreisförmig gerundet und scharf abgesetzt, kräftiges Kopfskelett, Ösophagus überlappt den Darm dorsal, Vulva bei 54 - 60 % der Körperlänge, Schwanz gerundet).

5.5.2 Abundanzen der Nematoden in verschiedenen Bodentiefen

Die Individuendichte variiert sehr stark und schwankt in den einzelnen Proben zwischen 9 und 1938 Nematoden pro 100 cm³ Substrat. Abbildung 47 zeigt die durchschnittliche Anzahl von Nematoden aus den beiden Untersuchungstiefen, die in jeweils 100 cm³ Substrat gezählt wurden. Es gingen insgesamt 158 Proben der zu untersuchenden Vegetationsstadien aller vier Inseln in die Auswertung ein, wobei hier in der nachfolgenden Abbildung nur die Mittelwerte dargestellt werden.

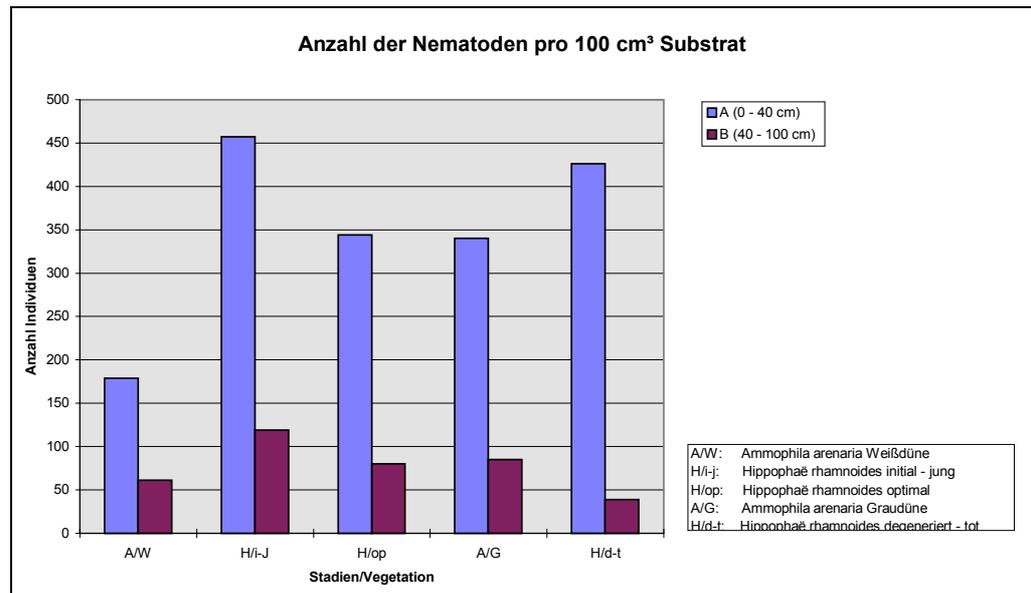


Abb. 45: Anzahl der Nematoden pro 100 cm³ in den einzelnen Vegetationsstadien.

Die Darstellung der untersuchten Vegetationseinheiten erfolgte in Abbildung 45 nicht getrennt nach Ammophila arenaria- oder Hippophaë rhamnoides-Beständen sondern in Anlehnung an die Sukzessionsfolge. Es wird deutlich, daß auf den Standorten mit Ammophila arenaria die Anzahl der Nematoden in den oberen 40 cm des Substrates am Weißdünen Standort (A/W) doppelt so hoch ist wie am Graudünen Standort (A/G), wohingegen die Anzahl der Individuen in den B-Proben sich nur um ca. 1/3 erhöht.

In den Vegetationsbeständen mit Hippophaë rhamnoides ist die Nematodendichte in den A-Proben in den jungen Gebüsch (H/i-j) am höchsten, nimmt im Optimalbestand (H/op) um ca. 1/3 ab und steigt dann in den degenerierten und toten Beständen (H/d-t) um 1/5 wieder an. Im unteren Untersuchungsbereich B, sinkt die Anzahl der Nematoden nahezu linear ab. Vergleicht man jeweils die zusammengehörigen A- und B- Proben aus einer Fläche miteinander, so finden sich in den oberen 40 cm des Substrates die 3- bis 4-fache Menge an Individuen und bei den ältesten Sanddorn-

gebüschsen sogar die 11-fache. Die Schwankungsbreite der Abundanzen ist im unteren Untersuchungsbereich immer deutlich geringer als im oberen. Auffällig ist die Ähnlichkeit der Nematodendichte auf den Graudünen Standorten von *Ammophila arenaria* (A/G) und den Standorten mit optimal ausgebildeten Hippophaë rhamnoides-Gebüschsen (H/op).

5.5.3 Dominanz der gefundenen Gattungen am Gesamtprobenumfang

Um eine Aussage über die Dominanzstruktur in den Nematodengemeinschaften vornehmen zu können, wurde das Vorkommen der einzelnen Gattungen betrachtet. Getrennt nach den untersuchten Vegetationseinheiten mit *Ammophila arenaria* und *Hippophaë rhamnoides* wurde der Rang einer Gattung in den Beständen verglichen. Zusätzlich wurde eine Serie von Proben in Beständen mit *Ammophila arenaria* und *Hippophaë rhamnoides* in feinerer vertikaler Abstufung untersucht. Diese Proben werden nicht nach Vegetationseinheiten getrennt, sondern zusammengefaßt als Vertikalverteilung in der nachfolgenden Tabelle 19 geführt.

Für Bestände mit *Ammophila arenaria*, sowohl in den Weißdünen als auch in den Graudünen ergibt sich für die ersten zehn Gattungen folgende Reihenfolge (die parasitären Formen erscheinen in Fettdruck):

- Cephalobus > Dorylaimus > Acrobeles > Rhabditoides > **Tylenchorhynchus** > Plectus > Aphelenchoides > Filenchus > Choanolaimus > **Helicotylenchus**.

In den Vegetationseinheiten mit *Hippophaë rhamnoides* dominieren

- Dorylaimus > Rhabditoides > Cephalobus > Acrobeles > Plectus > Wilsonema > **Rotylenchus** > Choanolaimus > Teratocephalus > **Tylenchorhynchus**.

Von den pflanzenparasitären Nematoden kommen unter den ersten zehn Gattungen nur *Tylenchorhynchus*, *Helicotylenchus* und *Rotylenchus* vor. Die Gattung *Tylenchorhynchus* tritt in allen untersuchten Vegetationseinheiten auf, liegt in den Beständen mit *Ammophila arenaria* auf Rang fünf und in den Beständen mit *Hippophaë rhamnoides* auf Rang zehn. Betrachtet man die Untersuchungen aus den Vertikalproben – die oberen 40 cm des Substrates wurden hierbei in Abschnitte zu 10 cm unterteilt – so zeigt sich eine ähnliche Verteilung.

In Tabelle 19 sind die prozentualen Anteile der gefundenen Gattungen und ihr Rang für die jeweiligen Vegetationseinheiten zusammengefaßt. Daneben wurde die Vertikalverteilung ohne Berücksichtigung der Vegetation dargestellt. Zusammenfassend wurde für alle untersuchten Proben eine Rangfolge aufgestellt.

Tab. 19: Dominanzstruktur der einzelnen Taxa in den Beständen mit *Ammophila arenaria* und *Hippophaë rhamnoides* sowohl in den Vertikalproben als auch am Gesamtprobenumfang.

Gattung/Vegetation	Hippophae-Gebüsche			Ammophila arenaria			Vertikalverteilung			Insgesamt			Anteil der Gattungen	
	Gesamt	Rang	Anteil	Gesamt	Rang	Anteil	Gesamt	Rang	Anteil	Gesamt	Rang	Anteil	kumulativ	
	Anzahl		%	Anzahl		%	Anzahl		%	Anzahl		%	%	%
Dorylaimidae	3792	1	19,73	2998	2	19,21	2265	1	25,01	9055	1	20,63	20,63	79,37
Cephalobus	2650	3	13,79	3215	1	20,60	1350	2	14,91	7215	2	16,44	37,07	62,93
Acrobeles	1812	4	9,43	2236	3	14,33	1031	3	11,39	5079	3	11,57	48,65	51,35
Rhabditis	2768	2	14,40	1701	4	10,90	339	6	3,74	4808	4	10,96	59,60	40,40
Plectus	1397	5	7,27	869	6	5,57	308	8	3,40	2574	5	5,87	65,47	34,53
Tylenchorhynchus	712	10	3,70	1053	5	6,75	781	4	8,63	2546	6	5,80	71,27	28,73
Rotylenchus	1138	7	5,92	110	18	0,70	355	5	3,92	1603	7	3,65	74,92	25,08
Wilsonema	1171	6	6,09	159	12	1,02	254	12	2,81	1584	8	3,61	78,53	21,47
Choanolaimus	767	8	3,99	403	9	2,58	310	7	3,42	1480	9	3,37	81,90	18,10
Teratocephalus	714	9	3,71	177	11	1,13	276	10	3,05	1167	10	2,66	84,56	15,44
Filelenchus	323	12	1,68	431	8	2,76	291	9	3,21	1045	11	2,38	86,95	13,05
Aphelenchoides	320	13	1,66	568	7	3,64	109	17	1,20	997	12	2,27	89,22	10,78
Larve Bakteriovore	389	11	2,02	119	15	0,76	22	25	0,24	530	13	1,21	90,42	9,58
Tylencholaimus	144	15	0,75	116	16	0,74	263	11	2,90	523	14	1,19	91,62	8,38
Helicotylenchus	2	38	0,01	304	10	1,95	214	13	2,36	520	15	1,18	92,80	7,20
Aphelenchus	152	14	0,79	127	14	0,81	47	21	0,52	326	16	0,74	93,54	6,46
Mononchus	91	17	0,47	73	22	0,47	144	14	1,59	308	17	0,70	94,25	5,75
Larve ohne Mundstachel	89	18	0,46	93	19	0,60	93	18	1,03	275	18	0,63	94,87	5,13
Prismatolaimus	80	20	0,42	49	25	0,31	120	15	1,33	249	19	0,57	95,44	4,56
Trichodorus	102	16	0,53	10	37	0,06	110	16	1,21	222	20	0,51	95,95	4,05
Larve mit Mundstachel	81	19	0,42	135	13	0,86	0	39	0,00	216	21	0,49	96,44	3,56
Ditylenchus	75	22	0,39	87	21	0,56	18	27	0,20	180	22	0,41	96,85	3,15
Pratylenchus	52	24	0,27	111	17	0,71	9	31	0,10	172	23	0,39	97,24	2,76
Tylenchus	78	21	0,41	18	30	0,12	47	21	0,52	143	24	0,33	97,57	2,43
Heterodera	12	32	0,06	91	20	0,58	14	29	0,15	117	25	0,27	97,83	2,17
Alaimus	45	26	0,23	36	27	0,23	27	24	0,30	108	26	0,25	98,08	1,92
Hemicyclophora	32	27	0,17	16	33	0,10	57	20	0,63	105	27	0,24	98,32	1,68
Ogma	6	35	0,03	4	39	0,03	93	18	1,03	103	28	0,23	98,55	1,45
Haliplectus	11	33	0,06	59	23	0,38	21	26	0,23	91	29	0,21	98,76	1,24
Hemicriconemoides	53	23	0,28	32	28	0,21	1	37	0,01	86	30	0,20	98,96	1,04
Mesocriconema	23	30	0,12	51	24	0,33	12	30	0,13	86	30	0,20	99,15	0,85
Meloidogyne	19	31	0,10	47	26	0,30	18	27	0,20	84	32	0,19	99,34	0,66
Longidorus	26	29	0,14	15	34	0,10	29	23	0,32	70	33	0,16	99,50	0,50
Geocenamus	30	28	0,16	32	28	0,21	3	35	0,03	65	34	0,15	99,65	0,35
Anguina	46	25	0,24	12	35	0,08	4	34	0,04	62	35	0,14	99,79	0,21
Larve Fungivore	11	33	0,06	17	31	0,11	7	33	0,08	35	36	0,08	99,87	0,13
Paratylenchus	2	38	0,01	17	31	0,11	3	35	0,03	22	37	0,05	99,92	0,08
Macropostonia	4	36	0,02	11	36	0,07	0	39	0,00	15	38	0,03	99,96	0,04
Cephalenchus	0	40	0,00	5	38	0,03	9	31	0,10	14	39	0,03	99,99	0,01
Tripyla	3	37	0,02	1	40	0,01	1	37	0,01	5	40	0,01	100,00	0,00
Summe Nematoden	19222			15608			9055			43885				

Aus Tabelle 19 wird deutlich, daß sich die Rangfolge der dominierenden ersten zehn oder auch zwölf Gattungen für die untersuchten Vegetationseinheiten nicht wesentlich unterscheidet. Am rechten Rand von Tabelle 16 ist der prozentuale Anteil der Gattungen am Gesamtprobenumfang kumulativ dargestellt. Fünf Gattungen machen dabei 65 % aller Tiere des gesamten Fanges aus, 28 Gattungen stellen weniger als 10 %. Für die weiteren Betrachtungen werden aus diesem Grund nur noch die Gattungen berücksichtigt, deren Anteil mehr als 2 % am Gesamtprobenumfang ausmacht. Dabei handelt es sich um die ersten zwölf Gattungen, denen ca. 90 % aller erfaßten Individuen angehören. Nur 30 % der gefundenen Taxa umfassen zusammen 90 % der Gesamtindividuenanzahl, und nur ca. 25 % der Gattungen haben einen Anteil > 2 % an der Gesamtindividuenanzahl.

Nimmt man nun anhand des prozentualen Vorkommens der einzelnen Gattungen eine Dominanzklassifizierung nach ENGELMANN (1978) vor (eudominant 32 - 100 %, dominant 10 - 31,9 %, subdominant 3,2 - 9,9 %, rezedent 1 - 3,1 % und subrezedent unter 1 %), so ergibt sich folgendes Bild: Vier Taxa – Dorylaimidae, Cephalobus, Acrobeles und Rhabditis – treten dominant auf. Weitere fünf Gattungen – Plectus, Tylenchorhynchus, Rotylenchus, Wilsonema und Choanolaimus – sind subdominant und weitere sechs Gattungen rezedent vertreten. Die übrigen 25 Gattungen sind als subrezedent einzustufen, wobei hier noch die Larven mit Mundstachel und die Larven der Bakteriovoren und Fungivoren enthalten sind.

5.5.4 Vorkommen der einzelnen Nematodentaxa in der untersuchten Vegetation

5.5.4.1 Die Anzahl der Nematodentaxa im Vergleich zur Artenanzahl der Pflanzen

In der nachfolgenden Abbildung 46 ist die durchschnittliche Anzahl verschiedener Pflanzenarten und der Mittelwert der vorkommenden Gattungen bei den Nematoden im Verlauf der Sukzession aufgetragen. In die Mittelwerte der Nematodenanzahl wurden alle Werte bis zu einer Bodentiefe von 40 cm einbezogen.

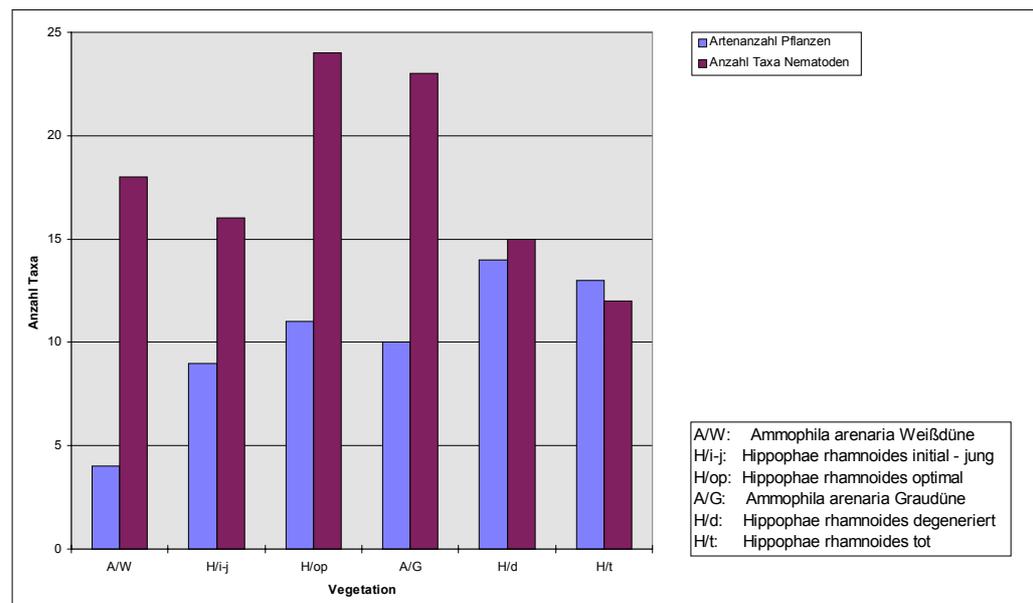


Abb. 46: Artenanzahl von Nematoden und Pflanzen im Verlauf der Sukzession.

Es ist deutlich zu sehen, daß die Artenanzahl bei den Pflanzen von anfänglich vier Arten in der Weißdüne hin zu den degenerierenden und toten Hippophaë rhamnoides-Gebüsch in den Graudünen ansteigt. In den Graudünen verdreifacht sich die Anzahl der Pflanzen, wobei sich die Deckungsgrade der einzelnen Arten, die durchgehend in den Beständen vorkommen, deutlich verschieben.

Die Anzahl der Nematodentaxa ist mit durchschnittlich 18 Gattungen in den Strandhaferbeständen der Weißdünen höher. Ein deutliches Maximum ist aber in den Hippophaë rhamnoides-Gebüsch optimalen Zustandes und an den sekundären Ammophila arenaria-Standorten auszumachen. Die geringste Vielfalt weisen die degenerierten und toten Sanddorngebüsch auf.

5.5.4.2 Die Nematodentaxa im Verlauf der Sukzession

In Tabelle 20 ist das Vorkommen der verschiedenen Gattungen im Verlaufe der Vegetationsentwicklung zusammengefaßt. Um eine bessere Übersicht zu erlangen, sind die absoluten Abundanzen in drei Gruppen unterteilt. In der Auswertung sind 167 Proben von Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge zusammengefaßt. Es wurden zwei Probentiefen, 0 - 40 cm und 40 - 100 cm, ausgewertet. Bei den Gattungen der herbivoren Nematoden dominieren Rotylenchus und Heterodera in den Proben aus dem Weißdünenbereich. Dagegen sind Tylenchorhynchus, Hemicriconemoides, Pratylenchus, Trichodorus und Helicotylenchus im Graudünenbereich stärker vertreten.

Tab. 20: Vorkommen der einzelnen Nematodentaxa in den verschiedenen Stadien der Vegetationsentwicklung (Abundanz der Individuen der vier untersuchten Inseln aus 100 cm³ Substrat, Proben von April - Dezember 1994).

Es bedeuten: A: Ammophila arenaria
(W: Weißdüne, G: Graudüne)
H: Hippochaë rhamnoides
(j: jung, op: optimal, d: degeneriert, t: abgestorben)

+ = 1-2 Individuen ++ = 3-49 Individuen +++ ≥ 50 Individuen

dominierende Gattungen der Herbivoren

Vegetation	Weißdüne				Graudüne						
	A/W	A/W	H/j	H/j	H/o	H/o	A/G	A/G	H/d	H/d	H/t
Anzahl Proben	38	23	10	2	21	15	18	11	12	9	2
Probentiefe [cm]	0-40	40-100	0-40	40-100	0-40	40-100	0-40	40-100	0-40	40-100	0-40
Herbivore:											
<i>Tylenchorhynchus</i>	++	+	++	+	++	++	++	++	++	++	++
<i>Rotylenchus</i>	+	+	++	++	++	++	++	+	++	++	++
<i>Longidorus</i>	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	+
<i>Heterodera</i>	++	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+
<i>Hemicricnemoides</i>	+	+	+	-	++	+	+	+	+	-	-
<i>Mesocricnema</i>	++	+	+	-	++	++	+	+	+	+	+
<i>Pratylenchus</i>	+	+	+	-	++	-	+	+	+	-	-
<i>Trichodorus</i>	+	-	+	-	+	-	+	+	++	++	-
<i>Hemicycliophora</i>	-	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-
<i>Geocnema</i>	+	-	-	-	+	+	+	+	-	+	-
<i>Anguina</i>	+	-	-	-	+	+	+	-	+	-	-
<i>Helicotylenchus</i>	+	+	-	-	+	-	++	++	-	-	-
<i>Meloidogyne</i>	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Paratylenchus</i>	+	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>Pratylenchoides</i>	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>Cricnemoides</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Ogma</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cephalenchus</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Larve mit Mundstachel</i>	+	+	+	+	+	+	+	++	+	-	-
Fungivore:											
<i>Aphelenchoides</i>	++	+	++	+	++	+	++	+	++	+	++
<i>Tylencholaimus</i>	++	+	+	+	++	+	+	+	+	+	+
<i>Filenchus</i>	++	+	++	++	++	+	++	+	+	-	+
<i>Ditylenchus</i>	+	+	+	-	+	+	+	-	+	-	+
<i>Aphelenchus</i>	++	+	+	+	++	+	+	-	++	-	++
<i>Tylenchus</i>	+	+	++	-	+	++	+	+	-	-	-
Bacteriovore:											
<i>Acrobeles</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	++	+	++
<i>Cephalobus</i>	++	++	++	++	++	++	+++	++	++	++	++
<i>Wilsonema</i>	+	+	++	++	++	++	++	+	++	+	++
<i>Rhabditis</i>	++	++	++	+	+++	++	++	++	++	+	++
<i>Plectus</i>	++	+	++	-	++	+	++	+	++	+	++
<i>Teratocephalus</i>	+	+	+	++	++	+	++	+	++	-	+
<i>Prismatolaimus</i>	+	+	+	-	+	+	++	-	+	-	+
<i>Alaimus</i>	+	-	+	-	+	+	+	-	+	-	++
<i>Haliplectus</i>	+	-	-	-	+	-	++	-	+	-	-
<i>Larve ohne Mundstachel</i>	+	+	++	++	++	+	++	+	++	-	+
Carnivore:											
<i>Choanolaimus</i>	++	+	++	++	++	++	+	+	++	+	+
<i>Mononchus</i>	+	+	+	+	++	+	++	+	++	+	+
<i>Tripyla</i>	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-
Omnivore:											
<i>Dorylaimus</i>	++	++	+++	++	+++	++	+++	++	++	++	+++

Bei den Fungivoren gibt es keine Unterscheidung nach Arten, und die vertretenen Gattungen sind sowohl in der Weiß- als auch Graudüne präsent. Dabei ist deutlich zu erkennen, daß die Gattung *Aphelenchoides* grundsätzlich in den oberen Bereichen des Substrates stärker vertreten ist. Die anderen Nahrungsgruppen, die Bakteriovoren, die Carnivoren und die Omnivoren, zeigen keine Unterschiede in ihrem Vorkommen bezüglich der Sukzessionsstadien.

Um zu einer genaueren Verteilung der Nematoden im Verlaufe der Sukzession zu gelangen, wurden zusätzliche Proben aus diesen Flächen untersucht, bei denen eine Aufteilung in 10 cm-Abschnitte vorgenommen wurde. Wie aus Abbildung 45 hervorgeht, ist der Aufenthaltsschwerpunkt der meisten Nematoden in den oberen 40 cm des Substrates zu suchen. Die nachfolgende Tabelle 21 zeigt die Verteilungsschwerpunkte der Gattungen in diesem Tiefenbereich.

Tab. 21: Vertikalverteilung der Nematodentaxa in den oberen 40 cm des Substrates (Zusammenfassung der Vertikalproben aller vier Inseln).

Es bedeuten: A: *Ammophila arenaria*
(W: Weißdüne, G: Graudüne)
H: *Hippohaë rhamnoides*
(i-j: initial - jung, op: optimal, d: degeneriert, t: abgestorben)

+ = 1-2 Individuen ++ = 3-49 Individuen +++ ≥ 50 Individuen

dominierende Gattungen der Herbivoren

Vegetation	Weißdüne												Graudüne											
	A/W				H/i-j				H/op				A/G				H/d				H/t			
	12				8				16				16				8				4			
Anzahl Proben																								
Probentiefe [cm]	0-10	10-20	20-30	30-40	0-10	10-20	20-30	30-40	0-10	10-20	20-30	30-40	0-10	10-20	20-30	30-40	0-10	10-20	20-30	30-40	0-10	10-20	20-30	30-40
Herbivore:																								
<i>Tylenchorhynchus</i>	+	++	++	+	++	+	-	-	++	++	++	++	++	+++	++	++	-	-	-	-	++	++	+	-
<i>Rotylenchus</i>	-	+	-	-	++	++	++	++	+	++	++	++	++	++	++	+	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Longidorus</i>	-	+	+	+	+	-	+	-	+	+	+	+	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Heterodera</i>	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hemicriconemoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mesocriconema</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Pratylenchus</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Trichodorus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	++	++	++	+	-	-	-	-	-	++	++	++
<i>Hemicycliophora</i>	-	+	-	-	-	+	-	+	+	-	-	+	+	++	++	+	-	-	-	-	+	++	-	-
<i>Geocenamus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Anguina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Helicotylenchus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++	+	++	+	-	-	-	-	+++	++	-	-
<i>Meloidogyne</i>	+	-	+	+	-	-	-	-	+	++	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paratylenchus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Pratylenchoides</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Criconemoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ogma</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cephalenchus</i>	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Larve mit M.Stachel</i>	++	+	++	+	-	-	-	++	+	-	+	+	++	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-
Fungivore:																								
<i>Aphelenchoides</i>	+	+	+	-	+	-	-	++	++	+	+	+	++	+	+	-	++	+	-	-	+	-	-	-
<i>Tylencholaimus</i>	++	+	++	+	+	-	+	++	++	+	+	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	+
<i>Filenchus</i>	++	++	++	-	+	++	+	++	++	++	+	+	++	++	++	-	+	++	+	++	++	++	++	+
<i>Ditylenchus</i>	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Aphelenchus</i>	-	++	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	++	++	+	+	-	+	-	-
<i>Tylenchus</i>	+	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	-	+	++	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Bacteriovore:																								
<i>Acrobeles</i>	++	++	++	++	++	++	+	-	+++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	+	+	++	++	+	-
<i>Cephalobus</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	+++	++	++	++	+++	++	++	++	++	++	++	+	++	++	++	+
<i>Wilsonema</i>	-	-	+	-	+	++	+	+	++	++	++	+	++	+	++	+	++	++	+	-	-	-	-	-
<i>Rhabditis</i>	++	++	+	+	++	++	+	+	++	++	++	+	++	++	++	+	++	+	+	+	-	+	-	-
<i>Plectus</i>	++	++	+	+	+	+	+	+	++	++	+	+	++	++	++	+	++	++	+	++	++	++	++	++
<i>Teratocephalus</i>	+	-	+	+	++	+	+	+	++	+	+	+	++	++	++	++	+	-	-	+	++	++	+	-
<i>Prismatolaimus</i>	++	++	+	+	+	+	+	+	++	+	+	+	++	+	++	+	+	+	-	-	+	+	-	-
<i>Alaimus</i>	-	+	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Haliplectus</i>	+	+	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Larve ohne Mundstachel</i>	++	-	-	-	-	-	-	++	+	+	+	+	++	+	+	+	++	+	+	++	+	++	+	-
Carnivore:																								
<i>Choanolaimus</i>	++	++	++	++	+	++	++	++	++	++	++	++	-	+	-	-	++	++	++	++	-	-	-	-
<i>Mononchus</i>	+	+	-	-	-	+	-	+	+	++	+	+	++	+	+	+	++	++	++	++	++	++	++	-
<i>Tripyla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Omnivore:																								
<i>Dorylaimidae</i>	++	++	++	++	++	++	++	++	+++	++	++	++	++	+++	+++	++	++	++	++	++	+++	+++	++	-

Bei den Herbivoren ist Tylenchorhynchus in allen Vegetationseinheiten mit Ausnahme der degenerierten Hippophaë rhamnoides-Bestände in den unterschiedlichen Tiefen anzutreffen. Die Gattung Rotylenchus weist eine geringe Abundanz in den Weißdünen Standorten von Ammophila arenaria auf, ist aber dann durchgehend in allen Sukzessionsstadien und Tiefen zu finden. Die Gattung tritt ebenso wie Tylenchorhynchus dominant in den Graudünen Standorten mit Ammophila arenaria auf. Heterodera kommt bis auf einige Einzelfunde nur im Weißdünenbereich, und dort auch nur in Strandhaferbeständen vor. Die Gattungen Mesocriconema, Trichodorus und Helicotylenchus findet man in den untersuchten Vegetationseinheiten der Graudüne mit Ausnahme der degenerierten Hippophaë-Bestände in allen vier Tiefen. Diese Bestände mit Hippophaë rhamnoides – die oft auch als post-optimale Phase bezeichnet werden – zeigen eine sehr auffällige Lücke in der Verbreitung vieler phytophager Nematoden.

Bei den Gattungen der fungivoren, bacteriovoren, carnivoren und omnivoren Nematoden finden sich ähnlich wie in Tabelle 20 keine Unterschiede im Vorkommen der Gattungen. Diese Taxa treten über den gesamten Sukzessionsverlauf in ähnlicher Dichte auf. In den Vegetationsbeständen der optimalen Hippophaë-Gebüsche und in den Graudünen Standorten von Ammophila arenaria zeichnet sich insgesamt eine höheres Individuenaufkommen ab.

5.5.5 Artenidentität nach Sørensen (Identität auf Gattungsniveau)

Um festzustellen wie groß die Übereinstimmung der Nematodenzönosen auf den untersuchten Flächen ist, wurden alle Proben miteinander verglichen. Analog der Bestimmung des Ähnlichkeitsindex nach SÖRENSEN (SCHWERDTFEGGER 1978) wurden die Mittelwerte aller Proben aus den oberen 40 cm des Substrates ausgewertet. Berücksichtigt wurden dabei die in Kapitel 5.5.3 ermittelten zwölf dominierenden Gattungen. Es wurden nur Proben berücksichtigt, deren Mittelwert $> 0,5$ ist.

Der Vergleich wurde getrennt nach Vegetationseinheiten mit Ammophila arenaria und Hippophaë rhamnoides durchgeführt. Zunächst waren alle Proben aus diesen Vegetationseinheiten in den Vergleich mit einbezogen. Da sich die Tabelle aber als unübersichtlich erwies, wurden anschließend nur noch die Mittelwerte aus den Proben einer Fläche verglichen.

Vergleich der Nematodenproben (Anzahl der übereinstimmenden Arten aus den Top 12 bezogen auf die Gesamtzahl der in beiden Proben gefundenen Arten)

Probe-Nr.	Ba 54	Ba 80	Ba 81	Ba 125	Ba 126	Ba 127	Ba 53	Ba 84	La 43	La 79	La 74	La 75	La 41	La 70	La 76	Sp 33	Sp 33	Sp 32	Sp 32	Wa 57
Ba 54	-----	80 %	80 %	89 %	64 %	70 %	64 %	73 %	70 %	80 %	73 %	60 %	67 %	58 %	67 %	73 %	78 %	78 %	58 %	64 %
Ba 80	-----	80 %	70 %	64 %	70 %	64 %	73 %	70 %	80 %	90 %	78 %	67 %	58 %	67 %	90 %	78 %	78 %	58 %	80 %	80 %
Ba 81	-----	70 %	80 %	70 %	64 %	73 %	89 %	100 %	90 %	60 %	67 %	58 %	67 %	90 %	78 %	78 %	58 %	80 %	80 %	80 %
Ba 125	-----	55 %	78 %	70 %	80 %	60 %	70 %	64 %	50 %	58 %	50 %	58 %	64 %	67 %	67 %	64 %	67 %	64 %	55 %	55 %
Ba 126	-----	70 %	50 %	58 %	70 %	80 %	73 %	60 %	67 %	58 %	67 %	73 %	60 %	60 %	58 %	64 %	60 %	58 %	64 %	64 %
Ba 127	-----	55 %	64 %	60 %	70 %	64 %	50 %	58 %	50 %	58 %	64 %	67 %	67 %	64 %	67 %	64 %	67 %	64 %	55 %	55 %
Ba 53	-----	90 %	55 %	64 %	73 %	82 %	45 %	82 %	73 %	82 %	73 %	60 %	60 %	90 %	80 %	80 %	60 %	90 %	80 %	80 %
Ba 84	-----	64 %	73 %	82 %	55 %	75 %	67 %	75 %	67 %	75 %	67 %	75 %	67 %	75 %	67 %	75 %	67 %	75 %	67 %	73 %
La 43	-----	89 %	80 %	67 %	58 %	50 %	58 %	80 %	67 %	67 %	67 %	90 %	78 %	78 %	58 %	80 %	67 %	67 %	50 %	70 %
La 79	-----	90 %	60 %	67 %	58 %	67 %	90 %	78 %	78 %	58 %	80 %	67 %	78 %	78 %	58 %	80 %	67 %	67 %	50 %	70 %
La 74	-----	70 %	75 %	67 %	75 %	100 %	70 %	70 %	67 %	90 %	78 %	78 %	58 %	80 %	67 %	67 %	67 %	67 %	67 %	90 %
La 75	-----	50 %	42 %	50 %	70 %	56 %	56 %	42 %	60 %	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
La 41	-----	91 %	100 %	75 %	64 %	64 %	91 %	82 %	73 %	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
La 70	-----	67 %	55 %	55 %	55 %	55 %	55 %	55 %	55 %	55 %	55 %	55 %	55 %	55 %	55 %	55 %	55 %	55 %	55 %	55 %
La 76	-----	75 %	64 %	64 %	91 %	82 %	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Sp 33	-----	70 %	70 %	67 %	90 %	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Sp 33	-----	100 %	55 %	78 %	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Sp 32	-----	55 %	78 %	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Sp 32	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Wa 57	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----

Abb. 47: Artenidentität (Sørensen-Index) der Flächen mit *Ammophila arenaria*.

Der Vergleich zeigt eine recht große Ähnlichkeit der Flächen auf. Gelb hinterlegt sind die Werte > 80 %, blau gekennzeichnete Werte < 50 %. Hohe Übereinstimmungen von über 80 % finden sich beim Vergleich der Werte einer Insel, aber auch der Inseln untereinander. Bei den meisten Flächen liegt die Ähnlichkeit zwischen 60 bis 80 %. Einige nach unten abweichende Werte, in der Größenordnung von 42 und 45 % treten beim Vergleich der Fläche La 75 mit Flächen der anderen Inseln auf (Ba 53/La 75, La 70/La 75 und La 75/Sp 32). La 75 ist ein Weißdünen Standort von *Ammophila arenaria* und zeigt auch auf Langeoog selbst nur geringe Ähnlichkeit, mit der Fläche La 70, einem Graudünen Standort. Ba 53 und Sp 32 sind ebenfalls Graudünen Standorte von *Ammophila arenaria* und zeigen mit La 75 eine geringe Ähnlichkeit.

Vergleich der Nematodenproben (Anzahl der übereinstimmenden Arten aus den Top 12 bezogen auf die Gesamtzahl der in beiden Proben gefundenen Arten)

Probe-Nr.	Ba 85	Ba 52	Ba 121	Ba 51	Ba 51	Ba 82	Ba 83	La 46	La 77	La 45	La 78	La 73	La 71	Sp 31	Sp 59	Wa 55	Wa 56
Ba 85	-----	92 %	75 %	75 %	75 %	92 %	67 %	45 %	67 %	92 %	91 %	92 %	45 %	67 %	92 %	92 %	92 %
Ba 52	-----	83 %	83 %	83 %	100 %	75 %	42 %	75 %	100 %	83 %	100 %	42 %	75 %	100 %	100 %	100 %	100 %
Ba 121	-----	82 %	82 %	83 %	83 %	58 %	50 %	73 %	83 %	67 %	83 %	50 %	90 %	83 %	83 %	83 %	83 %
Ba 51	-----	82 %	83 %	58 %	50 %	73 %	83 %	82 %	83 %	36 %	90 %	83 %	83 %	83 %	83 %	83 %	83 %
Ba 51	-----	83 %	73 %	50 %	58 %	83 %	67 %	83 %	50 %	73 %	83 %	50 %	73 %	83 %	83 %	83 %	83 %
Ba 82	-----	75 %	42 %	75 %	100 %	83 %	100 %	42 %	75 %	100 %	100 %	42 %	75 %	100 %	100 %	100 %	100 %
Ba 83	-----	27 %	50 %	75 %	58 %	75 %	56 %	50 %	75 %	58 %	75 %	56 %	50 %	75 %	75 %	75 %	75 %
La 46	-----	56 %	42 %	50 %	42 %	43 %	56 %	42 %	42 %	42 %	42 %	43 %	56 %	42 %	42 %	42 %	42 %
La 77	-----	75 %	73 %	75 %	40 %	80 %	75 %	75 %	75 %	40 %	80 %	75 %	75 %	75 %	75 %	75 %	75 %
La 45	-----	83 %	100 %	42 %	75 %	100 %	100 %	42 %	75 %	100 %	100 %	42 %	75 %	100 %	100 %	100 %	100 %
La 78	-----	83 %	36 %	73 %	83 %	83 %	83 %	83 %	36 %	73 %	83 %	83 %	83 %	83 %	83 %	83 %	83 %
La 73	-----	42 %	75 %	100 %	100 %	100 %	100 %	42 %	75 %	100 %	100 %	42 %	75 %	100 %	100 %	100 %	100 %
La 71	-----	40 %	42 %	42 %	42 %	42 %	42 %	40 %	42 %	42 %	42 %	42 %	40 %	42 %	42 %	42 %	42 %
Sp 31	-----	75 %	75 %	75 %	75 %	75 %	75 %	75 %	75 %	75 %	75 %	75 %	75 %	75 %	75 %	75 %	75 %
Sp 59	-----	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %
Wa 55	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Wa 56	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----

Abb. 48: Artenidentität (Sørensen-Index) der Flächen mit *Hippophaë rhamnoides*.

Bei den untersuchten Flächen mit *Hippophaë rhamnoides* sind die Ähnlichkeiten der Flächen untereinander noch ausgeprägter. Fast 50 % der Flächen erreichen eine Ähnlichkeit von über 80 %, und nur bei einem Drittel liegt die Ähnlichkeit unter 50 %.

5.5.6 Die Verteilung trophischer Gruppen

5.5.6.1 Reale Abundanzen der Nematoden in den einzelnen trophischen Gruppen

Eine Auswertung der im Mai, Juni und Juli 1994 genommenen Proben lieferte folgende Ergebnisse (siehe Anhang, Abb. A 25): Die Weißdünen Standorte mit *Ammophila arenaria* auf Baltrum, Langeoog und Spiekeroog zeigten eine sehr ähnliche Verteilung der einzelnen trophischen Gruppen. Von Wangerooge liegt keine Untersuchung vor, da die Flächen aufgrund von Küstenschutzmaßnahmen nicht frei von Störungen waren.

Alle Proben weisen eine Abnahme der Individuendichte mit zunehmender Bodentiefe auf. Ebenfalls ganz deutlich für sämtliche Proben ist die auffällige Dominanz der bakteriovoren Nematoden sowohl in den A- als auch in den B-Proben. Die zweitstärkste Gruppe sind die Omnivoren, und in den A-Proben folgt darauf die Gruppe der Fungivoren vor den phytophagen Nematoden. In den B-Proben sind die phytophagen Nematoden häufiger und treten an dritter Position hinter den Bakteriovoren und Omnivoren auf. Die Fungivoren sind hier schwächer vertreten. Räuberische Nematoden sind sowohl in den A- als auch in den B-Proben selten.

Die Untersuchungen der Graudünen Standorte von *Ammophila arenaria* zeigen für die Flächen auf Langeoog und Spiekeroog ebenfalls eine Dominanz der Bakteriovoren in den A- und B- Proben. An zweiter Stelle treten in diesen Proben die Phytophagen hervor. An dritter Stelle folgen in den B-Proben die Omnivoren. In den oberen Bereichen des Substrates ist kein einheitlicher Trend auszumachen, da sowohl die fungivoren als auch die omnivoren Nematoden als drittstärkste Ernährungsgruppe vorkommen. Nur die räuberischen Formen spielen ebenso wie auf den Weißdünen Standorten von *Ammophila arenaria* eine untergeordnete Rolle. Der auf Wangerooge untersuchte Graudünen Strandhaferstandort (Wa 57) zeigt ein abweichendes Bild. In diesen Proben sind die Ernährungsgruppen in den A-Proben folgendermaßen verteilt: Phytophage > Omnivore > Bakteriovore und in den B-Proben: Omnivore > Bakteriovore > Phytophage. Die räuberischen Nematoden und die Hyphenfresser sind in diesen Proben nur mit ein bis zwei Individuen vertreten.

Analog zu den Strandhaferbeständen wurden Vegetationseinheiten unterschiedlichen Alters mit *Hippophaë rhamnoides* untersucht (siehe Anhang, Abb. A 26). Die Auswertung der Ergebnisse zeigt zunächst ebenfalls eine deutliche Abnahme der Individuendichte in den unteren Bodenbereichen und eine deutliche Dominanz der Bakteriovoren. Dies trifft auf die A- und B-Proben und auf die unterschiedlichen Altersstadien der Gebüsche zu. Vom jungen zum optimalen bis hin zum degenerierten Sanddorngebüsch dominieren bakteriovore gefolgt von omnivoren Arten die Nematodenzönose. An dritter Stelle rangieren entweder phytophage oder fungivore Arten – Räuber sind wie schon in den Flächen mit *Ammophila arenaria* zu sehen war – selten.

Im Dezember 1994 wurden auf Baltrum und Langeoog (siehe Anhang, Abb. A 27) nochmals Proben genommen, allerdings nur aus den oberen 40 cm. Für die Weißdünen Standorte von *Ammophila arenaria* stellen wieder die Bakteriovoren und danach die Omnivoren die Haupternährungstypen dar. Auf Baltrum folgen dann an dritter Stelle die räuberischen Nematoden, die bisher kaum vertreten waren. Den fungivoren und phytophagen Nematoden kommt eine untergeordnete Rolle zu. Die drei Standorte auf Langeoog weisen ebenfalls eine größere Individuenanzahl räuberischer Nematoden auf. Allerdings rangieren sie nicht so deutlich vor den fungivoren und phytophagen Nematoden wie in den Proben von Baltrum.



Abb. 49: Ausschnitt einer *Ammophila arenaria*-Wurzel mit Nematode.

In den Graudünen Standorten mit *Ammophila arenaria* dominieren auf beiden Inseln die Bakterienfresser, die Räuber sind selten. Auf Baltrum gilt die Abfolge: Bakteriovore > Omnivore > Fungivore > Phytophage > Räuber. Auf Langeoog stehen die Bakteriovoren ebenfalls deutlich an erster Stelle, die nachfolgenden Gruppen sind jedoch unterschiedlich. Die Räuber spielen hier wiederum eine untergeordnete Rolle.

Auf den Probeflächen mit *Hippophaë rhamnoides* dominieren – unabhängig vom Zustand der Vegetation – die Bakteriovoren. Auch hier ist in einigen Proben ein Anstieg bei den räuberischen Nematoden zu vermerken aber die Omnivoren stellen in der Regel die zweithäufigste Ernährungsgruppe. Phytophage oder Fungivore folgen an dritter Stelle. Die Dominanz der Bakteriovoren ist durchgängig in allen Proben zu finden.

Im nachfolgenden Untersuchungsjahr 1995 (siehe Anhang, Abb. A 27) zeigt sich für die Weißdünen Standorte von *Ammophila arenaria* erneut die Dominanz der Bakterienfresser. Die zweithäufigste Ernährungsgruppe stellen in zwei Drittel der Proben die Allesfresser dar. In den restlichen Proben stehen die Fungivoren oder die Phytophagen an zweiter Stelle. Die räuberischen Nematoden sind zahlreicher als in den Proben vom Sommer 1994, erreichen aber wieder keine hohen Individuendichten.

Für die Graudünen Standorte von *Ammophila arenaria* ergibt sich eine generell höhere Individuendichte als am Weißdünen Standort. Hier dominieren ebenfalls die Bakteriovoren und Omnivoren. Deutlich ist in allen untersuchten Proben die Abnahme der Bakteriovoren mit zunehmender Bodentiefe, d.h. die größte Abundanz ist in den oberen 10 cm des Substrates zu finden. Bei den Omnivoren, Fungivoren und Phytophagen ist keine solche Tendenz erkennbar und die räuberischen Nematoden sind in allen vier untersuchten Tiefen selten.

Die Proben aus den *Hippophaë rhamnoides*-Gebüschchen weisen ebenfalls keine deutlichen Tendenzen auf. Zwar liegt auch hier wieder der Schwerpunkt bei den Bakterio- und Omnivoren und deren jeweilige Wohndichte nimmt mit zunehmender Tiefe ab. Dabei sind die größten Wohndichten fast immer in den oberen 0 bis 10 cm des Substrates zu finden. Die Verteilung der anderen Fraßgruppen ist sehr heterogen, wobei die räuberischen Formen wieder nur selten vorkommen. Festzuhalten bleibt noch, daß bei den Fungivoren die höchste Wohndichte in den oberen 10 cm erreicht wird. Gelegentlich sind sie in einer Bodentiefe bis 20 cm noch etwas zahlreicher, treten aber in Tiefen > 20 cm nur noch sehr vereinzelt auf.

Am Beispiel von zwei Probeflächen auf Spiekeroog soll gezeigt werden, wie die Werte jahreszeitlich variieren können. Es wurden jeweils fünf Stichproben ausgewertet und die Mittelwerte dargestellt.

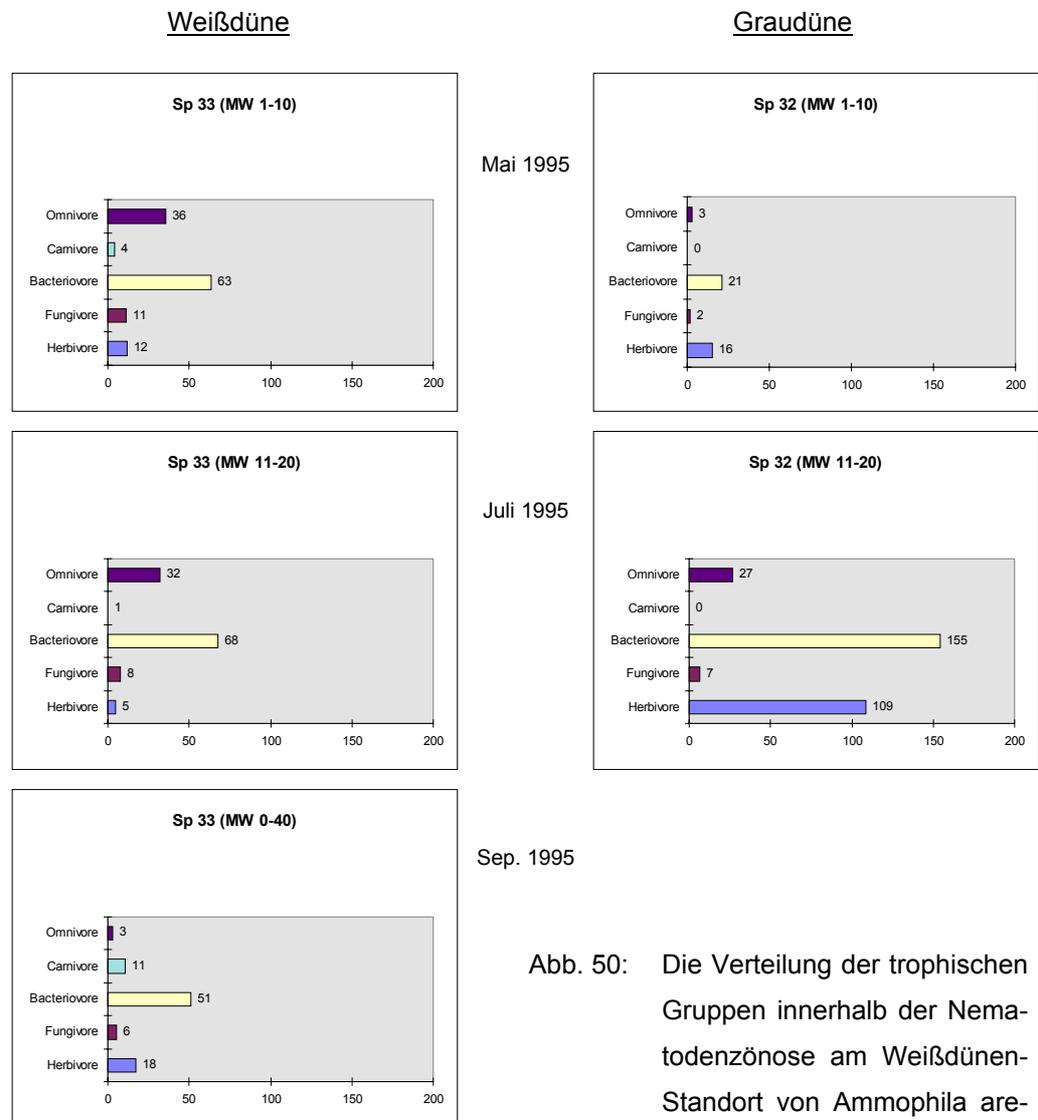


Abb. 50: Die Verteilung der trophischen Gruppen innerhalb der Nematodenzönose am Weißdünen-Standort von *Ammophila arenaria* (Sp 33) und am Graudünen-Standort von *Ammophila arenaria* (Sp 32) zu verschiedenen Jahreszeiten auf Spiekeroog.

Vergleicht man zunächst die Werte vom Mai miteinander, so zeigt sich, daß zwar auf beiden Flächen die Bakteriovoren dominieren, die Abundanz aber sehr unterschiedlich sind. Der Strandhaferbestand in der Weißdüne weist mit einer Individuendichte von insgesamt 126 Nematoden pro 100 ccm Substrat gegenüber dem Standort in der Graudüne mit 42 Individuen pro 100 ccm die dreifache Nematodenanzahl auf. Zwei Monate später, im Juli, liegen die gefundenen Werte am Weißdünen Standort von

Ammophila arenaria mit 114 Individuen in der gleichen Größenordnung wie im Mai. Am Graudünen Standort hingegen wurden jetzt 298 Individuen in 100 ccm Substrat gefunden, die Individuendichte hat sich somit auf das Siebenfache erhöht.

Die Verteilung auf die spezifischen Ernährungstypen zeigt am naturnahen Standort Sp 33 eine deutliche Dominanz der Bakteriovoren, an zweiter Stelle folgen die Omnivoren. Dieses Ergebnis zeigen sowohl die Proben vom Mai als auch die Proben vom Juli. Am Graudünen Standort ist auch die Dominanz der Bakteriovoren deutlich, jedoch liegen hier die Phytophagen an zweiter Stelle – sowohl in den Mai-, als auch in den Juli-Proben. Eine erneute Probenahme am Standort Sp 33 in der Weißdüne im September 1995 weist für diesen Standort wieder die Vorherrschaft der Bakteriovoren auf, zeigt aber nun einen Rückgang der Omnivoren auf. An zweiter Stelle rangieren stattdessen die Phytophagen, und auch bei den Räubern nimmt die Zahl zu.

5.5.6.2 Prozentuale Verteilung der Nematoden auf die trophischen Gruppen

Die prozentualen Anteile der Nematoden an den unterschiedlichen Ernährungsgruppen zeigt auf allen Inseln in den verschiedenen Vegetationseinheiten eine klare Dominanz der Bakteriovoren (siehe Anhang, Abb. 29).

Auf den Weißdünen und den Graudünen Standorten von *Ammophila arenaria* machen die Bakteriovoren mindestens 50 % der Nematodengemeinschaft aus. Als zweitstärkste Gruppe sind die Omnivoren mit zirka 20 % vertreten, und der Anteil der Fungivoren an der Gemeinschaft beträgt 10 % auf beiden Standorten. Der Anteil phytophager Nematoden beträgt in den Strandhafer Beständen der Weißdünen 6 % und in den Graudünen 20 %. Ihr Anteil verdreifacht sich demnach in den Graudünenbeständen von *Ammophila arenaria*. Neben den Phytophagen verändert sich der Anteil carnivorer Nematoden von 6 % am Weißdünen Standort auf 1 % am Graudünen Standort. Auf allen vier untersuchten Inseln ist demnach an den Standorten mit *Ammophila arenaria* der Anteil der Bakteriovoren, der Omnivoren und der Phytophagen ähnlich. Nur bei den phytophagen Nematoden ist eine deutliche Zunahme, bei den räuberischen eine deutliche Abnahme in Graudünen gegenüber den Weißdünen Beständen von *Ammophila arenaria* zu verzeichnen.

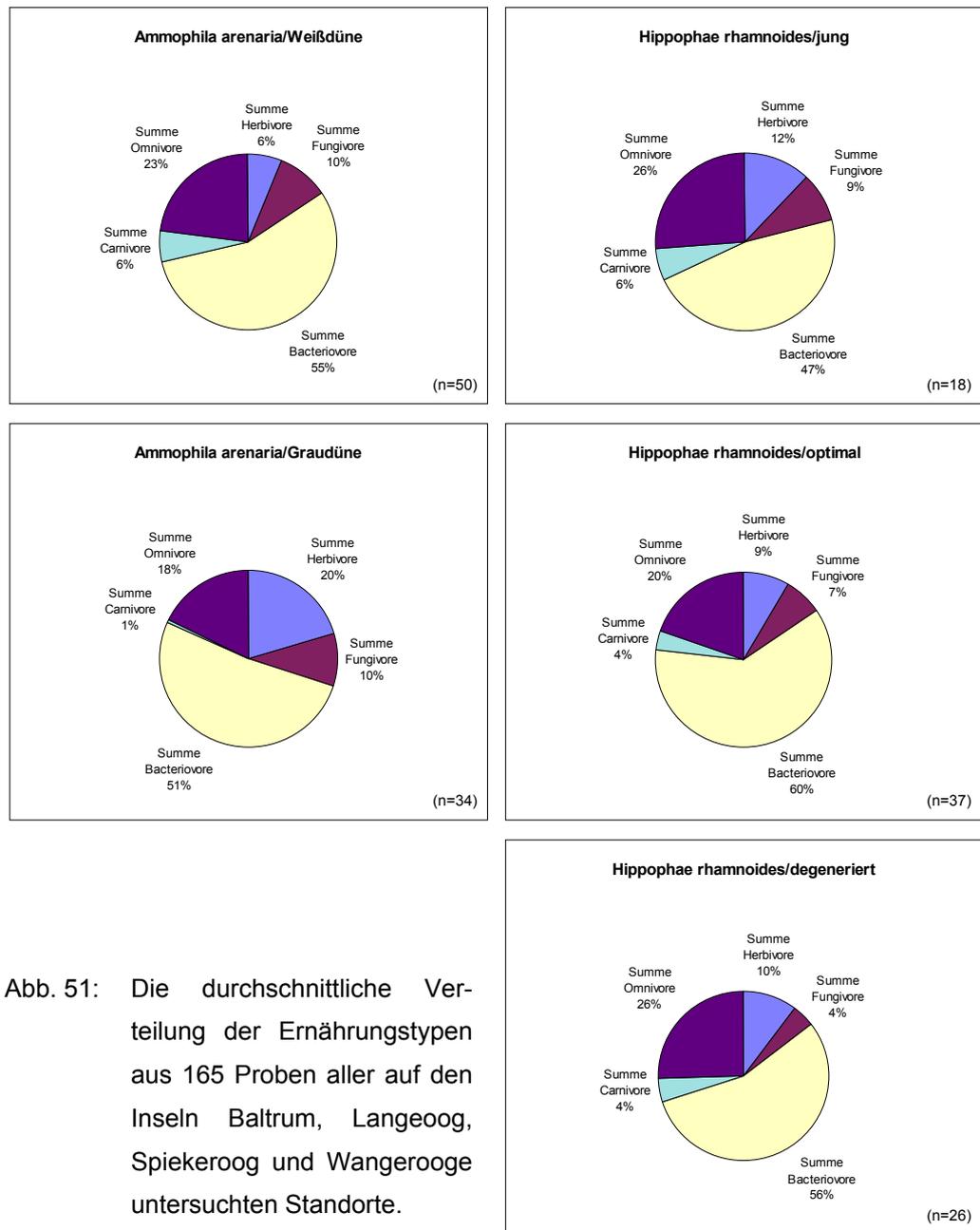


Abb. 51: Die durchschnittliche Verteilung der Ernährungstypen aus 165 Proben aller auf den Inseln Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge untersuchten Standorte.

Die untersuchten Hippophaë rhamnoides-Bestände unterschiedlichen Alters weisen ebenso einen Anteil von 47 bis 60 % Bakterienfresser auf. Die zweitstärkste Ernährungsgruppe sind auf diesen Flächen, ebenso wie bei Ammophila arenaria, die Allesfresser mit 20 bis 26 %. An dritter Stelle rangieren die phytophagen Nematoden, deren Anteil zwischen 9 bis 12 % ausmacht, und an vierter Stelle mit 4 bis 9 % folgen die fungivoren Nematoden. Die Gruppe der Räuber liegt mit 4 bis 6 % an letzter Stelle. Die Zusammensetzung der Nematodengemeinschaft ist in den Hippophaë rhamnoides-Beständen – gleich ob jung, optimal oder degenerierter Zustand – sehr ähnlich.

Keine der untersuchten trophischen Gruppen tritt in diesen Vegetationsbeständen mit deutlichem Schwerpunkt auf.

Vergleicht man alle durchgeführten Untersuchungen miteinander, so tritt die Dominanz der Bakteriovoren deutlich hervor. Ebenso ist das Auftreten der räuberischen Nematoden in den untersuchten Vegetationsbeständen recht gering, wobei auffällt, daß die Carnivoren ihre geringste Dominanz im sekundären *Ammophila arenaria*-Bestand aufweisen. Auf allen Flächen machen die bakteriovoren und omnivoren Nematoden zusammen 70 bis 80 % des Bestandes aus. Zusammenfassend ergibt sich aus allen Untersuchungen folgende Rangfolge bei den Ernährungsgruppen:

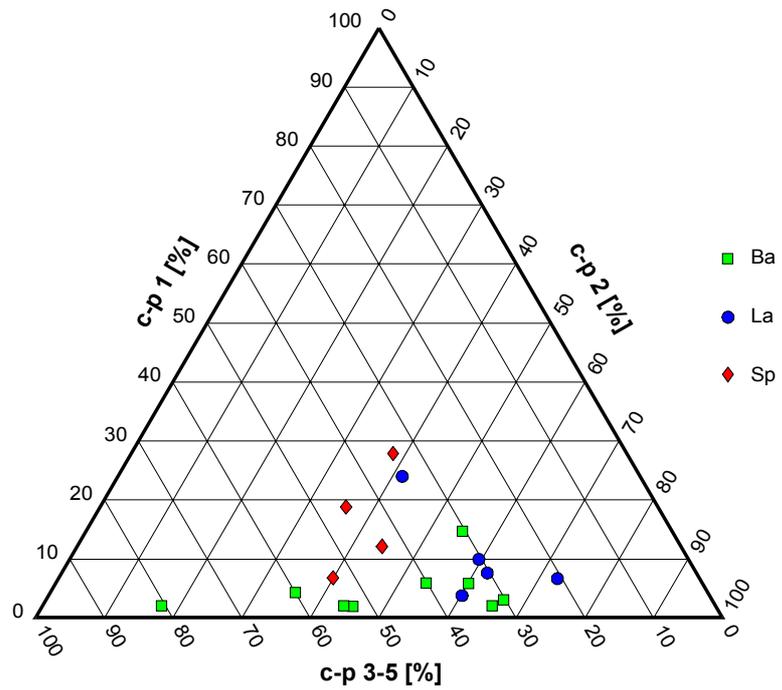
Bakteriovore > Omnivore > Phytophage > Fungivore > Carnivore

5.5.7 Maturity-Index und Verteilung von "colonizer"- und "persister"-Gruppen

Der "Maturity-Index" wurde anhand der c-p-Gruppen von BONGERS (1990) berechnet (siehe Kap.4.3.4). Für jede untersuchte Probestfläche wurde sowohl der "maturity"-Index (MI) als auch der "plant parasitic"-Index (PPI) ermittelt. Da eine Aufreihung der Indices nicht sehr übersichtlich und wenig anschaulich ist, erfolgte eine Darstellung in c-p-Diagrammen nach den Vorschlägen von DE GOEDE (1993). Mit Hilfe dieser Dreiecke ist es möglich relative Veränderungen in der Zusammensetzung der Nematodenfauna aufzuzeigen und die Richtung der Strukturveränderung sichtbar zu machen. Dabei können die c-p-Verhältnisse mehrerer Proben gleichzeitig verglichen werden. An den drei Seiten werden die Nematodenzönosen anhand der c-p-Werte in Gruppe 1, Gruppe 2 und Gruppe 3 bis 5 zusammengefaßt dargestellt.

Für die Vegetation mit *Ammophila arenaria* wurde je ein Diagramm für den Weißdünen- und Graudünen-Standort dargestellt. Die Bestände mit *Hippophaë rhamnoides* wurden in einem Diagramm zusammengefaßt.

A *Ammophila arenaria*, Weißdünen-Standort



B *Ammophila arenaria*, Graudünen-Standort

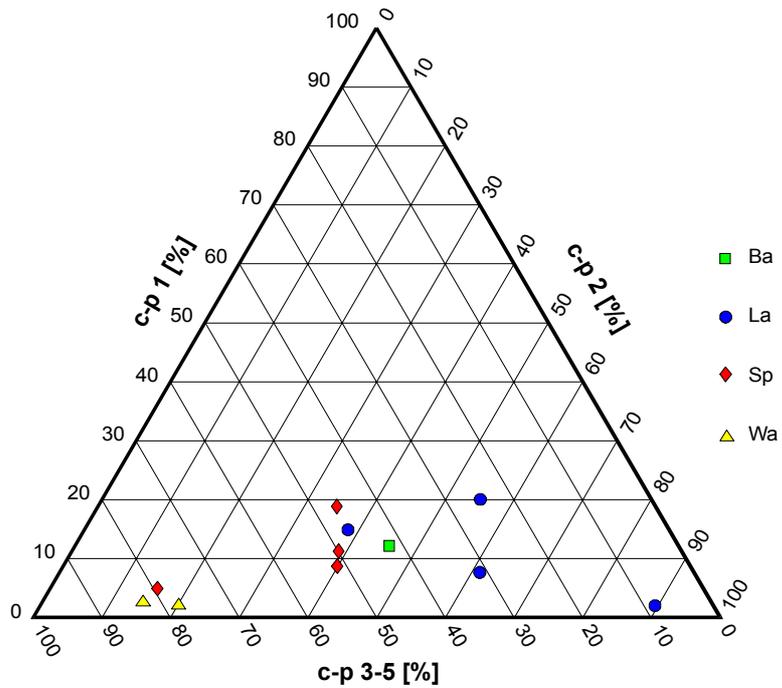


Abb. 52: A + B: c-p-Gruppen Dreiecke nach DE GOEDE (1990) für die Probeflächen mit *Ammophila arenaria*.

Die Weißdünen Standorte von *Ammophila arenaria* (Abb. 52 A) zeigen für die Proben der Insel Baltrum einen sehr geringen Anteil der c-p-Gruppe 1, der in der Regel unter 10 % bleibt. In der c-p-Gruppe 2 liegt die Streuung zwischen 36 bis 66 %. Die mächtigste Gruppe und zugleich die weiteste Streuung zeigt die zusammengefaßte c-p-Gruppe 3 - 5 mit einem Anteil von 31 bis 79 %. Die Werte für Langeoog liegen – mit Ausnahme einer Probe (La 79 A) – sehr viel enger zusammen. Aber auch hier spielt die c-p- Gruppe 1 nur eine untergeordnete Rolle. In den Langeooger Proben tritt die c-p- Gruppe 2 mit 42 bis 72 % deutlich hervor. Für die Proben von Spiekeroog liegt der Anteil der c-p-Gruppe 1 mit Werten von 7 bis 28 % etwas höher als auf den anderen Inseln, aber auch in diesen Proben liegt der Schwerpunkt nicht bei den extremen r-Strategen. Allerdings sind die Werte der c-p 2 mit 36 bis 44 % und die Werte der c-p 3 - 5 mit 34 bis 53 % sehr ausgeglichen. Für Wangerooge liegen keine Vergleichswerte vor, da in Abbildung 52 A ausschließlich ungestörte Standorte verglichen werden.

Vergleicht man jetzt die Werte für die Graudünen Standorte mit *Ammophila arenaria* (Abbildung 52 B), so zeigen sich keine auffälligen Unterschiede. Die Mehrzahl der Proben liegt in einem Bereich, wo die Werte für die Gruppen c-p 1 eine untergeordnete Rolle spielen und die Werte der Gruppen c-p 2 und c-p 3 - 5 sich die Waage halten. Einzige Ausnahme bildet Probe La 70 A, die mit einem Anteil von 89 % in der Gruppe c-p 2 und entsprechend niedrigen Anteilen bei c-p 1 und c-p 3 -5 aus dem Rahmen fällt.

Die Wangerooger Proben und eine Probe auf Spiekeroog (Sp 32 B) zeigen eine abweichende Zusammensetzung der Nematodenzönose. Bei diesen Proben ist der Schwerpunkt der Gruppe c-p 3 - 5 mit Werten zwischen 78 und 83 % für Wangerooge und mit 79 % für Spiekeroog deutlich verschoben. Damit einhergehend sinken die Anteile der Gruppe c-p 2 etwa um die Hälfte und die der Gruppe c-p 1 auf 2 bis maximal 5 %. Bei diesen Proben zeichnen sich deutliche Unterschiede in der Nematodenzönose gegenüber den anderen Proben ab.

Trägt man die c-p Gruppen nicht getrennt nach den Standorten auf, sondern stellt die Werte für die Weißdünen und Graudünen Bestände von *Ammophila arenaria* der jeweiligen Insel in einem Diagramm dar, so sind keine auffälligen Unterschiede innerhalb der Zönosen zu beobachten.

Hippophae rhamnoides

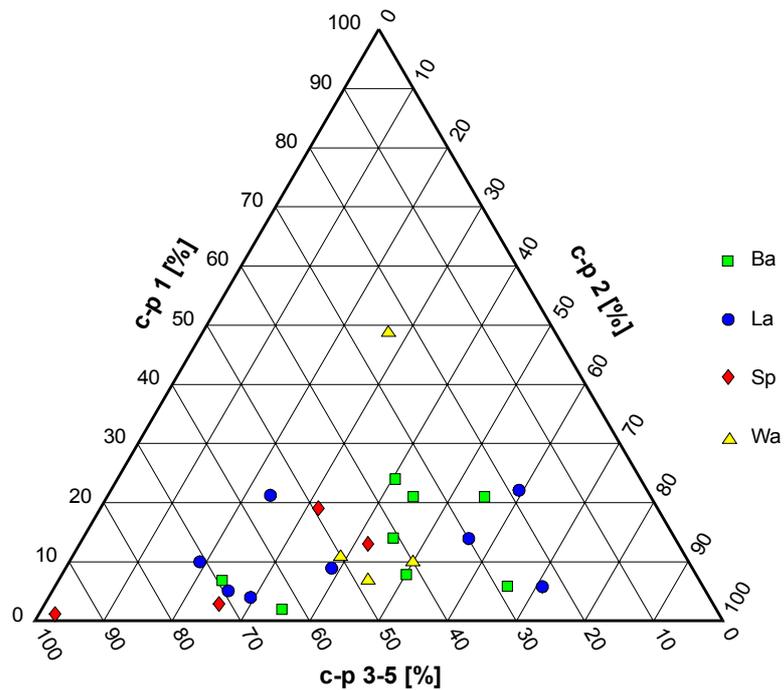


Abb. 53: c-p-Gruppen Dreieck nach DE GOEDE (1990) für die untersuchten Stadien mit Hippophaë rhamnoides.

In diesem c-p-Gruppen Dreieck (Abb. 53) sind die untersuchten Stadien mit Hippophaë rhamnoides – initial-jung, optimal, degeneriert und tot – zusammengefaßt. Ähnlich wie bei den Ammophila arenaria Standorten kommt der Gruppe c-p 1 eine untergeordnete Stellung zu und der Schwerpunkt der Zönose liegt bei den Gruppen c-p 2 und c-p 3 - 5. Eine Unterscheidung der unterschiedlichen Altersstadien anhand der Zusammensetzung ihrer jeweiligen Nematodenzönose ist nicht zu erkennen.

Vergleicht man die zugehörigen maturity (MI) und plant parasitic (PPI) Indices der Proben miteinander (Tabelle 22), so ergibt sich das gleiche Bild:

Tab. 22: Maturity Index (MI) und plant parasitic Index (PPI) der in den c-p Dreiecken dargestellten Proben.

Vegetation Zustand		Ammophila arenaria		Hippophae rhamnoides		
		Weißdüne	Graudüne	initial-jung	optimal	degeneriert
MI	Probentiefe					
	0-40 cm	2,5	2,5	2,7	2,6	2,7
	40-100 cm	2,8	2,7	2,7	2,7	2,8
PPI	0-40 cm	3,0	3,0	3,0	3,0	3,1
	40-100 cm	3,1	3,1	3,0	3,0	3,2

6 Diskussion der Ergebnisse

6.1 Die untersuchten Vegetationseinheiten

6.1.1 Ammophiletea arenariae BRAUN-BLANQUET & TÜXEN 1943 Elymo-Ammophiletum arenariae BR.-BLANQUET et DE LEEUW 1936

Es liegt ein deutlicher Unterschied zwischen den Weißdünen und Graudünen Standorten von *Ammophila arenaria* vor. In den Weißdünen sorgen Windschliff, ständige Substratverlagerung und extreme Standortbedingungen für artenarme Bestände, die hauptsächlich aus *Ammophila arenaria* oder, im Falle von Anpflanzungen, aus *Ammocalamagrostis baltica* aufgebaut sind. Die charakteristischen, von *Ammophila arenaria* dominierten Weißdünenbestände werden in der Regel in das *Elymo-Ammophiletum typicum* und das *Elymo-Ammophiletum festucetosum* unterteilt (TÜXEN 1937, PASSARGE 1964, WESTHOFF & DEN HELD 1969, DIERSSEN et al. 1988, POTT 1992, RIECK 1992, FROMKE 1996). Vom *Elymo-Ammophiletum festucetosum* läßt sich eine Variante mit *Hippophaë rhamnoides*-Jungwuchs abtrennen (HOBOHM 1991, RIECK 1992). Diese wird hier aber nicht berücksichtigt, da sie in der vorliegenden Arbeit an den Beginn der Gebüschgesellschaften mit *Hippophaë rhamnoides* gestellt wird (siehe Kap. 5.1.2, Tab. 6).

Die als Graudünen-Standorte von *Ammophila arenaria* bezeichneten Vorkommen des Strandhafers liegen im rückwärtigen, älteren Dünengebiet. Hierbei handelt es sich um Bereiche, in denen die *Koelerio-Corynephoretea* und auch *Empetrum*- und *Calluna*-Heiden vorherrschen, und in denen *Ammophila arenaria* erneut auftritt. *Ammophila arenaria* kann in diesen Bereichen wieder aufkommen, wenn sich die festgelegten Dünen durch Parabolisierung äolisch wieder verjüngen. In den entstandenen Windmulden kann der Strandhafer wieder aufwachsen, da er durch seine physiologischen Eigenschaften mit den Arten festgelegter Dünen trotz des geringen Nährstoffangebotes konkurrieren kann.

Eine differenzierte pflanzensoziologische Betrachtung dieser Bestände soll hier nicht erfolgen, da genügend Vergleichsuntersuchungen von den Ostfriesischen Inseln vorliegen (HOBOHM 1991, RIECK 1992, LÖWE 1993, MEYER-TEKELI 1993, PETERSEN 1993, WILLKOMM 1993, PETERS 1995).

6.1.2 Vegetationseinheiten mit *Hippophaë rhamnoides*

Nach Forschungen von BUCHENAU (1881) wird der Sanddorn erstmals in einer amtlichen Beschreibung des Amtes Greetsyhl von 1743 erwähnt, wonach er zu diesem Zeitpunkt massenhaft am Ostende von Borkum gefunden wurde (ARENDS 1910). TANNEN (1786) beschreibt erste Vorkommen auf Borkum und Juist und eine Ausbreitung von diesen Inseln gen Osten. Nach ARENDS (1910) taucht *Hippophaë rhamnoides* erstmalig 1856 auf Norderney auf. Für 1873 wird die Art noch als selten für Baltrum beschrieben, aber ab 1895 auch dort häufig gefunden. Etwa ab 1900 wurden Funde auf Langeoog und Spiekeroog gemacht, und als letzte Insel wurde 1904 Wangerooge erreicht.

Für die Ausbreitung der Art zwischen den Inseln macht LEEGE (1905) Krähen und Drosselarten verantwortlich. Focke fand 1904 erste Exemplare des Sanddorns auf Wangerooge, aber in der Arbeit von KLEMENT (1953) wird ihm kaum eine Bedeutung für das Inselbild eingeräumt, wo hingegen er heute zu den prägenden Formationen auf Wangerooge gehört.

An den Küstenstandorten auf den Britischen Inseln bildet *Hippophaë rhamnoides*, besonders in Dünentälern, Dominanzbestände und erscheint im Zuge der Sukzession in älteren Stadien mit *Ammophila arenaria* bzw. in solchen, die schon als *Festuca rubra* Phase bezeichnet werden. An der Westküste in Freshfield, Lancashire erscheint in den gleichen Entwicklungsstadien *Salix repens* und erstaunlicherweise kann *Hippophaë rhamnoides* hier erfolgreich mit dieser Art konkurrieren. PEARSON & ROGERS (1962) unterteilen die Gesellschaften, in denen der Sanddorn eine Rolle spielt, in zwei Typen: in solche, in denen *Hippophaë rhamnoides* sich etabliert hat und geschlossene Bestände ausbildet und in Bestände, in die der Sanddorn gerade einwandert.

Beim letztgenannten Typ dominieren Arten, die vor dem Auftreten von *Hippophaë rhamnoides* schon vorhanden waren. Es sind dies charakteristische Arten der offenen Standorte wie z.B. *Ammophila arenaria* und *Festuca rubra*. In Beständen mit geschlossenem *Hippophaë rhamnoides*-Laubdach findet man Vertreter sowohl der offenen Standorte als auch des Gebüschwaldes. Das auffällig häufige Vorkommen von *Urtica dioica* in allen Beständen wird auf das erhöhte Stickstoffangebot zurückgeführt.

Für Belgien beschreibt MEITZER (1941) eine Assoziation mit *Ligustrum vulgare*, die jedoch in Großbritannien und auf den Ostfriesischen Inseln keine Rolle spielt. Auf

Ameland wird eine expositionsgebundene Pionier-Strauchgesellschaft, das *Salici arenariae-Hippophaetum rhamnoidis*, auf noch nicht entkalkten Tertiärdünen von BRAUN-BLANQUET et DE LEEUW (1936) beschrieben. Dagegen gibt es auf den Ostfriesischen Inseln eine klare räumliche Trennung von *Salix repens* ssp. *arenaria* und *Hippophaë rhamnoides*.

Auf Terschelling weisen die untersuchten Bestände laut WESTHOFF (1947) keine homogene floristische Struktur auf; es gibt aber Hinweise auf die Vergesellschaftung mit Arten des *Tortulo-Phleetum arenariae*. Den Versuch von BRAUN-BLANQUET et DE LEEUW (1936) den Sanddorn als eigene Assoziation zu fassen, bezeichnet WESTHOFF (1947) als unzulässig. Für ihn ist *Hippophaë rhamnoides* ein "Ubiquist der Hygroserie" und BOERBOOM (1960) bezeichnet die Bestände für den Waddendistrikt als *Hippophaë rhamnoides*-Konsoziation. Diese unterteilt er in drei Varianten: das *Elymo-Ammophiletum arenarii*, das *Tortulo-Phleetum arenarii* und das *Hippophao-Sambucetum*, deren Artenspektren eine deutliche Anlehnung zur Kontaktvegetation aufweisen.

In den kalkreichen Dünen des renodunalen Florendistriktes entwickelt sich das *Elymo-Ammophiletum festucetosum* in der Regel zu einem dichten und hohen Sanddorngebüsch – dem *Hippophao-Sambucetum* – und anschließend zum *Hippophao-Ligustretum*. In den kalkarmen Dünen der Westfriesischen Insel fehlt diese Assoziation (WESTHOFF 1991). *Hippophaë rhamnoides* siedelt sich zwar auch im *Elymo-Ammophiletum festucetosum* an, die Bestände bleiben aber niedrigwüchsig und lückig, und es treten keine weiteren Phanerophyten darin auf. *Hippophaë rhamnoides* stirbt meist rasch wieder ab, wobei die Ursachen dafür sehr komplex und noch nicht eindeutig geklärt sind. Man nimmt an, daß ein kompliziertes Wirkungsgefüge aus Kalkgehalt des Substrates, pH-Wert, Störungen der Actinorhiza und der Einfluß phytophager Nematoden daran beteiligt ist (OREMUS & OTTEN 1981, OREMUS 1982, WESTHOFF 1991, POTT 1992).

Auf den Westfriesischen Inseln kann *Polypodium vulgare* in die Gebüsche eindringen und so in der Sukzession zu den *Empetrum*-Heiden überleiten. In der Arbeit von 1969 unterstreichen WESTHOFF et DEN HELD den "calci- und nitrophilen" Charakter des *Hippophao-Sambucetum*.

Mit Ausnahme der Schwierigkeit, die verschiedenen Altersstadien einzuordnen, stimmt das Aufnahmемaterial mit den Sanddorn-Gebüschchen der Erstbeschreibung des *Hippophao-Sambucetum nigrae* von BOERBOOM (1960) recht gut überein. Von PREISING et al. (1984) werden die unterschiedlichen Altersstadien in den Rang einer

Subassoziation gestellt und auch FROMKE (1996) schließt sich für Ihre Untersuchungen auf Baltrum und Langeoog diesem Beispiel an. Ausführliche Arbeiten über die Soziologie der Sanddorngebüsche auf den Ostfriesischen Inseln liegen – für Juist, Baltrum und Spiekeroog von JANOWSKY (1996) und für Baltrum und Langeoog von FROMKE (1996) – vor.

6.2 Die Vitalität von untersuchten Vegetationsbeständen mit *Ammophila arenaria* und *Hippophaë rhamnoides*

6.2.1 Die Vitalität von *Ammophila arenaria*-Beständen

Einem Individuum wird eine hohe Vitalität zugeschrieben, wenn Wuchshöhe, Blattfläche, Biomasse und Chlorophyllkonzentration hoch sind. Eine Pflanzengesellschaft gilt als gesund, wenn der Deckungsgrad und die Biomasse hoch sind (DISRAELI 1984).

Bei *Ammophila arenaria* wurden zur Beurteilung der Vitalität die Einzelindividuen bewertet. Zunächst wurde die Wuchshöhe und der Umfang der Pflanzen sowie die Anzahl der intakten Blätter ermittelt. Die Messung des Umfangs erwies sich als schwierig, da *Ammophila arenaria* ein Horstgras ist und so nach einer Übersandung die einzelnen Individuen nicht eindeutig auszumachen sind. Ebenso wurde die Auszählung der Blätter aus dem gleichen Grunde wieder verworfen (siehe Bsp. Kap. 5.2.1, Abb. 15). Das Vermessen der Wuchshöhe wurde in allen Flächen durchgeführt, wobei hier jeweils die maximale Höhe von der Substratoberfläche bis zur Spitze des längsten Blattes gemessen wurde (siehe Kapitel 3.2.3).

Da die äolische Substratverlagerung in den Flächen unterschiedlich stark ist und somit frisch übersandete Flächen mit vitalen Pflanzen, die fast völlig verschüttet sind, mit einer scheinbar viel zu kurzen Blattlänge in die Messungen eingehen, sind die Werte der Wuchshöhe von *Ammophila arenaria* schwer vergleichbar. Legt man die entsprechenden Individuen frei und mißt anschließend die Blätter oder die maximale Länge der Pflanze, so muß man diesen Vorgang in allen Flächen gleichermaßen durchführen, um untereinander vergleichbare Werte zu erhalten. Der Vorteil dabei ist, daß man auf diese Weise einen Eindruck von der Alterszusammensetzung des Bestandes bekommt, und bei genauer Skizzierung und Überprüfung des Rhizomverlaufes eine Zuordnung von Mutterpflanzen und Jungpflanzen vornehmen kann (LAING 1958, ELDRED 1980, KRAJNYK & MAUN 1980).

Die Literaturangaben zur Wuchshöhe des Strandhafers variieren sehr stark. So wird in der Britischen Flora von HUISKES (1979) für *Ammophila arenaria* (L.) eine Blattbreite von 6 mm, eine durchschnittliche Blattlänge von bis zu 60 cm und als maximale Wuchshöhe 120 cm angegeben. VAN DER PUTTEN (1989) hat in einem Experiment (Töpfe im Gewächshaus) mit Sand von den natürlichen Standorten für die bewegliche Düne eine Wuchshöhe von 59,8 (+/- 16,6) cm und für die festgelegte Düne von 24,8 (+/- 7,5) cm ermittelt. Im Vergleich dazu beträgt der Mittelwert für die Wuchshöhe von *Ammophila arenaria* auf Spiekeroog am Weißdünen-Standort 60,8 cm und am Graudünen-Standort 45,4 cm (siehe Kap. 5.2.1, Abb. 15). Für den Vergleich zwischen Weiß- und Graudünen-Standort mit *Ammophila arenaria* auf einer Insel, d. h. im gleichen Substrat und unter gleichen standörtlichen Bedingungen, kann die Wuchshöhe als Kriterium zur Unterscheidung herangezogen werden. Ein Vergleich unterschiedlicher Standorte ist aber nicht zulässig. Nach Angaben von ELDRED & MAUN (1981, Untersuchungsgebiet zwischen Ausable River und Lake Huron, Southwestern Ontario) hat die Sandzufuhr den größten Einfluß auf das Wachstum, Umweltfaktoren und Sproßdichte sind sekundär.

Die Untersuchung der Ähren ergab als durchschnittliche Ährenlänge für *Ammophila arenaria* in den Weißdünen 18,2 cm, wobei die gemessenen Werte zwischen 15 und 20 cm variieren. Für die Graudünen-Standorte beträgt der Durchschnittswert 15,3 cm bei einem gefundenen Meßbereich von 10 bis 15 cm (siehe Kap. 5.2.1, Tab. 4). Es gibt also zwei deutlich getrennte Gruppierungen und man kann annehmen, daß die Ährenlänge eine kritische Meßgröße zur Unterscheidung von Weißdünen- und Graudünen-Standorten darstellt. Betrachtet man aber die Verteilung der unterschiedlich langen Ähren, so ergibt sich zwar eindeutig eine Gruppierung für den einzelnen Standort, als einziges Kriterium jedoch reicht die Ermittlung der Ährenlänge zur Standortdifferenzierung nicht aus. Deutlich ist, daß die Ährenlänge ein besseres Kriterium darstellt als die Wachstumshöhe der Individuen. Voraussetzung ist aber eine zeitgleiche Probenahme, damit die Ähren vergleichbar sind. HUISKES (1979) gibt eine durchschnittliche Länge der Ähren bei *Ammophila* von 7 - 15 cm an. Aus seinen Untersuchungen geht ebenso hervor, daß es einen signifikanten Rückgang der Anzahl von Samen pro Ähre in fixierten Dünen gibt. Nach Untersuchungen von GREIG-SMITH (1961, Newborough Warren) erfolgt die maximale Infloreszenzproduktion in einem früheren Stadium der Sukzession als die maximale Sproßproduktion.

Für die Anzahl der Karyopsen pro Ähre und Standort liegt die Schwankungsbreite auf den Ostfriesischen Inseln (Kap. 5.2.1, Tab. 5) in den Weißdünen zwischen minimal 14 und maximal 348 Karyopsen pro Ähre. In den Graudünen sind es deutlich weniger, nämlich zwischen 3 bis 120 Karyopsen pro Ähre. Es wird deutlich, daß bei der Anzahl

der Karyopsen pro Ähre ein deutlicher Unterschied zwischen den Standorten auszumachen ist. Bei der Karyopsenlänge ist keine Unterscheidung von Weißdünen- und Graudünen-Standort möglich. Die Karyopsenlänge bewegt sich für beide Standorte zwischen 2 bis 4 mm, wobei in den Weißdünen Längen zwischen 2 bis 4,5 mm, und in den Graudünen von 2 bis 4 mm auftreten. Es wird zwar am Graudünen-Standort die Karyopsenlänge von 4 mm nicht überschritten, jedoch liegt für alle untersuchten Standorte die größte Anzahl aller gefundenen Karyopsenlängen zwischen 2 bis 4 mm. Die Karyopsenlänge ist somit kein geeignetes Maß, um Weißdünen- und Graudünen-Standorte zu unterscheiden.

Die Untersuchungsflächen Sp 131 und Wa 137 zeigen deutliche Abweichungen von den Ergebnissen der anderen Flächen (siehe Kap. 5.2.1, Abb. 17 + 18 und Tab. 6). Sowohl in Sp 131 als auch in der Fläche Wa 137 treten, neben *Ammophila arenaria* als dominierender Art, *Cakile maritima*, *Agropyron junceum* und *Ammocalamagrostis baltica* auf. Die genannten Spülsaumarten haben ihren Wurzelhorizont sehr viel näher an der Substratoberfläche, so daß ihr Einfluß nicht so stark zu bewerten ist. *Agropyron junceum* und *Ammocalamagrostis baltica* treten hier zwar mit maximal 5 % Deckung auf, aber ihr Wurzelhorizont befindet sich im gleichen Bereich wie der von *Ammophila arenaria*. So scheint die Konkurrenz um Nährstoffe und Wasser auszureichen, um beim Strandhafer die Karyopsenproduktion zu beeinflussen.

6.2.2 Vitalität und Alter von *Hippophaë rhamnoides*

Die Einstufung der Vitalität erfolgte bei *Hippophaë rhamnoides* nach einer – nach optischen Gesichtspunkten festgelegten – Skala von eins bis fünf. Da über das Alter von *Hippophaë rhamnoides* zumeist keine Angaben vorliegen, wurden die Stammdurchmesser einiger Bestände festgehalten. Da sich ein *Hippophaë rhamnoides*-Gebüsch aber stets aus Individuen unterschiedlichen Alters zusammensetzt, wurde für die ausgewählten Untersuchungsflächen der Mittelwert als etwaige Altersstufe eingesetzt.

Bei der Beschreibung von Vegetation wird in der Regel eine Projektion der Pflanzendecke auf die Fläche wiedergegeben. In solchen Bestandsaufnahmen wird über den Entwicklungszustand und die Vitalität des Bestandes und seiner Individuen meist keine Angabe gemacht. Oft wird nur bei Abweichungen vom Normalzustand ein Vermerk aufgenommen. Was aber wird als "Normalzustand" definiert und zugrunde gelegt?

Bei Bäumen werden z.B. Schätzungen der Beblätterung oder Benadelung mit einem vorher festgelegten Normalzustand verglichen. Aber selbst gesunde und nicht zu alte Baumkronen können auf verschiedenen Standorten unterschiedlich dicht beblättert sein (ELLENBERG 1996).

Sind Blattschädigungen vorhanden, so nimmt man eine eingeschränkte Photosyntheseleistung, absinkende Vitalität und eine verringerte Wuchsleistung an. Man versucht deshalb mit Hilfe von Blattflächen-Indices oder LAI (Leaf-Area-Index) ein Maß für Waldzustandsberichte zu bekommen; werden keine quantitativen Angaben über die Zuwachsleistungen damit verknüpft, ist der LAI nicht sehr aussagekräftig. Es wäre demnach sinnvoll, eine Kombination dieser Analysen, gekoppelt mit Biomassebestimmungen durchzuführen.

6.3 Mykorrhiza

6.3.1 Mykorrhizastatus bei verschiedenen Pflanzen der Dünenentstehung

Das Ergebnis für *Honkenya peploides*, als nonmykotrophe Art stimmt mit den Untersuchungsergebnissen anderer Autoren überein (HARLEY & HARLEY 1987). In ihren Untersuchungen der Flora Großbritanniens von 1990 geben HARLEY & HARLEY auch *Cakile maritima* als nicht mykorrhizierbar an, wohingegen LOGAN et al. (1989) in Australien eine starke Mykorrhizierung der Art feststellten. Von SMITH & DOUGLAS (1987) werden die Familien Juncaceae, Cyperaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae und Brassicaceae als selten oder kaum mykorrhiziert eingeordnet. Es ist somit anzunehmen, daß einzelne Arten, in diesem Falle *Cakile maritima*, in Großbritannien und in Australien standortgebundene genetische Unterschiede aufweisen und diese Variabilität die Mykotrophie beeinflussen kann (JOHN & COLEMAN 1983). Bei *Agropyron junceum* tritt auch weit entfernt vom Hauptdünenbereich an isolierten Standorten eine Mykorrhizierung auf (Nicolson 1960). Für andere Arten, wie z.B. *Festuca rubra*, ist generell eine hohe Infektionsrate anzunehmen (READ 1989). Welche Mykorrhizierungsrate konkret bei *Festuca rubra* gefunden wurde, geht aus den Untersuchungen jedoch nicht hervor, da für alle Arten – *Senecio jacobea*, *Eryngium maritimum*, *Festuca rubra* und *Viola tricolor* ssp. *curtisii* – ein gemeinsamer Level zwischen 10 - 90 % angegeben wird. Bei *Festuca rubra* wurde eine geringere Verpilzung festgestellt, wenn die Pflanzen in einem dichten Rasen aus *Ammophila arenaria* auftreten. FRANCIS & READ (1984) sehen in *Festuca rubra* eine Inokulumressource für die Arten der festgelegten Dünen. Durch radioaktiv markierten Kohlenstoff ließ sich ein Assimilattransport von *Festuca rubra* zu anderen mykorrhizierten

Arten nachweisen. Es profitieren nachgewiesenermaßen nur Arten, die über das Mycelnetzwerk miteinander verknüpft sind, und so einen eigenen Mikrokosmos darstellen.

Von *Calamagrostis epigejos* wurden in der vorliegenden Arbeit keine Wurzelproben genommen, aber in den Arbeiten von NICOLSON & JOHNSTON 1979, KOSKE & HALVORSON 1981, FORSTER & NICOLSON 1981, GIOVANNETTI & NICOLSON 1983, ERNST et al. 1984, wird die Art als stark mykorrhiziert angegeben. So ist es auch nicht weiter verwunderlich, daß, bei einem stark mykotrophen Elternteil, *Ammocalamagrostis baltica* immer mit mindestens 25 % Mykorrhizierung gefunden wurde. Von *Corynephorus canescens* liegen keine Literaturangaben zum Mykorrhizierungsgrad vor. Zwar wurde die Art von MARSHALL (1965) als Modellpflanze für das "Ammophila-Problem" untersucht, jedoch nur in Bezug auf das Wurzelwachstum bei Übersandung und den Zerfall der Wurzelrinde bei der Wurzelalterung. WILLIS (1989) greift bei seinen Untersuchungen von Dünen als biologische Systeme auf dieses Modell zurück und schließt sich der These von MARSHALL (1965) an, daß alternde Wurzelsysteme – älter als zwölf bis vierzehn Monate – die Pflanzen nicht ausreichend versorgen können und somit eine ständige Neubildung von Wurzeln überlebensnotwendig für die Art ist.

6.3.2 Die Mykorrhizierung bei *Ammophila arenaria*

Vergleichbare Untersuchungen zum Mykorrhizierungsgrad bei *Ammophila arenaria* wurden von verschiedenen Autoren vorgenommen. In den Sanddünen Englands von Gibraltar Point, Southport und St. Cyrus hat z.B. NICOLSON (1960b) Untersuchungen zum Mykorrhizastatus von Gramineen durchgeführt. Sein Ziel war es, Kenntnis von der Verteilung und dem Umfang der Infektion zu bekommen, die bei unterschiedlichen Arten, Fundorten und Bodentypen anzutreffen ist. Er nahm eine Einteilung in offene und geschlossene Gesellschaften vor. So untersuchte er vom Meer ausgehend folgende Zonen von Sanddünen: Entstehende Düne, bewegliche gelbe Düne, gefestigte gelbe Düne (offene Gemeinschaften) und ältere gefestigte Düne Lage 1 und Lage 2 (geschlossene Gemeinschaften). Bewertet wurde die Infektion mit Mykorrhiza und das Vorkommen eines äußeren Mycels. Eine beträchtliche Infektionsrate und Außenmycel fand er in den entstehenden Dünen. In den anschließenden beweglichen Dünen fand er sowohl für die Infektion mit Mykorrhiza als auch beim äußeren Mycel ein Minimum. Die höchsten Werte sind in der Phase der gefestigten gelben Düne zu finden. Ein genereller Abfall – sowohl der Infektionsrate als auch des Aufkommens an äußerem Mycel – wurde in den anschließenden geschlosseneren und komplexeren

Gemeinschaften gefunden. Alle drei von ihm untersuchten Dünenstandorte zeigten die gleiche Tendenz. NICOLSON (1960b) folgerte daraus, daß sich der Grad der Mykorrhizierung durch "vesikular-endophyten" und die Entwicklung des äußeren Mycels "external-mycelium" bei Gramineen im Verlauf der Sukzession verändert.

KOSKE & POLSON (1984) haben am Moonstone Beach auf Rhode Islands in den USA ebenfalls Untersuchungen zur Mykorrhizierung von *Ammophila breviligulata* durchgeführt. Sie untersuchten beginnend auf der ersten Randdüne einen 60 m ins Inselinnere reichenden Transekt. In jeweils 15 m-Abständen wurden die Deckung von *Ammophila breviligulata* in Prozent, die absolute Sporendichte von VA-Mykobionten in 100 g Boden und die Mykorrhizierung der Wurzeln prozentual ermittelt:

Tab. 23: Transektanalyse von KOSKE & POLSON (1984) am Moonstone Beach auf Rhode Islands

Entfernung von der Dünenkuppe [m]	0	15	30	45	60
Deckung <i>Ammophila</i> [%]	97	100	90	47	
Sporendichte [Anzahl/100 g Substrat]	351	400	158	140	
Mykorrhizierung [%]	75	70	60	56	

Es zeigte sich ein Gradient, der mit einer Deckung von *Ammophila breviligulata* mit 97 - 100 %, einer Sporendichte von 351 bis 400 Sporen und der Mykorrhizierung von 70 - 75 % im Bereich von 0 - 30 m der Randdüne am höchsten war. Die weiter inselwärts gelegenen Meßpunkte zwischen 30 - 60 m zeigten bei einer Deckung von *Ammophila breviligulata* mit 90 - 47 %, dem Vorkommen von 140 - 158 Sporen und einer Mykorrhizierung von 56 - 60 % einen deutlichen Abfall. Auf den ersten Blick scheinen diese Daten den Untersuchungen von NICOLSON & JOHNSTON (1979) zu widersprechen. Sie fanden bei *Ammophila* die niedrigste Infektionsrate in Bereichen größter Mobilität der Düne und eine ansteigende Infektionsrate von bis zu 90 % im Sommer in den frühen und späten fixierten Dünen. Beide Autorengruppen fanden aber einen Zusammenhang zwischen der Populationsdichte von *Ammophila breviligulata* und dem Grad der Mykorrhizierung. Für die Untersuchungen vom Moonstone Beach ist anzunehmen, daß es sich um reine Strandhaferbestände ohne wesentlichen Anteil anderer Arten handelt.

Untersuchungen zur Ökologie und Bedeutung der Mykorrhiza haben bei Kulturpflanzen (Weizen und Hafer) gezeigt, daß es einen Zusammenhang zwischen Klima

und Mykorrhizabildung gibt (SIEVERS 1953, STAHL 1949/50). Eine Verpilzung setzt bei diesen Arten frühestens ab Mitte April ein. Zusätzlich konnte festgestellt werden, daß eine Verpilzung des Getreides auf Äckern, die schon von mykorrhizierten Pflanzen wie z.B. der Quecke besiedelt waren, schneller einsetzt.

Ein direkter Vergleich der Mykorrhizierungsraten von Kultur- und Wildpflanzen ist aber nicht zulässig, da Getreidekulturen oft hohe Mykorrhizierungsraten aufweisen und sich in vielen Belangen gegensätzlich verhalten. Bei *Ammophila arenaria* (L.) LINK lagen zunächst sehr unterschiedliche Befunde vor, ob überhaupt VA-Mykorrhiza auftritt. Die nachfolgende Zusammenstellung gibt Aufschluß, welche Autoren bei *Ammophila arenaria* eine VA-Mykorrhiza angeben und welche nicht.

<u>VA-Mykorrhiza bei <i>Ammophila</i></u>	<u>keine Mykorrhiza bei <i>Ammophila</i></u>
DOMINIK & PACHLEWSKY (1953)	STAHL(1900)
NICOLSON (1958, 1959, 1960)	TOMUSCHAT &
NICOLSON & JOHNSTON (1979)	ZIEGENSPECK (1929)
GIANINAZZI-PEARSON et al. (1981)	DOMINIK (1951)
KOSKE & HALVORSON (1981)	
FORSTER & NICOLSON (1981)	
GIOVANNETTI & NICOLSON (1983)	
KOSKE & POLSON (1984)	
ERNST et a. (1984)	
GIOVANNETTI (1985)	
PUPPI et al. (1986)	
READ (1989)	

Neuere Untersuchungen von READ (1989) aus England haben gezeigt, daß *Ammophila* in der Regel immer mit VAM infiziert ist. Je nach Standort, Stadium der Sukzession und Jahreszeit kann die Mykorrhizierungsintensität aber stark schwanken. Oft wurde im Winter eine sehr geringe Infektion festgestellt und ein Anstieg im Sommer auf 30 bis 40 % gefunden (ERNST et al. 1984, PUPPI et al. 1986). Aus den Untersuchungen über vesikulär-arbuskuläre Mykorrhizen bei Dünenvegetation von ERNST et al. (1984), die in den Niederlanden durchgeführt wurden, ist hervorgegangen, daß einjährige Gräser und Kräuter nicht oder nur in sehr geringem Maße VAM aufweisen. Ausdauernde Arten, insbesondere Gräser, haben einen hohen Infektionsgrad. Die gefundenen hohen Infektionsraten bei *Ammophila arenaria*, *Calamagrostis epigejos*

und *Agrostis stolonifera* stimmen mit den Angaben von NICOLSON & JOHNSTON (1979), KOSKE & HALVORSON (1981), FORSTER & NICOLSON (1981) und GIOVANNETTI & NICOLSON (1983) überein. Neben den Untersuchungen zum Grad der Mykorrhizierung, der im Winter bei 5 % und im Sommer bei 30 % für *Ammophila* lag, wurden Studien zum Verhalten der VAM-Partner durchgeführt. Zu diesem Zweck wurde in Gewächshausversuchen die Symbiose zwischen *Calamagrostis epigejos* und seinem Mykorrhizapartner *Glomus fasciculatum* genauer studiert. Es stellte sich heraus, daß die Wirkung von *Glomus fasciculatum* auf das Wachstum von *Calamagrostis epigejos* nicht positiv war. Außerdem hatte der Mykorrhizierungsgrad keinen Einfluß auf die Konzentration von Nährstoffen, speziell von Phosphor. In den Wurzeln der weniger infizierten Pflanzen war die Konzentration von Phosphor und Kalium doppelt so hoch wie in den stark infizierten Wurzeln. ERNST et al. (1984) schlossen die Möglichkeit nicht aus, daß *Calamagrostis epigejos* über ein dermaßen effektives System verfügt, den geringen Boden-Phosphor zu verwerten, daß VAM keinen zusätzlichen Phosphor mehr liefert. Für das Fehlen von VAM bei einjährigen Gräsern könnte der enorme interne Verbrauch an Phosphat und Assimilaten ein Grund sein, da erst eine hohe Ausscheidung von reduziertem Zucker durch die Wurzel in Relation zum Phosphor-Status der Pflanze eine Infektion mit VAM ermöglicht (RATNAYAKE et al. 1978, GRAHAM et al. 1981). Die Studie zeigt, daß das Inokulumpotential der verschiedenen *Glomus* Spezies unterschiedlich ist (DANIELS et al. 1981, JENSEN 1982), und daß die Höhe des Infektionsgrades jahreszeitlichen Schwankungen unterliegt. Die metabolischen Anforderungen der VAM Spezies beeinflussen Wachstum und Mineralisation und besonders die Translokationsprozesse von Nährstoffen in ihren Wirten. So bleibt es zweifelhaft, ob interspezifischer Nährstofftransport über VAM ohne Identifikation der VAM-Spezies hilft, die ökologischen Aspekte zu verstehen (WHITTINGHAM & READ 1982).

Die Untersuchungen von NICOLSON (NICOLSON 1960, NICOLSON & JOHNSTON 1979) in Schottland und KOSKE (KOSKE & HALVORSON 1981, KOSKE & POLSON 1984) in Amerika haben gezeigt, daß *Ammophila* sehr stark infiziert sein kann. Sie fanden heraus, daß die Jahreszeit und der Standort der Pflanzen in Bezug zur ablaufenden Sukzession eine wichtige Rolle spielen. Am häufigsten trat dabei *Gigaspora* als Endophyt auf, *Glomus* und *Acaulospora* spielten eher eine untergeordnete Rolle. Des Weiteren stellten sie zwischen der Sporendichte und der prozentualen Vegetationsbedeckung durch *Ammophila* eine signifikant positive Korrelation fest.

Um einen besseren Vergleich mit den in der Literatur gefundenen Daten zu ermöglichen, wurden die eigenen Ergebnisse mit den Angaben von NICOLSON &

JOHNSTON (1979) graphisch verknüpft. Da eine Vegetationsbeschreibung für die mobile Düne und die erste fixierte Düne fehlen, werden beide Standorte mit den Daten für den Weißdünen-Standort von *Ammophila arenaria* aus der vorliegenden Arbeit verglichen. Der Standort erste fixierte Düne, von NICOLSON & JOHNSTON (1979) scheint dem Weißdünen-Standort der vorliegenden Untersuchungen ähnlich zu sein.

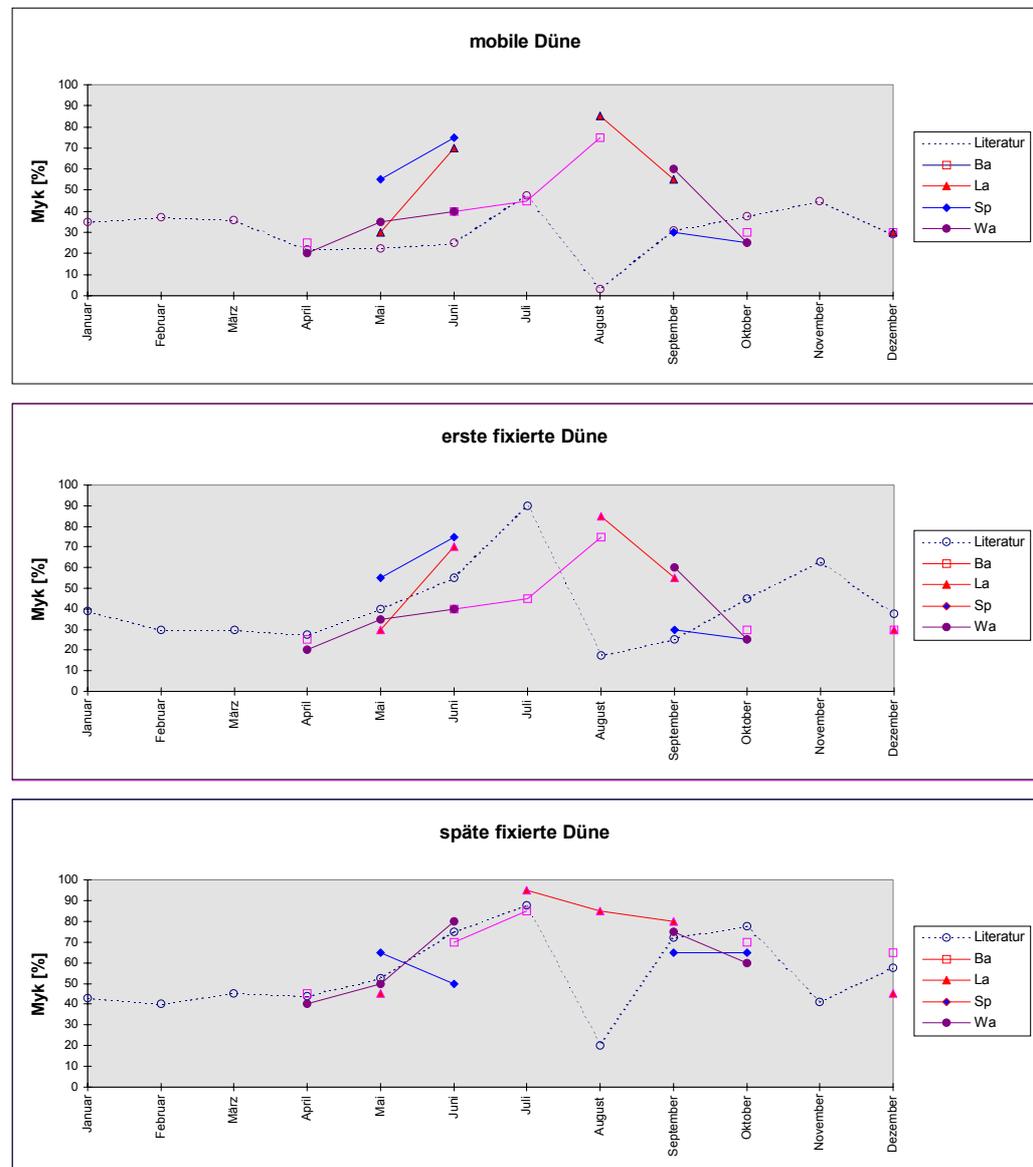


Abb. 56: Jahreszeitliche Schwankungen der Mykorrhizierung bei *Ammophila arenaria* auf Baltrum (Ba), Langeoog (La), Spiekeroog (Sp) und Wangerooge (Wa) verglichen mit Daten von NICOLSON & JOHNSTON aus Tentsmuir in Schottland (1979, Literatur).

Der Vergleich mit den Daten von NICOLSON & JOHNSTON (1979), die einen gesamten Jahreslauf für die Mykorrhizierung bei *Ammophila arenaria* in Tentsmuir,

Schottland erstellt haben, zeigt Parallelen. Betrachtet man zunächst die beiden oberen Kurven und vergleicht sie mit den Werten für die untersuchten Ostfriesischen Inseln, so liegen die Werte für die Mykorrhizierung im Frühjahr etwas höher als die von NICOLSON & JOHNSTON (1979) und das Maximum ist von Juli auf August verschoben. Die Tendenz ist aber sehr ähnlich, und ob nun klimatische oder andere Standortfaktoren dabei eine Rolle spielen, ist schwer zu sagen. Die Zusammensetzung der Vegetation auf den Untersuchungsflächen, das Substrat, das Klima und die interspezifische Konkurrenz der Arten sind variierende Größen.

Der Vergleich der Mykorrhizierungsintensität der späten fixierten Düne und des Graudünen-Standortes mit *Ammophila arenaria* auf den Ostfriesischen Insel zeigt keine große Differenz. Berücksichtigt man hierbei, daß es sich um ähnliche – aber keinesfalls um identische – Standorte handelt, so sind die Unterschiede als gering zu bewerten. Neben unterschiedlichem Substrat und Klima spielt die Vegetationsdecke eine wichtige Rolle. Aufgrund der Vegetationsdichte und durch interspezifische Konkurrenz können große Unterschiede im Mykorrhizierungsgrad auftreten.

Die frühen oder Weißdünen-Standorte sind noch recht instabil und unterliegen aufgrund der lückigen Vegetationsdecke und der Beweglichkeit des Substrates erheblichen Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen. Eine dichtere Vegetationsdecke sorgt – bei den späteren fixierten Dünen oder am Graudünen-Standort – für die Festlegung des Substrates und einheitlichere mikroklimatische Bedingungen. In diesem Stadium liegt schon ein stabileres Ökosystem vor. Der Prozeß der Bodenbildung hat eingesetzt und Klimaschwankungen sowie Sandeintrag und Bodenfeuchte variieren nicht mehr so stark. Wichtige Einflußgrößen, wie die Akkumulation organischer Substanz und der weniger schwankende pH-Wert, lassen in diesen Bereichen eine bessere Entwicklung der Sporen zu (KOSKE & HALVORSON 1981). Mit einer Zunahme der Sporendichte ist auch eine steigende Mykorrhizierung zu erwarten. Ergänzend sollten deshalb bei erneuten Untersuchungen die Sporendichten im Substrat der unterschiedlichen Standorte mit erfaßt werden. Betrachtet man den Sukzessionsverlauf, so zeigen alle Dünenökosysteme einen Zusammenhang zwischen Mykorrhizierung und Sukzession. Die Entwicklung geht von non-mykotrophen Spezies am Spülsaum über fakultative und obligate VA Mykorrhiza und ektotrophe Mykorrhiza in den feuchten Dünentälern bis hin zur erikoiden Mykorrhiza in den ältesten Dünen. Hierin spiegelt sich auch die veränderte Nährstoffsituation der Pflanzen wieder. Phosphor als limitierender Faktor zu Beginn der Sukzession wird von Stickstoff abgelöst. Verbreitung, Form und Funktion von Mykorrhizainfektionen ändern sich in Küstendünen demzufolge mit dem Verlauf der Sukzession und der Veränderung des Standortes (siehe Kap. 4.4.4, Abb. 11).

Da im Juli keine Probenahme stattfand und bei den im August entnommenen Proben eine vollständige Ablösung der Wurzelrinde eintrat, liegen für diese Monate keine Werte vor. Es kann somit nicht ausgeschlossen werden, daß es in dieser Fläche möglicherweise im Juli oder August ein Maximum gegeben hat.

6.3.3 Actinorhiza und Feinwurzelverteilung bei *Hippophaë rhamnoides*

In Bezug auf das Vorkommen von Mykorrhiza und Actinorhiza bei *Hippophaë rhamnoides* liegen verschiedene Untersuchungen vor. Die Untersuchungen von STEWART & PEARSON (1967) wurden am Gibraltar Point, an der Westküste Englands durchgeführt. Hier kommen ausgedehnte, gesunde Bestände von *Hippophaë rhamnoides* vor, so daß am gleichen Standort verschiedene Sukzessionsstufen miteinander verglichen werden konnten. Es wurden Bestände unterschiedlichen Alters, von sehr jungen bis hin zu alten Gesellschaften untersucht. Um das Alter des Sanddornes zu erfassen, wurden die Jahresringe ausgezählt. Zusätzlich wurden Messungen zur Fixierung von Stickstoff in den Knöllchen und Versuche zum Stickstoffstatus des Bodens durchgeführt. Die Daten über Wachstum, Knöllchenbildung und Festlegung des Stickstoffs durch *Hippophaë rhamnoides* wurden im Freiland gewonnen. Mit Hilfe von radioaktiv markiertem Stickstoff (^{15}N) wurde nachgewiesen, daß die Knöllchen Stickstoff fixieren. STEWART & PEARSON (1967) haben an allen untersuchten Exemplaren "nodules" gefunden. Sie konnten zeigen, daß die Knöllchen der jungen Pflanzen zwar am aktivsten sind, die der älteren jedoch quantitativ mehr Stickstoff fixieren:

Hippophaë rhamnoides:	0 - 3 Jahre alt	27 kg N/ha/Jahr
	13 - 16 Jahre alt	179 kg N/ha/Jahr

Der Stickstoffgehalt des Bodens unter *Hippophaë*-Gebüsch zeigt deutliche saisonale Schwankungen. Man findet hier im Winter ein Maximum und im Sommer ein Minimum in der Stickstoffkurve; diese ist invers mit den monatlichen Niederschlägen gekoppelt. Durch die ^{15}N -Technik konnte gezeigt werden, daß von *Hippophaë rhamnoides* Stickstoff fixiert wird, eine Mobilisierung von Stickstoff aus anderen Ressourcen konnte aber nicht nachgewiesen werden.

Ähnliche Untersuchungen führte AKKERMANS (1971) an verschiedenen *Hippophaë rhamnoides*-Standorten in den Niederlanden durch. Da sich der Sanddorn intensiv über Wurzelbrut vermehrt, sind nicht alle Pflanzen einer Kolonie intensiv bewurzelt. Sie sind über Rhizome abhängig von Wurzeln aus anderen Bereichen dieser Kolonie.

Aus diesem Grund sind Pflanzen unterschiedlichen Alters miteinander vergesellschaftet. Um das Alter der untersuchten Exemplare zu bestimmen, wurden wie bei STEWART & PEARSON (1967) die Jahresringe ausgezählt. Dabei konnte man in den Wurzeln oft nur einen Jahresring feststellen, obwohl der Sproß eindeutig älter als ein Jahr war. Die Altersbestimmung wurde aus diesem Grunde nicht weiter verfolgt.

In den von AKKERMANS (1971) untersuchten Beständen von Oostvoorne und "Meyendel" wurde ein Großteil der Wurzeln horizontal in den oberen 5 bis 20 cm des Substrates gebildet. Dies ist auch der Bereich, in dem die größte Anzahl an Knöllchen gefunden wurde. An älteren Pflanzen können "nodules" bis in eine Tiefe von 80 cm vorkommen. Auffällig viele Knöllchen fand man unter frisch angewehemtem Sand. Mit zunehmender Tiefe ändert sich auch die Farbe der Knöllchen. In den oberen Schichten sind sie hellgelb bis hellbraun und ab einer Tiefe von ca. 30 cm sind sie dunkelbraun und nur noch partiell aktiv. AKKERMANS (1971) unterteilt die Knöllchen ("lobi") nicht nur anhand der Farbe, sondern auch aufgrund der Größe in zwei Typen:

1. "dünne lobi" mit einem Durchmesser von 1 - 1,5 mm und
2. "dicke lobi" mit einem Durchmesser bis zu 4 mm.

Beide Typen wurden an derselben Pflanze, aber an unterschiedlichen Wurzeln gefunden. Im Gegensatz dazu fand man z.B. bei parallel durchgeführten Untersuchungen an der Erle des öfteren Individuen, die nur jeweils einen "lobi-Typ" aufweisen. Auffällige Ähnlichkeit zeigen die Vergleiche von Erlensetzlingen aus Feld- und Kulturversuchen in der Ausbildung und Verteilung der Knöllchen. So werden in den oberen Wurzelbereichen nur wenige, dafür aber sehr "dicke lobi" ausgebildet.

Untersuchungen von "nodules" an Hippophaë-Individuen unterschiedlichen Alters haben ergeben, daß in junger Pioniervegetation ein sehr weitverzweigtes Rhizomsystem mit einer großen Anzahl von jungen Sprossen, die 5 - 10 cm hoch sind, entsteht. Viele dieser Sprosse sterben aber ab und nur ein kleiner Teil wächst zu neuen Pflanzen heran. Diese bilden oberflächennah ein intensives Wurzelsystem aus, an dem sich lange Ketten von sehr kleinen, jungen Knöllchen bilden. AKKERMANS (1971) fand hier 200 oder mehr nodules pro Quadratmeter, die aber nur insgesamt ein Trockengewicht von 0,4 g/m² aufweisen. An älteren Bereichen des gleichen Rhizoms mit älteren Pflanzen ist die Anzahl der Knöllchen wesentlich geringer. Es ist also anzunehmen, daß eine große Anzahl der in frühen Stadien gebildeten Knöllchen in den ersten ein bis zwei Jahren absterben. Dies mag damit zusammenhängen, daß sie nahe der Substratoberfläche ausgebildet werden und so stärker durch Austrocknung gefährdet sind. Im Labor wurde gezeigt, daß das Gewebe der abgestorbenen

Knöllchen – sofern es durch den Wind verlagert wird – eine wichtige Infektionsquelle in unbesiedeltem Substrat sein kann. Es spielt möglicherweise eine wichtige Rolle bei der Verbreitung des Endophyten in jungen Dünen.

In alten Dünen wurden von AKKERMANS (1971) nur wenige, dafür aber größere Knöllchen an den Wurzeln von *Hippophaë rhamnoides* gefunden. Oft sind sie auch nicht mehr intakt, es sei denn es fand eine Neubildung von Sprossen an den Rhizomen statt. Die parallel durchgeführten Bodenuntersuchungen haben gezeigt, daß die Stickstoff-Fixierung von freilebenden Organismen gegenüber der Fixierung durch Symbionten eine untergeordnete Rolle spielt.

OREMUS führte (1982) in den Küstendünen der Niederlande, ausgehend vom vegetationsfreien Strand und der *Ammophila arenaria*-Düne bis hin zu alternden *Hippophaë rhamnoides*-Gebüsch, ähnliche Untersuchungen durch. An den beiden erstgenannten Untersuchungsstandorten ist kein Sanddorn vorhanden. Es wurde anhand von Topfkulturen mit Material dieser Standorte festgestellt, daß hier sehr wenig Inokulum vorhanden war. Bei gezielter Zugabe von infektiösem Endophytenmaterial findet bei eingesetzten *Hippophaë*-Jungpflanzen eine gute Knöllchenbildung statt.

Im folgenden Stadium findet eine erste Ansiedlung von *Hippophaë rhamnoides*-Jungpflanzen in Beständen des *Elymo-Ammophiletum festucetosum* statt. Hier wurden Knöllchen an den jungen Wurzeln gefunden, die sehr klein waren und eine sehr helle – fast weiße – Farbe aufwiesen. Allerdings fand man auch sehr stark schwankende Mengen an Endophyteninokulum gefunden; und im Falle einer geringen Knöllchenbildung konnte diese durch Zugabe des Endophyten stimuliert werden. Aufgrund der stark differierenden Befunde über die Anzahl der Knöllchen in diesem Sukzessionsstadium wurden die Bodenparameter ebenfalls erfaßt. Die Analyse ergab aber keine bodenkundlichen Unterschiede. Man nahm deshalb an, daß in die Knöllchenbildung stimulierende biotische Faktoren involviert sind. Diese Hypothese wurde in Gewächshausversuchen überprüft. Dazu wurde Substrat vom Standort sterilisiert und junge *Hippophaë*-Pflanzen eingebracht. Es bildeten sich nur sehr wenige Knöllchen. Die Sterilisation hatte demnach die stimulierenden Faktoren ausgeschaltet.

In den von OREMUS (1982) als "Optimal-Phase" bezeichneten Sanddorn-Gebüsch wurden in sechs bis sieben Jahre alten Beständen die Knöllchen auf einer Fläche von 3 m x 3 m ausgezählt. Man fand eine große Variationsbreite in der Anzahl der Knöllchen, die aber keine Korrelation mit der Menge an jungen Wurzeln zeigte. Die

größte Anzahl "nodi" fand man in den oberen 10 - 60 cm des Substrates. Viele davon waren bis zu drei Jahre alt. Bei einem Alter von mehr als vier Jahren waren sie meist partiell nekrotisch und viele Wurzeln dieses Alters waren abgestorben. Es stellt sich somit die Frage, ob eine kontinuierliche Verjüngung des Wurzelsystems nötig ist, damit Hippophaë vital bleibt.

An Testpflanzen stellte man anschließend fest, daß an der Bodenoberfläche nur wenig Knöllchen ausgebildet wurden; ihre Anzahl konnte auch durch Zugabe von infektiösem Endophytematerial nicht erhöht werden. Dies weist darauf hin, daß hemmende Faktoren präsent sein können. In tieferen Bereichen, wo "nodules" vorhanden sind, ist auch mehr Endophyten-Inokulum vorhanden, wie an Testpflanzen gezeigt werden konnte. Die absterbenden Knöllchen agieren als infektiöses Material. In Bereichen mit einer geringen Knöllchendichte kann auch durch Zugabe von infektiösem Material die Knöllchenbildung nicht gesteigert werden. Gibt es demnach in bestimmten Sukzessionsstadien "nodulation-inhibiting factors"?

In den degenerierenden Hippophaë-Gebüschchen der sogenannten "Post-Optimal-Phase" – einem Sukzessionsstadium, in dem auch schon teilweise andere Gebüschchen einwandern – findet man nur sehr wenig Knöllchen. Sie sind meist nekrotisch und durch eine Zugabe von Endophytenmaterial wird kein Anstieg der Knöllchenanzahl erreicht. Die Gesamtwurzellänge ist geringer als am vorherigen Standort, die Wurzeln selber sind dunkler gefärbt und haben weniger Wurzelhaare. Da die Analysen der Bodenhorizonte keine chemischen Unterschiede lieferten, werden biotische Faktoren angenommen. Versuche mit sterilisiertem Substrat sowohl aus dem A_n-Horizont als auch aus dem H_p-Horizont haben gezeigt, daß Wachstum und Gewicht der Knöllchen in ihnen gleich sind. Im A_n-Horizont treten im Gegensatz zum H_p-Horizont keine Nematoden der Gattung Longidorus auf. Die Zugabe von Longidorus zum sterilisierten Versuchsansatz brachte die gleichen Ergebnisse, wie sie am natürlichen Standort vorgefunden wurden. Die Messungen des Phosphat- und Stickstoffgehaltes der Testpflanzen im H_p-Horizont haben ergeben, daß dieser deutlich niedriger ist. OREMUS (1982) schließt daraus, daß Longidorus eine reduzierte Aufnahme von Phosphat über die Wurzel bewirkt. Als sekundärer Effekt tritt dann eine verringerte Knöllchenbildung auf, was wiederum eine verringerte Stickstoff-Fixierung zur Folge hat und den Sanddorn degenerieren läßt. Diese Befunde unterstreichen deutlich, wie wichtig biotische Faktoren und ihre Auswirkungen für das Sukzessionsgeschehen sind.

Untersuchungen früher Besiedlungsstadien von Hippophaë rhamnoides auf Sanddünen in Schottland, die von GARDNER, CLELLAND & SCOTT (1984) durchgeführt

wurden, beschreiben neben dem Vorkommen von Knöllchen zusätzlich VA-Mykorrhiza bei *Hippophaë rhamnoides*. In allen untersuchten Wurzelproben aus den Dünen von Tentsmuir, Gullane und Prestwick geben die Autoren das Vorkommen von Arbuskeln an; als Endophyt tritt ausschließlich *Glomus fasciculatus* auf. An stickstoffarmen Standorten fanden sie weniger Arbuskel. Nachweislich führt aber eine erhöhte Phosphataufnahme zu stärkerer Mykorrhizierung und so auch zu einer Stimulierung der Stickstoff-Fixierung. *Ammophila arenaria* und *Agropyron species*, die in diesen Untersuchungsflächen mit *Hippophaë rhamnoides* vergesellschaftet waren, wiesen ebenfalls Pilzassoziationen mit *Glomus fasciculatus* auf. Die Arten sind so quasi über ein "Mycelnetzwerk" miteinander verknüpft und verfügen über eine riesige Adsorptionsoberfläche. Es ist bisher jedoch wenig über den Mechanismus des Phosphat- und Kohlenhydrat-Austausches zwischen den "vernetzten" Arten bekannt.

BJÖRKMAN (1942) legt für die unterschiedliche Ausbreitung von Mykorrhizen seine "Kohlenhydrattheorie" zugrunde. Danach wäre der Zustand der Wirtspflanze oder der Zuckergehalt ihrer Wurzeln entscheidend für die Symbiose. Durch einen hohen Phosphor- und Stickstoffgehalt des Bodens würde der Zuckergehalt der Wurzeln sinken und somit die Mykorrhizabildung eingeschränkt. Diese Theorie kann in dieser Form nicht aufrecht erhalten werden, da Analysen zur Kohlenhydratkonzentration in Sproß, Blatt und Wurzel gezeigt haben, daß die Mykorrhizapilze über Wachstoffscheidungen in den Kohlenhydrathaushalt der Pflanze regulierend eingreifen (MEYER 1962, 1964, 1996). Daß die Bildung von Wachstoffsstoffen bei Mykorrhizapilzen sehr ausgeprägt ist und daß sie bei der Wurzel ihres Wirtes morphologische Veränderungen hervorrufen sowie in deren Stoffwechsel eingreifen, wurde schon von MOSER (1959) festgestellt. Ebenso bewirkt die Abscheidung von Wachstoffsstoffen eine erhöhte Translokation von löslichen Kohlenhydraten zum Ort der Abscheidung (MEYER 1962). Ein erhöhter Stickstoffeintrag beeinträchtigt das Aufkommen von Ektomykorrhiza (MEYER 1964, 1974), indem die Wachstoffsstoffsynthese des Pilzes gehemmt wird und dieser so nicht mehr in den Gesamtstoffwechsel des Wirtes eingreifen kann. Die Folge ist dann, daß weniger Mykorrhiza oder weniger Kohlenhydrate gebildet werden.

In Untersuchungen an Robinien hat LYR (1969) gezeigt, daß der Kohlenhydratgehalt der Wurzeln sich mit zunehmender Tiefe kaum verändert und so keinen Einfluß auf die Verteilung der Symbionten hat. Er stellte lediglich einen niedrigeren Gehalt an löslichen Kohlenhydraten in den unteren Horizonten fest, und daß in einem dichten Bestand die Wurzelneubildung durch Beschattung insgesamt verringert wird. Zwischen der Abnahme der Mykorrhizafrequenz und den Bodenhorizonten konnte er keinen Zusammenhang feststellen.

Ein häufig für dieses Phänomen verantwortlich gemachter Faktor ist die Veränderung des O₂- bzw. CO₂- Gehaltes des Bodens. Aus technischen Gründen konnten keine eigenen Untersuchungen zu dieser Problematik durchgeführt werden.

Versuche mit unterschiedlichen Gehölzen im Wurzelkeller haben gezeigt, daß sowohl die Mykorrhiza- als auch die Knöllchenfrequenz mit zunehmender Bodentiefe abnehmen (LYR 1960). Beide Frequenzen nehmen mit zunehmender Bodentiefe ab, zeigen aber keinen Bezug zum Bodenaufbau. Es ist daher anzunehmen, daß die Physiologie beider Symbiosen sehr ähnlich ist.

LYR (1960) konnte ebenfalls zeigen, daß die Knöllchenbildung durch den Mineral- salzgehalt beeinflußt wird. Bei hoher Stickstoffversorgung der Pflanze ist die Knöll- chenbildung deutlich gehemmt; Gaben von Phosphat und Kalium sind in Maßen förderlich. LYR nahm deshalb an, daß das oberflächennahe Wurzelsystem der jungen Pflanze – solange sie sich in einer Stickstoff-Mangelsituation befindet – stark von Bakterien befallen wird. Ist der Bedarf gedeckt, entwickeln die später gebildeten und tiefer gelegeneren Wurzeln eine Resistenz gegen diese Bakterien.

An Hippophaë rhamnoides wurde von verschiedene Autoren die Anzahl der Knöllchen in Beständen unterschiedlichen Alters ermittelt. Die nachfolgende Tabelle 24 zeigt die Untersuchungsergebnisse der jeweiligen Autoren.

Tab. 24: Quantitative Bestimmung der Knöllchenanzahl pro Quadratmeter in Hippophaë rhamnoides-Beständen unterschiedlichen Alters.

Autor	Alter von Hippophaë rhamnoides	Knöllchen pro Quadratmeter
STEWART & PEARSON (1967)	3 - 11 Jahre	98 - 370
AKKERMANS (1971)	1 - 2 Jahre	9 - 200
	4 - 15 Jahre	0 - 25
OREMUS (1982)	6 - 7 Jahre	30 - 281

In allen Beständen wurden stets die meisten Knöllchen an den jungen Wurzeln gefunden. Daraus läßt sich schließen, daß eine konstante Wurzelneubildung als wichtige Voraussetzung für die Knöllchenbildung anzusehen ist. Während der Untersuchungen an den Knöllchen bei Hippophaë rhamnoides wurden in der

vorliegenden Arbeit auch Ektomykorrhizen und Anzeichen für VA-Mykorrhiza, wie von GARDNER, CLELLAND & SCOTT (1984) angeben, registriert. In einigen Probeflächen von *Hippophaë rhamnoides* wurden bei der Bearbeitung von Bodenproben Sklerotien von *Cenococcum geophilum* gefunden. *Cenococcum*-Mykorrhizen sind auf Pionierstandorten weit verbreitet und versetzen die Pflanze in die Lage zeitweilige Trockenheit besser zu überstehen (MEYER 1987).

Für *Hippophaë rhamnoides* scheint ein Symbiosepartner von großer Bedeutung zu sein. Bei erhöhtem Eintrag von Stickstoff geht aber das Wurzelwachstum in Relation zum Sproßwachstum zurück. Die Wurzel wird geschwächt und da sich Mykorrhiza nur in der Streckungszone der Wurzel neu bildet, geht die Mykorrhizabildung der Pflanze zurück. Das hat zur Folge, daß Schadorganismen die Wurzel eher angreifen können. Ebenso kann durch das erhöhte Stickstoffangebot der Pilzpartner nicht mehr in den Kohlenhydratstoffwechsel des Sanddornes eingreifen und die Neubildung von Mykorrhiza initiieren. Zu bemerken ist, daß Schadorganismen wie zum Beispiel *Longidorus* nicht die Ursache (gegensätzlich zu OREMUS 1982), sondern ein sekundärer Faktor für das Absterben von *Hippophaë rhamnoides* sind (siehe Kap. 6.5.4, Abb. 57). Für die Pflanze ist weniger Mykorrhiza gleichzusetzen mit größerer Streßanfälligkeit – VA-Mykorrhiza gilt als Antistreßfaktor – und geringerer Abwehr gegen Schadorganismen. Ferner ziehen Standortveränderungen auch Änderungen in Art und Quantität der Symbiosen nach sich. Sämtliche Faktoren, die den Zuwachs von Feinwurzeln reduzieren, wie z.B. bei Lichtpflanzen starke Beschattung, oder allgemein die Luftverunreinigung durch SO_2 , NO_x oder O_3 , erschweren die Mykorrhizie und führen somit zum Vitalitätsverlust der Pflanzen.

6.4 Diskussion der Bodenuntersuchungen

Vergleicht man die in Kap. 5.4.2.7, Abb. 42 dargestellten Variationsbreiten der bodenchemischen Untersuchungen, so zeigen sich die erwarteten Tendenzen bei den einzelnen Parametern. Die räumliche Verteilung der pH-Werte, der Humusgehalte und des Gesamtstickstoffes entsprechen der erwarteten Veränderung von der Weißdüne hin zur Graudüne. Eine Gleichsetzung von Glühverlust (GV) und Humusgehalt ist bei tonfreien Böden zulässig, da hier das chemisch bzw. hygroskopisch gebundene Wasser keine Rolle spielt (STEUBING 1965, SCHLICHTING & BLUME 1966, MÖLLER 1975). Schwierigkeiten bei der Bestimmung des Carbonatgehaltes wurden in Kap. 5.4.2.4 (Erläuterung Abb. 41) schon angesprochen. Solange im Boden CaCO_3 vorliegt, kann der pH-Wert nicht unter 7 absinken, da die anfallenden Protonen vom Carbonat abgepuffert werden. Der wirksame Bereich dieses Puffersystems läßt

Tab. 25: Vergleich von bodenkundlichen Untersuchungen verschiedener Autoren auf den Ostfriesischen Inseln

Autor	Jahr	Insel	pH gemessen in	Primärdüne			Sekundärdüne		Tertiärdüne	
							Weißdüne	Graudüne	Braundüne	
WIEMANN & DOMKE ¹⁾	1948	Spiekeroog	KCl	6,7 - 7,2	7,0 - 5,1	4,7 - 3,5	-			
HEYKENA	1965	Juist-Wangerooge	KCl	-	8,6 - 5,9	7,3 - 4,0	4,3 - 3,7			
KÖNIG	1987	Wangerooge	H ₂ O	8,4	8	6,5 - 6,3	-			
VENZKE	1988	Baltrum	H ₂ O	9,0 ³⁾ 8,5 - 7,5 ⁴⁾	7,0 - 6,5 ³⁾ 8,0 ⁵⁾	6,0 - 5,0 ⁶⁾ 7,0 - 6,0 ⁷⁾	-			
RIECK	1992	Wangerooge	H ₂ O	8	7,0 - 6,7	5,8 - 4,3	4,6			
MUNDERLOH	1992	Spiekeroog	CaCl ₂	7,6	7,3	5,9	3,5 - 3,1			
GERLACH et al.	1994	Spiekeroog	H ₂ O	8	-	6,0 - 5,0	3,8 - 3,6			
Alter der Dünen [Jahre] ²⁾				2	30	50	90 - 240			

¹⁾ veröffentlicht in MANSHARD (1951)

²⁾ Dünenalter nach GERLACH et al. (1994)

³⁾ Oberfläche

⁴⁾ Übersandungsstandort

⁵⁾ bis 30 cm

⁶⁾ A_h

⁷⁾ C

sich aus dem CO_2 -Partialdruck in der Bodenluft berechnen und liegt nach $\text{pH} = -2/3 \log P_{\text{CO}_2} + 5,95$ und einem Kohlendioxidpartialdruck im Boden von 0,32 - 10 mbar zwischen $\text{pH} = 8,3 - 7,2$. Ein Säureeintrag, bei dem die Protonen nicht aus der Kohlensäure stammen sondern von stärkeren Säuren, bewirkt deshalb zunächst eine schnellere Lösung des Kalkes. Ist das Puffersystem aber erschöpft, findet eine Absenkung des pH-Wertes statt.

In allen untersuchten Vegetationseinheiten liegt das C/N Verhältnis bei etwa 15 und erreicht höchstens in den optimalen Hippophaë rhamnoides-Beständen einen Wert von 22. Eine äußerst variable Größe stellt die elektrische Leitfähigkeit dar, da sie vom Wassergehalt des Bodens abhängt. Da eine Wasserzufuhr nicht nur verdünnend sondern auch lösend wirkt und die Löslichkeit der Salze sehr unterschiedlich ist, müßten die Messungen bei unterschiedlichem Wassergehalt durchgeführt werden. Je geringer der Wassergehalt des Bodens ist, desto schwieriger ist die Messung.

Die Bodenbildung ist auf den Inseln sehr stark durch die armen Sande geprägt; erst bei einer geschlosseneren Vegetationsdecke wird dem Boden organisches Material zugeführt. Neben der dann einsetzenden Humusakkumulation und unter dem Einfluß von Huminsäuren und durch die Niederschläge setzt dann sehr schnell eine Versauerung der Standorte ein. Je nach Exposition schreiten Humusanreicherung oder Versauerung schnell voran.

Auf den Ostfriesischen Inseln wurden des öfteren bodenkundliche Untersuchungen zu unterschiedlichen Fragestellungen durchgeführt. In Tab. 25 sind die Untersuchungsdaten verschiedener Autoren zusammengefaßt.

6.5 Diskussion der Nematodenuntersuchungen

6.5.1 Arbeitsmethoden

Für die Gewinnung von Nematoden aus Bodenproben sind unterschiedliche Methoden beschrieben worden. Sie beruhen im Wesentlichen auf drei Grundprinzipien:

- Direktauslese
- Mechanische Verfahren (Sieb-, Zentrifugations- und Flotationsverfahren)
- Dynamische Verfahren (Trichterextraktion nach BAERMANN und deren Modifikationen)

Bei der Direktauslese werden kleinste Proben aufgeschlämmt und durchgesehen. Das Verfahren wird in der Literatur als sehr effizient beschrieben (ZELL 1985, LÜFTENEGGER et al. 1988). Nachteilig ist der enorme Zeitaufwand, und DUNGER (1983) beschreibt diese Methode für quantitative Untersuchungen, bei denen hohe Anzahlen von Parallelproben bearbeitet werden müssen, um die mittlere Wohndichte zu ermitteln, als ungeeignet.

In Böden mit geringem organischen Anteil kommen oft Flotations- oder Zentrifugationsverfahren zum Einsatz, da mit diesen Methoden meist höhere Nematodenanzahlen erfaßt werden (OOSTENBRINK 1971, KIMPINSKI & WELCH 1971, GRIFFITHS et al. 1991). Der Vorteil dieser Methoden ist, daß unabhängig von der Beweglichkeit der Nematoden alle Tiere erfaßt werden. Auch sessile Formen und Ruhestadien werden mit ausgespült. Als Nachteil erweist sich der große apparative Aufwand und eine starke Verunreinigung der Nematodensuspension bei Proben mit hohem Anteil an organischer Substanz. Solche Proben müssen oft durch eine anschließende Trichterextraktion gereinigt werden.

Bei der Trichterextraktion nach BAERMANN (1917) werden hauptsächlich aktive Nematoden und kleine bis mittelgroße Formen erfaßt (DUNGER 1989). Sessile Nematoden und große Individuen werden nicht sicher erfaßt, was wiederum zu Fehleinschätzungen der trophischen Struktur einer Nematodenzönose führen kann. Besonders bei kurzen Extraktionszeiten werden bakteriovore Formen überbewertet, da phytophage und fungivore Nematoden zum Teil im Substrat verbleiben (GRIFFITHS et al. 1991).

Alle aufgeführten Methoden haben Vor- und Nachteile, so daß je nach Aufgabenstellung und Untersuchungsmaterial die geeigneten Methoden ausgewählt und modifiziert werden müssen. In der vorliegenden Arbeit wurden zunächst Proben mittels Direktauslese untersucht. Ziel war es, eine Übersicht der vorkommenden Gattungen und Arten zu erhalten. Da der Zeitaufwand aber zu groß war und die benötigten Geräte vor Ort nicht immer zur Verfügung standen, wurde für alle nachfolgenden Untersuchungen die BAERMANN-Trichterextraktion eingesetzt.

Damit die Werte für die vier untersuchten Inseln untereinander möglichst gut vergleichbar sind, wurden die Proben terminlich möglichst dicht hintereinander genommen und sowohl die Entnahme, die Lagerung und der Transport erfolgten stets nach dem gleichen Muster. Wichtig für die Trichterextraktion ist die Schichtdicke, mit der das Material in den Trichter eingebracht wird. Damit so viele Faktoren wie möglich konstant für den Extraktionsvorgang waren, wurden Extraktionstrichter mit gleichem

Durchmesser und gleicher Einlage verwendet. Anschließend wurde 48 Stunden bei möglichst konstanter Temperatur extrahiert. Um eine Kontrolle zu haben, wie effizient das verwendete Verfahren für das vorliegende Untersuchungsmaterial ist, wurde nach verschiedenen Extraktionszeiten überprüft, ob noch Nematoden aus der Probe auswandern. Dabei stellte sich heraus, daß bei Verlängerung der Extraktionszeit bis auf maximal vier Tage noch zwei bis zehn Nematoden aus den Proben auswanderten. Anhand dieses Befundes wurden alle Proben stets nach dem gleichen Verfahrensmuster aufgearbeitet und die Extraktionszeit auf 48 Stunden festgelegt.

Nach Untersuchungen von HARRISON & GREEN (1976) liefern unterschiedliche Substrate keine vergleichbaren Extraktionsergebnisse, so daß auch die Extraktionen verschiedener Bodenhorizonte nicht unbedingt vergleichbar sind. Da es sich bei den in dieser Arbeit zu untersuchenden Substraten um Dünenande mit meist sehr geringem Anteil an organischer Substanz handelt, wurden für alle Proben die gleichen Versuchsbedingungen zu Grunde gelegt. Die Substratunterschiede sind im Vergleich zu anderen Böden sehr gering.

Die größte Schwierigkeit bei der Erfassung der Nematodenzönosen im Boden liegt in der heterogenen Verteilung der Individuen im Boden. Außerdem hat die unterschiedliche Trockenheitstoleranz der verschiedenen Gattungen zunächst Auswirkungen auf die Verteilung und Lebensweise im Boden, aber auch auf das Verhalten bei der Trichterextraktion. So kann die langsame Reaktivierung von vorhandenen Wurzel-nematoden aus trockenen Bodenproben eine verzögerte Durchwanderung des BAERMANN-Trichters zur Folge haben. Die Aktivität der Nematoden ist zwar an Wasser gebunden (WALLACE 1968), aber bei der verzögerten Auswanderung aus dem Substrat spielt der Sauerstoffmangel die entscheidende Rolle (WYSS 1968). Es besteht demnach die Gefahr, daß nicht alle Wurzelparasiten aus dem Substrat erfaßt werden und so eventuell unterrepräsentiert sind.

Eine Anwendung von statistischen Testverfahren auf Untersuchungen, die an Mischproben durchgeführt wurden, gilt als sehr eingeschränkt (PROCTOR & MARKS (1974). Diese Aussage widerlegte ZELL (1979), indem er mit drei Parallelproben von fünf Gramm Erde den gleichen Streuungsgrad erreichte wie YEATES (1972) bei 25 Parallelproben von 75 ml Substrat nach der BAERMANN-Extraktion.

6.5.2 Die Bestimmung der Arten, die Einteilung in trophische Gruppen und der Maturity Index

Die verfügbare Bestimmungsliteratur ist immer noch recht unvollständig und bei der fortlaufenden Beschreibung neuer Taxa schnell veraltet. Oft werden nur einzelne Ordnungen (ANDRASSY 1984), Familien oder Genera berücksichtigt. Ein weiterer Nachteil der dichotomen Bestimmungsschlüssel ist, daß weder die unterschiedliche Ausprägung von Merkmalen noch die Variabilität eines Taxons berücksichtigt werden (FORTUNER 1988).

Bildanalysesysteme, die aufgrund von Merkmalskombinationen eine Identifikation erleichtern, sind noch nicht sehr ausgereift und können Erfahrungswerte und Vergleichspräparate bisher nicht ersetzen.

In seiner Arbeit hat MEYL (1960) ungefähr 900 Arten freilebender Erd- und Süßwassernematoden unterschieden. Nach Arbeiten von STURHAN (1984) hat die Anzahl beschriebener Arten in einigen Familien seitdem um mehr als 700 % zugenommen. Es kommt demnach noch eine große Anzahl unbekannter Spezies vor und oft wurden Arten wieder synonymisiert. Es ist wahrscheinlich, daß nicht selten eine "Art" in Wirklichkeit ein ganzes Artenbündel umfaßt (ZELL 1985).

Die ökologischen Ansprüche der Arten sind sehr schwer einzugrenzen und meist wenig bekannt, so daß für zahlreiche Fragestellungen der Maturity-Index bzw. eine Einteilung in trophische Gruppen ausreicht. Hierbei wird eine Klassifizierung nach Familien vorgenommen. Die wichtigste Rolle bei der Zusammensetzung der Nematodenzönose spielt die Nahrung. Über die Ernährungsweise vieler terrestrischer Arten ist jedoch nicht viel bekannt, und Untersuchungen der Mundhöhlenmorphologie, des Ösophagusbaus sowie Analysen von Darminhalten oder Fütterungsversuche liefern kein eindeutiges Bild. Das Nahrungsspektrum ist sehr viel weitreichender, als es nach der Mundhöhlenmorphologie den Anschein hat (WIESER 1953, YEATES 1971, SMALL 1987, ZELL 1985). Fütterungsversuche von Nematoden liefern auch keine eindeutigen Ergebnisse, da sowohl das Bakterium selbst als auch seine Ausscheidungsprodukte als Nahrungsquelle dienen können. Viele Bakterien überleben eine Darmassage (CHANTANAO & JENSEN 1969). Ebenso können bakteriovore Nematoden Algen oder Pilze als Nahrung aufnehmen, und fungivore Nematoden wurden in Pflanzenwurzeln oder als Prädatoren beobachtet (YEATES 1981). Es zeigt sich, wie schwierig es ist, die Bedeutung der Bakterienfresser im Boden zu beurteilen, außerdem ist die Ernährungsweise der Omnivoren – speziell der Dorylaimidae und der Räuber (zum Beispiel der Mononchidae) – sehr heterogen (SMALL 1987). Hinzu

kommt, daß sich Jungstadien anders als die Adulten ernähren können (YEATES 1987). Eine besonders schwierige Gruppe stellen auch die entomopathogenen Nematoden dar. Sie sind im Boden oft in großer Zahl vorhanden und bei vielen Untersuchungen anscheinend nicht erkannt und mit erfaßt worden. Bei diesen Infektionsjuvenilen findet zwar im Boden keine Nahrungsaufnahme statt, sie sind aber nur sehr schwer von anderen Larven zu trennen. Bei "richtiger" Zuordnung der nicht determinierten Larven (siehe Kap. 5.5.3) würden sich so vermutlich wesentlich andere Dominanzverhältnisse ergeben.

Um die Beurteilung eines Standortes mit Hilfe der Nematoden vornehmen zu können bedarf es langjähriger Untersuchungen. Ein hoher MI deutet dabei auf einen weitgehend intakten Lebensraum mit einem hohen Anteil an K-Strategen hin. Mit Untersuchungen in Waldgebieten haben JOHNSTON et al. (1974) gezeigt, daß in gestörten Flächen K-Strategen in geringer Arten- und Individuenanzahl auftreten. FERRIS & FERRIS (1974) und YEATES (1981) stellten bei ähnlichen Untersuchungen eine besondere Indikatorfunktion der Dorylaimidae fest. Da Vertreter dieser Familie aber in sämtlichen in der vorliegenden Arbeit untersuchten Flächen – ob störungsfrei oder stark beeinflusst – vorkommen, ist der Aussagewert über die Naturbelassenheit von Dünenlebensräumen fraglich. Der Aussagewert des Maturity-Index genügt somit nicht allen Ansprüchen, da trotz deutlicher Unterschiede zwischen einzelnen Probeflächen die Werte sehr nah beieinander liegen. Es stellt sich die Frage, ob der MI, wenn er auf Artniveau ermittelt wird, eine bessere Differenzierungsmöglichkeit liefert. Diese Aufgabe ist aber wiederum nur von Spezialisten zu lösen und erfordert zudem einen enormen Arbeitsaufwand, dem die Aussagekraft dieses Index bisher nicht gerecht wird. Es bleibt somit offen, ob der Maturity-Index eine sinnvolle Größe für die Bewertung eines Ökosystems darstellt – zumindest solange die Determinierung der Arten sich als so schwierig erweist.

Betrachtet man die in Kapitel 5.5.7 Tabelle 22 angegebenen Maturity-Indices, so wird aus ihnen kein Unterschied für die untersuchten Vegetationseinheiten deutlich. In den oberen 40 cm des zu untersuchenden Substrates beträgt der MI für die Weißdünen-Standorte mit *Ammophila arenaria* 2,5 und für die degenerierenden Bestände von *Hippophaë rhamnoides* 2,7. In den Tiefen von 40 bis 100 cm liegt er bei 2,8 bzw. 2,7. Analog verhält es sich mit dem plant parasitic Index der sich zwischen 3,0 und 3,1 bzw. in den unteren Bodentiefen von 3,0 bis 3,2 bewegt. Anhand dieses Index sind die untersuchten Flächen demnach nicht zu unterscheiden.

Nach ZOON et al. (1993), der einen Transekt ausgehend von *Ammophila arenaria*-Beständen über *Ammophila*-Bestände mit *Hippophaë rhamnoides*-Jungwuchs bis hin

zu degenerierenden Hippophaë-Gebüschten untersuchte, wurde eine Veränderung des Maturity-Index von 2.28 auf 2.15 bis auf 3.12 festgestellt. Allerdings dürften die von ihm als degeneriert bezeichneten Hippophaë rhamnoides-Bestände, welche schon im Wiesenrandbereich liegen, nicht mit den degenerierten Stadien auf den Ostfriesischen Inseln vergleichbar sein. Die hier ausgewählten Bestände lagen stets noch im Dünenbereich und nicht auf beweideten Flächen.

Aufgrund der zahlreichen Unsicherheiten bei der "Nutzung" des MI wurde in der vorliegenden Arbeit eine Einteilung in trophische Gruppen vorgezogen. Sie erfolgte nach YEATES et al. (1993), wobei spezielle Kenntnisse zur Ernährungsweise soweit möglich berücksichtigt wurden. YEATES et al. (1993) unterscheiden acht trophische Gruppen, von denen in dieser Arbeit nur fünf – Herbivore, Fungivore, Bakteriovore, Carnivore und Omnivore – vertreten sind. Die sechste Gruppe, die hin und wieder gefunden wurde, bilden die entomopathogenen Nematoden. Sie treten sicher bestimmbar nur in geringer Individuenanzahl auf, obwohl ihr Anteil am Gesamtumfang größer sein dürfte. Diese Gruppe wurde den nicht identifizierten Larven und kleinen, schwer identifizierbaren Nematoden zugeordnet, für die größtenteils kein Vergleichsmaterial vorliegt.

Da diese Nahrungsgruppe sehr kleine Individuen umfaßt und in Bodenproben oft eine Reihe von Larven unbestimmbar bleiben, werden diese Juvenilen nicht bei der Auswertung berücksichtigt oder angeführt.

6.5.3 Verteilung der Nematoden in den untersuchten Vegetationseinheiten

Obwohl seit vielen Jahren Untersuchungen über die faunistische Besiedlung der deutschen Küsten durchgeführt werden, sind noch immer nicht alle Arten erschöpfend erfaßt. Zumeist beschränken sich die Untersuchungen auf die Makrofauna, da die Bearbeitung der Mikrofauna nur durch Spezialisten möglich und zudem viel aufwendiger ist. Die schwierige Erfassung der systematischen Artenkombination hat es bisher wohl auch verhindert, daß die freilebenden Nematoden intensiv untersucht wurden. Das Studium dieser freilebenden Arten spielt aber eine wichtige Rolle, da sie in ihrer Artenkombination auf Umweltfaktoren reagieren und überall in großer Artenanzahl vorhanden sind (GERLACH 1953). Die Mikrofauna reagiert in der Regel schneller als die höhere Pflanze auf Umwelteinflüsse, die Generationszeiten sind kürzer und die Vermehrungsraten höher (FOISSNER 1987). Für Untersuchungen von pflanzen-schädigenden Nematoden, Wurzelparasiten und deren Zysten werden meist genormte Verfahren eingesetzt (DECKER 1969, DUNGER & FIEDLER 1989), da viele Unter-

suchungen an Kulturpflanzen auf ackerbaulich genutzten Flächen durchgeführt werden.

Eine erste umfassende Abhandlung über "Die freilebenden Erdnematoden" verfaßte MICOLETZKY (1922). In dieser Arbeit werden unter anderem die phytophagen Gattungen Paratylenchus, Paraphelenchus und Longidorus erstmalig vorgestellt.

6.5.3.1 Literaturvergleich

Tab. 26: Daten von Nematodenuntersuchungen an der niederländischen Küste und in den USA (Es bedeuten: H: Hippophaë, j: jung, v: vital, po: post optimal, A: Ammophila).

Untersuchungsort		Goeree		Schouwen			Voorne	Voorne	Cape	Indian River
		Voorne					Texel		Henlopen	
Autor		OREMUS		ZOON et al.			V.D.PUTTEN	V.D.GOES	SELISKAR & HUETEL	
Untersuchungsjahr		1982		1993			1990	1990/91	1993	
Vegetation		Hj/A	H/po	A	H/v	H/po	A	A	A	A
	<i>Bitylenchus</i>			0	0	8				
	Criconematidae						1			
	<i>Helicotylenchus</i>			1	0	238			231	
	<i>Hoplolaimus</i>								32	35
	<i>Longidorus</i>	0	110	0	0	21			4	95
	<i>Meloidogyne</i>						5	4		88
	<i>Heterodera</i>			0	0	3	12	2		
	<i>Paratylenchus</i>			1	0	0		2		
	<i>Paratrichodorus</i>			0	0	1				
	<i>Pratylenchus</i>			1	3	4		3		
	<i>Rotylenchus</i>	135	0	1	0	5	4			
	<i>Trilineellus</i>								18	42
	Tylenchidae			13	82	4				
	<i>Tylenchorhynchus</i>			+	2	29	1	10		
	<i>Telotylenchus</i>	25	0	+	0	1				
	<i>Hemicyclophora</i>	1	0	0	+	0				
	<i>Mesocriconema</i>	20	0	3	10	3				
	<i>Geocenamus</i>	0	20							
	<i>Xiphinema</i>									11
	Summe Phytophage	181	130	19	97	317	23	21	285	271
	Summe Saprobionten	1160	415				188	240		
Bodenmenge		30 ccm		100 g			100 ml	100 ml	500 ccm	500 ccm

In Tabelle 26 sind die Ergebnisse von Nematodenuntersuchungen an der niederländischen Küste und in den USA zusammengefaßt.

Die Untersuchungen von OREMUS (1982) sind vergleichend in Beständen mit Hippophaë rhamnoides-Jungwuchs, der in Ammophila arenaria einwandert, und in "post-optimalen" Hippophaë-Gebüschern durchgeführt worden. Erfasst wurde bei dieser Untersuchung die Gesamtsumme der Nematoden aus 30 ccm Substrat, wobei nur die Gattungen der phytophagen Nematoden bestimmt wurden. Die Individuendichte in

den Stadien mit *Hippophaë rhamnoides*-Jungwuchs ist deutlich höher als in den absterbenden Sanddornbeständen. Unterschiede im Vorkommen der phytophagen Gattungen werden dabei deutlich. In den Jungwuchsstadien von *Hippophaë rhamnoides* dominiert die Gattung *Rotylenchus* deutlich vor *Telotylenchus* und *Mesocricone-ma*. In den absterbenden Sanddornbeständen dominiert die Gattung *Longidorus* deutlich vor *Geocenamus*.

ZOON et al. (1993) führten auf Schouwen eine ähnliche Transektanalyse durch. Hier dominierte in den *Ammophila arenaria*-Beständen die Familie Tylenchidae, die auch in den nachfolgenden vitalen *Hippophaë rhamnoides*-Beständen stark vertreten ist. In den degenerierenden *Hippophaë rhamnoides*-Gebüschern kommt die Gattung *Helicotylenchus* sehr häufig vor, und es tauchen die Gattungen *Longidorus* und *Tylenchorhynchus* auf. Unklar bleibt warum die Gattung *Bitylenchus* und *Tylenchorhynchus* aufgeführt sind, obwohl sie als synonym gelten.

Die Untersuchungen von VAN DER PUTTEN (1990) auf Vorne, Texel und Schouwen und von VAN DER GOES (1990/91) auf Vorne und Schouwen beschränken sich ebenfalls auf die Erfassung der phytophagen Nematoden in *Ammophila arenaria*-Beständen. Bestimmt wurde die Anzahl der Tiere in 100 ml Substrat. Dominierend sind bei diesen Forschungsergebnissen die Gattungen *Heterodera*, *Meloidogyne* und *Tylenchorhynchus*.

Ähnliche Studien – allerdings in Weißdünen mit *Ammophila breviligulata* – führten SELISKAR & HUETTEL (1993) am Cape Henlopen und am Indian River in den Vereinigten Staaten von Amerika durch. Sie analysierten die Anzahl von Phytophagen in 500 ccm Substrat, berücksichtigten aber keine weiteren Nahrungsgruppen. Die in diesen Untersuchungen dominierenden Taxa sind *Helicotylenchus* und *Longidorus*, und es treten größere Individuendichten bei den Gattungen *Hoplolaimus*, *Trilineellus* und *Xiphinema* auf. Diese Gattungen wurden bei den Untersuchungen auf Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangeroog nicht gefunden. Die Gattung *Xiphinema*, die vermutlich durch Fremdgehölze, die zur Anlage befestigter Dünenwege benutzt werden, eingetragen wurde, richtet in den USA verheerende Schäden in den Strandhaferbeständen an. Im norddeutschen Küstengebiet wurde die Gattung bisher nicht gefunden.

Tab 27: Übersicht über die gefundenen Nematodentaxa auf Wollin, Sylt und den Inseln Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge.

Untersuchungsort		Wollin	Sylt	Baltrum Langeoog Spiekeroog Wangerooge
Autor		KISIEL	BUSSAU	RIECK
Untersuchungsjahr		1970	1990	1994/95
Herbivore	<i>Anguina</i>			+
	Criconematidae			+
	<i>Helicotylenchus</i>			+
	<i>Hemicriconemoides</i>		+	+
	<i>Longidorus</i>		+	+
	<i>Meloidogyne</i>			+
	<i>Heterodera</i>			+
	<i>Paratylenchus</i>			+
	<i>Pratylenchoides</i>	+		+
	<i>Pratylenchus</i>	+	+	+
	<i>Rotylenchus</i>			+
	<i>Trichodorus</i>			+
	<i>Tylenchorhynchus</i>	+	+	+
	<i>Hemicycliophora</i>	+	+	+
	<i>Longidorella</i>	+		
<i>Mesocriconema</i>		+	+	
<i>Geocenamus</i>			+	
Fungivore	<i>Anomyctus</i>		+	
	<i>Aphelenchoides</i>	+	+	+
	<i>Diphtherophora</i>	+		+
	<i>Ditylenchus</i>	+		+
	<i>Filenchus</i>		+	+
	<i>Nothotylenchus</i>	+		
	<i>Paraphelenchus</i>	+		
	<i>Tylencholaimellus</i>	+		
	<i>Tylenchus</i>			+
	<i>Aphelenchus</i>			+
Bakteriovore	<i>Acrobeloides</i>	+	+	
	<i>Acrobelophis</i>		+	
	<i>Acrobeles</i>	+	+	+
	<i>Alaimus</i>		+	+
	<i>Anaplectus</i>		+	
	<i>Bathyodontus</i>	+	+	
	<i>Cephalobus</i>	+		+
	<i>Cervidellus</i>		+	
	<i>Chiloplacus</i>		+	
	<i>Haliplectus</i>		+	+
	<i>Heterocephalobus</i>		+	
	<i>Eucephalobus</i>		+	+
	<i>Mesorhabditis</i>	+	+	
	<i>Metateratocephalus</i>		+	
	<i>Panagrolaimus</i>	+		
	<i>Paracyatholaimus</i>		+	
	<i>Paramphidelus</i>		+	
	<i>Pellioiditis</i>		+	
	<i>Pelodera</i>	+		
	<i>Plectus</i>	+	+	+
<i>Prismatolaimus</i>	+		+	
<i>Rhabditis</i>	+		+	
<i>Teratocephalus</i>		+	+	
<i>Tylocephalus</i>		+		
<i>Wilsonema</i>	+	+	+	
Carnivore	<i>Choanolaimus</i>	+	+	+
	<i>Mononchus</i>	+		+
	<i>Mylonchulus</i>	+	+	
	<i>Tripyla</i>		+	+
	<i>Prionchulus</i>		+	
Omnivore	<i>Apocerlaimellus</i>		+	
	Dorylaimidae			+
	<i>Eudorylaimus</i>	+	+	
	<i>Mesodorylaimus</i>		+	
	<i>Thonus</i>		+	
<i>Thornia</i>	+			
Entomopathogene	Heterorhabditidae			+
	Steinernematidae			+

Die Untersuchungen von KISIEL (1970) auf Wollin orientieren sich entlang einer Sukzessionsserie. Die Sandbilanz wird als positiv mit starker Dünenneubildung beschrieben. Die Untersuchungen erfolgten ausgehend vom vegetationsfreien Strand, über Spülsaum und den Übergang zwischen Weißdüne und Graudüne bis hin zur Graudüne. Analysiert wurden jeweils 30 ccm aus einer Mischprobe von 500 bis 1000 g pro Fläche. Die Extraktion erfolgte mit dem BAERMANN-Trichter nach 12 - 24 Stunden, so daß die Angaben gut mit den Daten der vorliegenden Arbeit vergleichbar sind. Insgesamt wurden 54 Arten aus 42 Gattungen gefunden. In Tabelle 24 wurden aber nur Gattungen als Vergleich mit aufgenommen, die in den Vegetationseinheiten mit *Ammophila arenaria* nachgewiesen wurden. Arten aus dem Strand- und Spülsaumbereich wurden nicht berücksichtigt.

Vergleichbare Untersuchungen wie bei der vorliegenden Arbeit führte BUSSAU (1990) auf Sylt durch. Er untersuchte die freilebenden Nematoden aus Küstendünen und angrenzenden Biotoptypen. Zum Vergleich mit der vorliegenden Arbeit werden nur die Untersuchungsergebnisse aus den Weißdünen von Sylt herangezogen. Die Analysen wurden aus dem Substrat der oberen 0 bis 10 cm durchgeführt, von dem 250 ml aufgeschlämmt wurden. Die Nematoden wurden durch Dekantieren aus dem Überstand gewonnen.

Die nachfolgenden sieben Taxa treten auf Wollin, Sylt und den untersuchten Ostfriesischen Inseln gemeinsam auf: *Pratylenchus*, *Hemicycliophora*, *Tylenchorhynchus*, *Aphelenchoides*, *Acrobeles*, *Plectus*, *Wilsonema* und *Choanolaimus*. Wie Tabelle 24 zu entnehmen ist, sind fünfzehn Taxa auf Sylt und den untersuchten Ostfriesischen Inseln vorhanden. Auffällig ist die größere Anzahl phytophager Gattungen auf Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge gegenüber Sylt, wohingegen hier die bakteriovoren Nematodengattungen stärker vertreten sind. Erstaunlicherweise wurden auf Sylt weder *Meloidogyne* noch *Heterodera* in den untersuchten Küstendünen gefunden, ebenso *Cephalobus*, *Mononchus* und *Dorylaimidae*, die auf den Ostfriesischen Inseln sehr häufig und in fast jeder Vegetation anzutreffen waren.

6.5.3.2 Der Einfluß der Vegetation auf die räumliche Verteilung der Nematoden

Eine genaue Untersuchung der Wurzelhorizonte in den untersuchten Vegetationseinheiten ist bei der Interpretation der Nematodenvorkommen und ihren unterschiedlichen Aufenthaltsschwerpunkten sicher hilfreich. In Kapitel 5.5.4.2 Tabelle 20 wurde die Vertikalverteilung der Nematoden in den untersuchten Flächen dargestellt. Es läßt

sich aus diesen Befunden aber keine eindeutige Zuordnung zum Wurzelhorizont vornehmen.

ZOON et al. (1993) haben an Hippophaë rhamnoides-Jungpflanzen die Verteilung phytophager Nematoden im Wurzelbereich untersucht. Das Untersuchungsergebnis zeigte, daß sich im Rhizosphärenbereich grundsätzlich eine beträchtlich größere Anzahl an phytophagen Nematoden aufhielt als im übrigen Substrat. Auch aus unveröffentlichten Untersuchungen von BUSSAU (1989) ist bekannt, das Dünen-nematoden auf Wurzelausscheidungen von Ammophila arenaria reagieren. Nach MAGNUSSON (1983) beeinflußt ein starker Unterwuchs von Gräsern die Zusammensetzung der Nematodenzönose in jedem Falle. Andere Effekte wie Düngung, saurer Regen und Streuzersetzung werden davon oft überdeckt (YEATES 1981).

6.5.4 Standortfaktoren und Nematoden

Nach den in dieser Arbeit gewonnenen Daten ist die Verteilung der trophischen Nematoden-Gruppen vom Nahrungsangebot, vom pH-Wert, dem Gehalt des Bodens an organischer Substanz, der Bodenfeuchte und der Bodentextur abhängig. Ebenso spielt die Vegetationsbedeckung eine wichtige Rolle, da hierdurch die Temperatur des Substrates und die Auswirkungen von Niederschlägen beeinflußt werden. Die Auswirkungen von Temperatur und Niederschlag übertreffen nach YEATES (1981) bei weitem die der euedaphischen Faktoren. Die Wohndichte der Nematoden wird stark durch die Bodenparameter und die Vegetation geprägt. Die immissionsbedingte Versauerung der Böden kann ebenfalls sehr unterschiedlich auf die Bodentiere wirken. Der pH-Wert hat einen starken Einfluß, da er sich direkt auf das Bakterien- und Pilzwachstum auswirkt, wohingegen die Auswirkungen der organischen Substanz hauptsächlich die oberen Bodenschichten betreffen (BASSUS 1964).

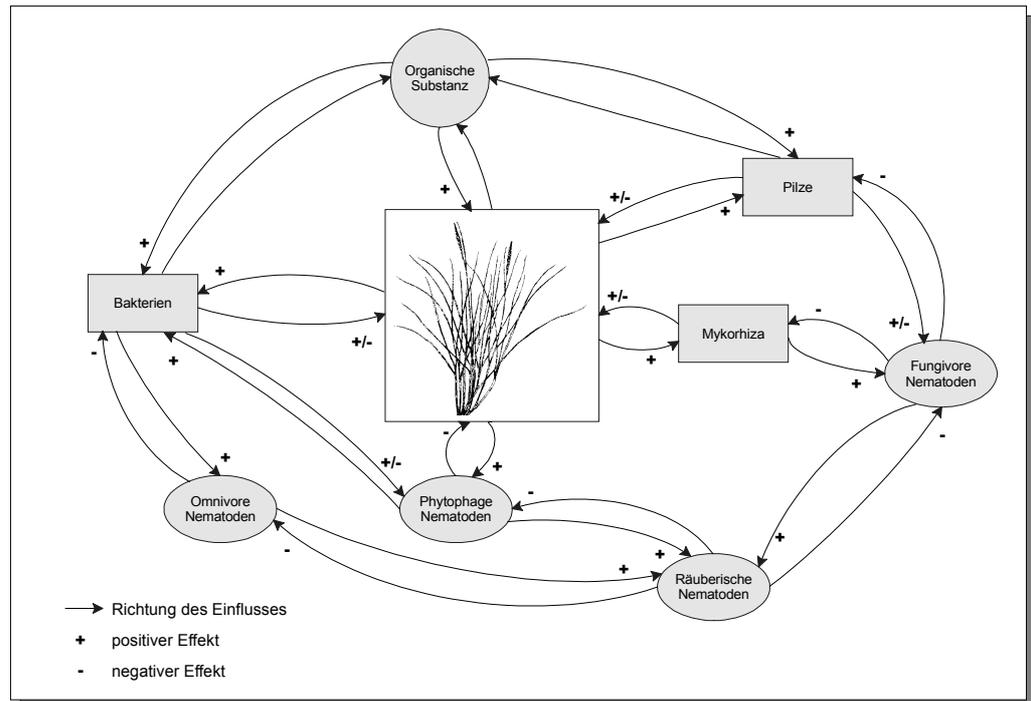


Abb. 57: Schematische Darstellung der Interaktionen zwischen Pflanzen, Boden und Nematoden.

In Abbildung 57 werden die Zusammenhänge und Wirkungsmechanismen zwischen den Pflanzen, ihrer Mykorrhiza bzw. Aktinorrhiza, dem Standort und den unterschiedlichen Ernährungsgruppen bei den Nematoden aufgezeigt. Die Frage, inwieweit die Nematoden Einfluß auf die Vitalität der Pflanzenarten haben ist demzufolge nicht einfach zu beantworten. Erschwerend kommt hinzu, daß eine Vielzahl der Nematoden keine direkte Wirkung auf die Pflanze ausüben. Der größere Anteil wirkt indirekt und auch erst im Kreislauf zweiter Ebene auf die Pflanze. Bei sehr großen Schäden innerhalb der Vegetation müssen deshalb entweder Massenpopulationen von pflanzenparasitären Nematoden auftreten oder Viren durch die Nematoden übertragen werden.

7 Literaturverzeichnis

- ABBOTT, L. K., ROBSON, A. D. and DE BOER, G. (1984): The effect of phosphorus on the formation of hyphae in soil by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus fasciculatum*. - *New Phytologist* 97: 437 - 446.
- ABBOTT, L. K. & C. GAZEY (1994): An ecological view of the formation of VA mycorrhizas. - *Plant and Soil* 159: 69 - 78.
- ABDEL WAHAB, A. M. (1975): Nitrogen fixation by *Bacillus* strains isolated from the rhizosphere of *Ammophila arenaria*. - *Plant and Soil* 42: 703 - 708.
- AG BODENKUNDE (1982): *Bodenkundliche Kartieranleitung*. - Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe und geologische Landesämter in der Bundesrepublik Deutschland, 3. Aufl.: 331 pp., Hannover.
- AHMADJIAN, V., PARACER, S. (1986): *Symbiosis, An Introduction to Biological Associations*. - Clark University, Hanover and London: 212 pp.
- AKKERMANS, A. D. L. (1971): Nitrogen fixation and nodulation of *Alnus* and *Hippophae* under natural conditions. - Ph. D. thesis University of Leiden, the Netherlands. 85 S.
- ALLEN, E. B. (1984): The role of mycorrhizae in mined land diversity. - In: In *Proceedings of the 3rd biennial symposium on surface coal mine reclamation of the Great Plains*, Billings, Montana, Montana State University, Boznan, MT: 273 - 295.
- ALLEN, E. B. & M. F. ALLEN (1980): Natural re-establishment of vesicular-arbuscular mycorrhizae following stripmine reclamation in Wyoming. - *Journal of Applied Ecology* 17: 139 - 147.
- ALLEN, E. B. & M. F. ALLEN (1988): Facilitation of succession by the nonmycotrophic colonizer *Salsola kali* (Chenopodiaceae) on a harsh site: effects on mycorrhizal fungi. - *American Journal of Botany* 75: 257 - 266.
- ALLEN, E. B. & M. F. ALLEN (1990): The mediation of competition by mycorrhizae in successional and patchy environments. - In: *Perspectives on Plant Competition*, ed. J. B. Grace and G. D. Tilman, Academic Press, New York: 367 - 389.
- ALLEN, M. F., ALLEN, E. B. & P. D. STAHL (1984a): Differential niche response of *Bouteloua gracilis* and *Pascopyrum smithii* to VA mycorrhizae. - *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 111: 316 - 325.
- ALLEN, M. F., ALLEN, E. B. & C. F. FRIESE (1989a): Responses of non-mycotrophic plant *Salsola kali* to invasion by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. - *New Phytologist* 111: 45 - 49.
- ALPHEI, J. (1995): Die freilebenden Nematoden von Buchenwäldern mit unterschiedlicher Humusform: Struktur der Gemeinschaften und Funktion in der Rhizosphäre der Krautvegetation. - *Ber. des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, Bd. 125*: 165 pp.
- AL-RADDAD, A. (1983): Untersuchungen zur Aktivität der endotrophen Mykorrhiza in Abhängigkeit von der Wirt-Pilzkombination. - *Diss. Univ. Hannover*: 180 pp.

- ANDRÁSSY, I. (1976): Evolution as a basis for the systematization of nematodes. - Pitman Publishing: 288 pp., San Francisco.
- ANDRÁSSY, I. (1984): Klasse Nematoda. Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas. - Fischer Verlag: 509 pp., Stuttgart.
- ANDRESEN, H. et al. (1990): Long-term changes of salt marsh communities by cattle grazing. - *Vegetatio* 89: 137 - 148
- ARCHIBOLD, O. W. (1995): Ecology of world vegetation. - Department of Geography, University of Saskatdewan, Saskatoon, Canada, 510 pp.
- ARENDS, E. (1910): Pflanzengeographische und biologische Betrachtungen über den Sanddorn (*Hippophae rhamnoides* L.) auf Juist und anderen Nordseeinseln. - Jahrbuch des Prov.- Museums zu Hannover, I. Teil
- ASSHEUER, T. (1995): Vertikalverteilung pflanzenparasitärer Nematoden im Boden. - Diss. Fachbereich Agrarwissenschaften-Phytopathologie und Angewandte Zoologie, Gießen.
- AUGUSTINE, M. T. & W. CURTIS SHARP (1969): Effect of several fertilizer treatments on the production of American Beachgrass culms. - *Agronomy Journal* Vol. 61: 43 - 45.
- AZCON-AGUILAR, C., DIAZ-RODRGUEZ, R. M. & J.-M. BAREA (1986): Effect of soil micro-organisms on spore germination and growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus maseae*. - *Trans. Br. mycol. Soc.* 86: 337 - 340.
- BACKHAUS, G. F. (1984): Untersuchungen zur Nutzung der endotrophen (VA) Mykorrhiza in der gärtnerischen Pflanzenproduktion. - Diss. Univ. Hannover.
- BAERMANN, G. (1917): Eine einfache Methode zur Auffindung von Ankylostomum- (Nematoden)-Larven in Erdproben. - *Geneesk. Tijdschr. Ned.- Indië* 57: 131 - 137.
- BALDUR, G., St. KRÖPELIN, J. RICHTER, E. CZIESLA (1985): Parabeldünen am Wadi Howar. Besiedlung und Klima in neolithischer Zeit im Nordsudan: - *Geowissenschaften in unserer Zeit*, 3. Jhrg. Nr. 4: 105-112.
- BALDWIN, K. A. & M. A. MAUN (1983): Microenvironment of Lake Huron sand dunes. - *Can. J. Bot.* 61: 241 - 255.
- BALOGH, J. (1958): Lebensgemeinschaften der Landtiere. Ihre Erforschung unter besonderer Berücksichtigung der zoözoologischen Arbeitsmethoden. - Akademie Verlag Berlin, 560 pp.
- BAKKER, J. P. (1989): Effects of Grazing and Hay-making on Waddensea Saltmarshes. - The second Trilateral Working Conference on Saltmarsh Managment in the Wadden Sea Region, Romo, Denmark.
- BARENDREGT, A. (1982): The coastal heathland vegetation of the Netherlans and notes on inland *Empetrum* heathlands, *Phytocoenologia* 10/4 : 425 - 462.
- BARKMAN, J. J. (1990): Controversis and perspectives in plant ecology and vegetation science. - *Phytocoenologia* 18(4): 565 - 589.

- BASSUS, W. (1964): Zur Bodenfauna degradiertes Kiefernbestände. - *Pedobiologia* 3: 245 - 255.
- BELL, A. (1994): *Illustrierte Morphologie der Blütenpflanzen*. - UTB für Wissenschaft, Stuttgart: 276-277.
- BENECKE, W. (1930): Zur Biologie der Strand- und Dünenflora. 1. Vergleichende Versuche über die Salztoleranz von *Ammophila arenaria* L. und *Agropyron junceum* L.. - *Ber. dt. bot. Ges.* 48: 127 - 139.
- BERNHARDT, K.-G. (1993): Untersuchungen zur Besiedlung und Dynamik der Vegetation von Sand- und Schlickpionierstandorten. - *Dissertationes Botanicae* Bd. 202: 1 - 143.
- BETHLENFALVAY, G. J. and H. SCHÜEPP (1994): Arbuscular mycorrhizas and agrosystem stability. - *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*. S. Gianinazzi and H. Schüepp (eds.), Birkhäuser Verlag Basel: 117 - 131.
- BIERMANN, B. and R.G. LINDERMAN (1981): Quantifying vesicular-arbuscular mycorrhizae: A proposed method towards standardization. - *New Phytologist* 87: 63 - 67.
- BJÖRKMANN, E. (1942): Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. - *Symb. Bot. Ups.* IV: 2.
- BÖHLMANN, D. (1982): *Ökophysiologisches Praktikum, Grundlagen des Pflanzenwachstums*. - Pareys Studentexte 33, Bio-Praktika.
- BOERBOOM, J. H. A. (1960): De Plantengemeenschappen van de Wassenaarse Duinen. - *Medelingen van de Landbouwhogeschool te Wageningen, Nederland* 60 (10): 135 pp.
- BOGENRIEDER, A. et al. (1991): *Reichtum Natur, Bilder einer Kulturlandschaft*. - Hrsg. Landkreis Breisgau-Hochschwarzwald, 1. Aufl. 128 pp. Freiburg.
- BONFANTE, P. & S. PEROTTO (1995): Strategies of arbuscular mycorrhizal fungi when infecting host plants. - *New Phytologist* 130: 3 - 21.
- BONGERS, T. (1988): *De Nematoden van Nederland*. - *Natuurhistorische Bibliotheek van de KNNV onder redactie van H.D. van Bohemen, D.A.G. Buizer en A. Littel*: Nr. 46: 408 pp., Wageningen.
- BONGERS, T. (1990): The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83: 14-19.
- BORNKAMM, R. et al. (1991): *Liste Populationsbiologisch relevanter Begriffe*. - Hrsg. Schmid, B., Stöcklin, J. (*Populationsbiologie der Pflanzen* 351 pp.): 9 - 15. Basel, Boston, Berlin.
- BOULLARD, B. (1960): Licht und Mykorrhiza (Light and mycorrhizae). - *Mykorrhiza Symposium*: 315 - 329.
- BOWEN, G.D. and A.D. ROVIRA (1961): The effects of micro-organisms on plant growth. I. Development of roots and root hairs in sand and agar. - *Plant and Soil* 15: 166 - 188.

- BRAUN-BLANQUÉT, J. (1964): Pflanzensoziologie. - 3. Aufl.: 865 pp.
- BRAUN-BLANQUÉT, J. & W. C. DE LEEUW (1936): Vegetationsskizze von Ameland. - *Nederl. Kruidk. Arch.* 46: 359 - 393.
- BROWN, I.C. (1958): Soil fungi of some British sand dunes in relation to soil type and succession. - *Journal of Ecology* 46: 641 - 664.
- BROWN, M. F. & E. J. KING (1984): Morphology & histology of vesicular-arbuscular mycorrhizae. A. Anatomy & cytology. - Schenk, N. c. (Hrsg.): *Methods & principles of mycorrhizal research*. The American Phytopathological Society St. Paul, Minnesota: 15 - 21.
- BUCHENAU, F. (1875): Weitere Beiträge zur Flora der ostfriesischen Inseln. - *Abh. Nat. Ver. Bremen* 4: 217-277.
- BUCHENAU, F. (1882): Fernere Beiträge zur Flora der ostfriesischen Inseln. - *Abh. Nat. Ver. Bremen* 7/1: 73-82.
- BUCHENAU, F. (1889): Die Pflanzenwelt der ostfriesischen Inseln. *Abh. Nat. Ver. Bremen* Bd. XI, Heft 1.
- BUCHENAU, F. (1901): Flora der ostfriesischen Inseln. - 4. Aufl., 213 S., Leipzig.
- BUCHWALD, K. (1990): Nordsee - Ein Lebensraum ohne Zukunft? - 1. Aufl., Verlag Die Werkstatt Göttingen, 552 pp.
- BÜTTNER, V. (1988): Untersuchungen zur Ökologie der Nematoden eines Kalkbuchenwaldes. - *Nematologica* 35: 234-247.
- BUND (1967 - 1987): Pflanzen und Tiere der Insel Norderney, Artenlisten. 20 Jahre Bund für Naturschutz, Norderney.
- BUSSAU, C. (1990): Freilebende Nematoden aus Küstendünen und angrenzenden Biotopen der deutschen und dänischen Küsten. I. Gesamtüberblick und Chromadorida (Nematoda). - *Zoologischer Anzeiger* 225: 161 - 188.
- BUSSAU, C. (1990): Freilebende Nematoden aus Küstendünen und angrenzenden Biotopen der deutschen und dänischen Küsten. II. Monhysterida, Enoplida und Trefusiida (Nematoda). - *Zoologischer Anzeiger* 225: 189 - 209.
- BUSSAU, C. (1990): Freilebende Nematoden aus Küstendünen und angrenzenden Biotopen der deutschen und dänischen Küsten. IV. Rhabditida und Tylenchida. - *Zoologischer Anzeiger* 226: 114 - 148.
- BUTINH. (1989): Krankheiten der Wald- und Parkbäume, Diagnose - Biologie - Bekämpfung. - *Baumzeitung* 1/92: 9 - 11.
- BRUNDRETT, M. C., PICHE, Y. & R. L. PETERSON (1984): A new method for observing the morphology of vesicular-arbuscular mycorrhizae. - *Can. J. Bot.* 62: 2128 - 2134.
- CANZLER, G. (1986): Baltrum. Die Geschichte der Nordseeinsel. - Verlag A.H.F. Dunkmann, Aurich: 7-11, 127-128, 141.
- CAREY, A. E. & F. W. OLIVER (1918): *Tidal Lands*. London.

- CAREY, P. D. et al. (1992): A field study using the fungicide benomyl to investigate the effect of mycorrhizal fungi on plant fitness. - *Oecologia* 90: 550 - 555.
- CARLING, D. E. & M. F. BROWN (1982): Anatomy and physiology of vesicular-arbuscular mycorrhizal and nonmycorrhizal roots. - *Phytopathology* 72: 1108 - 1114.
- CHANTANAO, A. & H. J. JENSEN (1969): Saprozoic nematodes as carriers and disseminators of plant pathogenic bacteria. - *J. Nematology* 1: 216 - 218.
- CHRISTIANSEN, W. (1961): Flora der nordfriesischen Inseln. - 127 S., Hamburg.
- CLEMENTS, F. E. (1916): Plant succession: an analysis of the development of vegetation. - Carnegie Institute of Washington No. 242: 1 - 512.
- COWLES, H. C. (1899): The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. - *Bot. Gaz.* 27: 95 - 308.
- CRAWLEY, M. J. (1993): Succeeding in the sand dunes. - *Nature*. Vol. 362, 17 - 18.
- CROWELL, H. F. & R. E. J. BOERNER (1988): Influence of mycorrhizae and phosphorus on belowground competition between two old-field annuals. - *Environmental and Experimental Botany* 28: 381 - 392.
- CRUSH, J. R. (1974): Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza in herbage legumes. - *New Phytologist* 73: 743 - 749.
- DAFT, M. J. & E. HACSKAYLO (1976): Arbuscular mycorrhizas in anthracite and bituminous coal wastes of Pennsylvania. - *Journal of Applied Ecology* 13: 523 - 531.
- DECKER, H. (1969): Phytonematologie. Biologie und Bekämpfung pflanzenparasitärer Nematoden. - VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, 526 S., Berlin.
- DE GOEDE, R. G. M. (1993): Terrestrial Nematodes in a changing environment. - Thesis, Agricultural University, Wageningen.
- DE GOEDE, R. G. M., DEKKER, H.H. (1993): Effects of liming and fertilization on nematode communities in coniferous forest soils. - *Pedobiologia* 37: 193 - 209.
- DE GOEDE, R. G. M., VERSCHOOR, B. C. & GEORGIEVA, S. S. (1993): Nematode distribution, trophic structure and biomass in a primary succession of blown-out areas in a drift sand landscape. - *Fundamental and Applied Nematology* 16: 525 - 538.
- DE LEEUW, J. et al. (1989): Year to Year Variation in Peak, Above - Ground Biomass of six Salt-Marsh Angiosperm Communities as Related to Rainfall Deficit and Inundation Frequency. - *Aquatic Botany* 36: 139 - 151, Amsterdam.
- DE MAN, J. G. (1884): Die frei in der reinen Erde und im süßen Wasser lebenden Nematoden. - *Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen* 5: 1 - 104.
- DENNIS, R.W.G. (1983): Fungi of *Ammophila arenaria* in Europe. - *Rev. Biol.* 12: 15 - 47.

- DE ROOIJ-VAN DER GOES, P. C. E. M. (1995): The role of plant-parasitic nematodes and soil-borne fungi in the decline of *Ammophila arenaria* (L.) Link. - *New Phytologist* 129: 661-669.
- DE ROOIJ-VAN DER GOES, P. C. E. M., W. H. VAN DER PUTTEN and B. A. M. PETERS (1995): Effects of sand deposition on the interaction between *Ammophila arenaria*, plant-parasitic nematodes, and pathogenic fungi. - *Can. J. Bot.* 73: 1141 - 1150.
- DE ROOIJ-VAN DER GOES, P. C. E. M., W. H. VAN DER PUTTEN and C. VAN DIJK (1995): Analysis of nematodes and soil-borne fungi from *Ammophila arenaria* (Marram grass) in Dutch coastal foredunes by multivariate techniques. - *European Journal of Plant Pathology* 101: 149 - 162.
- DE ROOIJ-VAN DER GOES, P. C. E. M. (1996): Soil-borne plant pathogens of *Ammophila arenaria* in coastal foredunes. - Thesis Landbouw Universiteit Wageningen: 143 pp.
- DESHMUKH, I. K. (1979): Fixation, accumulation and release of energy by *Ammophila arenaria* in a sand dune succession. In *Ecological processes in coastal environments*. Edited by R. L. Jeffries and A. J. Davy. - Blackwell Scientific Publications, London: 353 - 362.
- DEUTSCHER WETTERDIENST (193-1995): Monatlicher Witterungsbericht. - Deutscher Wetterdienst, Offenbach.
- DIERSSEN, K. (1990): Einführung in die Pflanzensoziologie. Darmstadt, - 241pp.
- DIJKEMA, K. W. & W. J. WOLFF (1983): Flora and Vegetation of the Wadden Sea islands and coastal areas. - In: Wolff, W. J. (ed.): *Ecology of Wadden Sea*. - 9. Aufl., Bd. 3, 413 S., Rotterdam.
- DIN (1994): Deutsches Einheitsverfahren zur Wasser-, Abwasser- und Schlammuntersuchung. - Verlag Chemie, Band I - IV, 30. Lieferung.
- DISRAELI, D. J. (1984): The effect of sand deposits on the growth and morphology of *Ammophila breviligulata*. - *Journal of Ecology* 72: 145-154.
- DODD, J. C. (1994): Approaches to the study of the extraradical mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi. In: Gianinazzi, S. & H. Schüep (Hrsg.): *Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems*. Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Berlin: 147 - 166.
- DOING, H. (1985): Coastal fore-dune zonation and succession in various parts of the world. - *Vegetatio* 61: 65 - 75.
- DOING, H. (1990): Inleiding tot de Landschapsecologie van het zuidlijk deel van Texel. - *K.N.A.G. Geografisch Tijdschrift XXIV n.r. 5*: 447 - 452.
- DOMINIK, T. (1951): Badania mykotrofizmu roślinności wydm nadmorskich i srodladowych. - *Acta Societatis Botanica Polonica* 21 (1-2): 125 - 164.
- DUDDRIDGE, J. A. et al. (1988): The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. III. Ultrastructural and autoradiographic analysis of interplant carbon distribution through intact mycelial systems. - *New Phytologist* 108: 183 - 188.

- DUNGER, W. (1983): Tiere im Boden. - Die neue Brehm-Bücherei 327. T.A. Ziemsen Verlag, DDR Wittenberg Lutherstadt: 280 pp.
- DUNGER, W., H.J. FIEDLER (1989): Methoden der Bodenbiologie. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 432 pp.
- EHLERS, J. (1984): Platenwanderung an der ostfriesischen Küste ? Ergebnisse der Luftbildauswertung von zwei Befliegungen der Wichter Ee (zwischen Norderney und Baltrum) im Sommer 1982. - Mitt. Geol.- Paläont. Inst. Univ. Hamburg, 57: 123 - 129.
- EHLERS, J. (1986): Phasen der Dünenbildung auf den Inseln des Wattenmeeres. - Berliner Geogr. Studien, 20: 27 - 38.
- EHLERS, J. (1990): Fremdenverkehr auf den Inseln. Mitt. d. Geographischen Gesellschaft in Hamburg Bd. 80: 505 - 517.
- EHRNSBERGER, R. Hrsg. (1993): Bodenmesofauna und Naturschutz. Naturschutz und Landschaftspflege in Nordwestdeutschland Bd. 6: 452 pp. Cloppenburg.
- EKSCHMITT, K. & B. BRECKLING (1994): Competition and coexistence: The contribution of modelling to the formation of ecological concepts. - Ecol. Modelling 75/76: 71 - 82.
- ELDRED, R. A. & M. A. MAUN (1982): A multivariate approach to the problem of decline in vigour of *Ammophila*. - Ca. J. Bot. Vol. 60: 1371 - 1380.
- ELLENBERG, H. (1956): Grundlagen der Vegetationsgliederung. I. Teil: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. - In: Einführung in die Phytologie von Heinrich Walter: 136 pp., Stuttgart.
- ELLENBERG, H. (1979): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Scripta Geobotanica 2. Aufl.: 7 - 111.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. - 5., stark veränd. und verb. Aufl., Ulmer Verlag: 1095 pp., Stuttgart.
- ENGELMANN, H.-D. (1978): Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden. - Pedobiologia, Bd. 18: 378 - 380.
- ERNST, W. H. O. (1985): Some considerations of and perspectives in coastal ecology. - Vegetatio 62: 533 - 545.
- ERNST, W.H.O., W.E. VAN DUIN and G.T. OOLBEKKING (1984): Vesicular-arbuscular mycorrhiza in dune vegetation. Acta Bot. Nerl. 33(2): 151 - 160.
- ESCHRICH, W. (1995): Funktionelle Pflanzenanatomie. - Springer Verlag, Heidelberg: 37 - 38.
- FERRIS, V. R. and FERRIS, J. M. (1974): Inter-relationships between nematode and plant communities in agricultural ecosystems. - Agro-Ecosystems 1: 275-299.

- FINLAY, R. D. & D. J. READ (1986): The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. I. Translocation of ¹⁴C-labelled carbon between plants interconnected by a common mycelium. - *New Phytologist* 103: 143 - 156.
- FINSCHOW, G., H. KUHBIER (1980): Die Dünenstinkmorchel *Phallus hadriani* Vent. ex Pers. auf Minsener Oldeog. - *Drosera* 80(1): 13 - 16.
- FISCHER, A. (1989): Die Pflanzenpopulation in ihrer Umwelt. - *Verh. Ges. Ökologie* 18: 645 - 653.
- FISCHER, H. (1975): Aufbau, Standortverhältnisse und Pflanzenverbreitung der ostfriesischen Inseln. - *Naturwissenschaftl. Rundschau* Jhrg. 28 Heft 4: 109 - 115, Stuttgart.
- FITTER, A. H. (1977): Influence of mycorrhizal infection on competition for phosphorus and potassium by two grasses. - *New Phytologist* 79: 119 - 125.
- FITTER, A. H. (1985): Functioning of vesicular-arbuscular mycorrhizas under field conditions. - *New Phytologist* 99: 257 - 265.
- FOCKE, W. O. (1873): Beiträge zur Kenntnis der Flora der ostfriesischen Inseln. - *Abh. Nat. Ver. Bremen* 3: 305-323.
- FOCKE, W. O. (1906): Aenderungen der Flora an der Nordseeküste. - *Abh. Nat. Ver. Bremen* 18: 175-181.
- FOCKE, W. O. (1909): Die Vegetation der Dünen und des Strandes von Wangerooge. - *Abh. Nat. Ver. Bremen* 19: 509-519.
- FOISSNER, W. (1987): Soil protozoa: fundamental problems, ecological significance, adaptations in ciliates and testaceans, bioindicators and guide to the literature. *Progr. Protistol* 2: 69-212.
- FOISSNER, W. (1993): Soil protozoa as bioindicators in ecosystems under human influence. - In: Darbyshire J. F. (ed.) *Soil Protozoa* CAB Int. Wallingford Oxon UK.
- FORSTER, S. M. (1979): Microbial aggregation of sand in an embryo dune system. - *Soil Biol. Biochem.* Vol. 11: 537 - 543.
- FORSTER, S. M. & T. H. NICOLSON (1981): Aggregation of sand from a maritime embryo sand dune by microorganisms and higher plants. - *Soil Biol. Biochem.* 13: 199 - 203.
- FORSCHUNGSBEIRAT WALDSCHÄDEN / LUFTVERUNREINIGUNGEN (1989): *Bilogie der Waldböden* Kap. 4: 465 - 486.
- FORTUNER, R. (1988): *Nematode identification and expert system technology*. NATO ASI Series, Plenum Press, New York 162, 386 pp.
- FRANCIS, R., FINLAY, R. D. & D. J. READ (1986): Vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural vegetation IV. Transfer of nutrients in inter- and intra-specific combinations of host plants. - *New Phytologist* 102: 103 - 111.
- FRECKMAN, D. W., MANKAU, R. & H. FERRIS (1975): Nematode community structure in desert soils: Nematode recovery. - *J. Nematology* 7: 343 - 346.

- FRECKMAN, D. W. & E. P. CASWELL (1985): The ecology of nematodes in agroecosystems. - *Ann. Rev. Phytopathology* 23: 275 - 296.
- FRIESE, C. F. & M. F. ALLEN (1991): The spread of VA mycorrhizal fungal hyphae in the soil: inoculum types and external hyphal architecture. - *Mycologia* 83: 409 - 418.
- FROMKE, A. (1996): Vergleichende geobotanische Untersuchungen der Ostfriesischen Inseln Baltrum und Langeoog im Nationalpark "Niedersächsisches Wattenmeer". - Dissertation Universität Hannover, 229 pp.
- GARDNER, I. C., D. M. CLELLAND & A. SCOTT (1984): Mycorrhizal improvement in non-leguminous nitrogen fixing associations with particular reference to *Hippophaë rhamnoides* L. - *Plant and Soil* 78: 189 - 199.
- GÉHU, J. M. (1960): La végétation des levées de galets du littoral français de la Manche. - *Bulletin de la Société Botanique de Nord France*, 13: 141 - 152.
- GERAERT, E. (1967): Results of a study on the ecology of plantparasitic and freeliving soil-nematodes. - *Ann. Soc. r. Zool. Belg.*, 97: 59-64.
- GERDEMANN, J. W. (1975): Vesicular-arbuscular mycorrhizae.- In: Torrey, J. B. & D. T. Clarkson (Hrsg.): The development and function of roots. Academic Press, London: 575 - 591.
- GERLACH, S. A. (1953): Die biozönotische Gliederung der Nematodenfauna an den deutschen Küsten. - *Z. für Morph. Ökol. der Tiere* 41: 411 - 512.
- GERLACH, A. (1991): Entwicklung des Stickstoffkreislaufs in einer Dünen sukzession auf Spiekeroog. - In: Haeseler, V. & P. Janiesch (Hrsg.): 3. Oldenburger Workshop zur Küstenökologie. - Universität Oldenburg: 57.
- GERLACH, A. (1993): Biogeochemistry of nitrogen in coastal dune succession on Spiekeroog. - *Phytocoenologia* 23: 115 - 127.
- GERLACH, A.; ALBERS, E. A. & W. BROEDLIN (1994): Development of the nitrogen cycle in the soil of a coastal dune succession. - *Acta. Bot. Neerl.* 43: 189 - 203.
- GIANINAZZI-PEARSON, V. & S. GIANINAZZI (1983): the physiology of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots. - *Plant and Soil* 71: 197 - 209.
- GILLHAM, M. E. (1955): Ecology of the Pembrokeshire Islands, III The effect of grazing on the vegetation. - *Journal of Ecology* 43: 172 - 206.
- GIMMINGHAM, C. H. (1964): Maritime and sub-maritime communities. Burnett, J. H. (ed.): The vegetation of Scotland: 67 - 112.
- GIOVANNETTI, M. & T. H. NICOLSON (1983): Vesicular-arbuscular mycorrhizas in Italian sand dunes. - *Trans. Br. mycol. Soc.* 80: 552 - 557.
- GISI, U. et al. (1997): Bodenökologie. - 2., neu bearb. und erw. Auflage. Thieme Verlag: 350 pp., Stuttgart.
- GLAVAC, C. (1996): Vegetationsökologie: Grundfragen, Aufgaben, Methoden. - Fischer-Verlag: 358 pp., Stuttgart.

- GOODEY, T. (1963): Soil and Freshwater Nematodes. Second edition, revised and rewritten by J.B. Goodey: 544 pp., London.
- GRAHAM, J. H., R. T. LEONARD & J. A. MENGE (1981): Membrane-mediated decrease in root exudation responsible for phosphorus inhibition of vesicular-arbuscular mycorrhiza formation. - *Plant Physiol.* 68: 548 - 552.
- GREIG-SMITH, P. (1961): Data on pattern within plant communities. II. *Ammophila arenaria* (L.) Link. - *Journal of Ecology* 49: 703 - 708.
- GRIFFITHS, B. S., YOUNG, I. M. & B. BOAG (1991): Nematodes associated with the rhizosphere of barley (*Hordeum vulgare*). - *Pedobiologia* 35: 265 - 272.
- GRIME, J. P. et al. (1987): Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. - *Nature* 328: 420 - 422.
- HALL, I. R. (1978): Effects of endomycorrhizas on the competitive ability of white clover. - *New Zealand Journal of Agricultural Research* 21: 509 - 515.
- HALL, I. R. (1979): Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizas on growth of white clover, lotus, and ryegrass in some erod soils. - *New Zealand Journal of Agricultural Research* 22: 479 - 484.
- HARLEY, J. L. & S. E. SMITH (1983): *Mycorrhizal symbiosis*. - Academic Press, London, New York.
- HARLEY, J. L. & E. L. HARLEY (1987): A check-list of mycorrhiza in the British Flora. - *New Phytologist* (Suppl.) 105: 1 - 102.
- HARLEY, J. L. & E. L. HARLEY (1990): A check-list of mycorrhiza in the British Flora second adenda and errata. - *New Phytologist* 115: 699 - 711.
- HARRISON, J. M. & C. D. GREEN (1976): Comparison of centrifugal and other methods for standardization of nematodes from soil. - *Ann. I Appl. Biol.* 82: 299 - 308.
- HASSOUNA, M. G. & P. F. WAREING (1964): Possible role of rhizosphere bacteria in the nitrogen nutrition of *Ammophila arenaria*. - *Nature* 202: 467 - 469.
- HEMPEL, L. (1980): Zur Genese von Dünengenerationen an Flachküsten. Beobachtungen auf den Nordseeinseln Wangerooge und Spiekeroog. - *Zeitschr. f. Geomorphologie, N. F.* 24: 428 - 447.
- HEYKENA, A. (1965): Vegetationstypen der Küstendünen an der östlichen und südlichen Nordsee. - *Mitteilungen der AG für Floristik in Schlesw.-Holst. und Hamburg Heft* 13: 135 pp.
- HIRREL, M. C. & J. W. GERDEMANN (1979): Carbon transfer between onions infected with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus. - *New Phytologist* 83: 731 - 738.
- HOBOHM, C. (1991): *Die Vegetation von Norderney*. - Diss. Univ. Hannover: 214 pp.
- HOPE-SIMPSON, J. F. & R. L. JEFFERIES (1966): Observations relating to vigour and debility in marram grass (*Ammophila arenaria* (L.) Link). - *Journal of Ecology* 54: 271 - 274.

- HUISKES, A. H. L. (1979): Biological Flora of the British Isles *Ammophila arenaria* (L.) Link [Psamma arenaria (L.) Roem. et Schult.; Calamagrostis arenaria (L.) Roth]. - *Journal of Ecology* 67: 363 - 382.
- HUISKES, A.H.L. (1980): The effects of habitat perturbation on leaf populations of *Ammophila arenaria* (L.) Link. - *Acta Bot. Nerl.* 29(5/6):443 - 450.
- HUISKES, A. H. L. & J. L. HARPER (1979): The demography of leaves and tillers of *Ammophila arenaria* in a dune sere. - *Oecol. Plant.* 14: 435 - 446.
- ISERMANN, M. & H. CORDES (1992): Changes in dune vegetation on Spiekeroog (East Frisian island over a 30 Year period). - *Coastal Dunes*, Carter, Curtis & Sheehy-Sheffington (eds.), Rotterdam: 201-209.
- JAKOBSEN, I. E. & N. E. NIELSEN (1983): Vesicular-arbuscular mycorrhizae infection in cereals and peas at various times and soil depths. - *New Phytologist* 93: 401 - 413.
- JAKOBSEN, I., E. J. JONER and J. LARSEN (1994): Hyphal phosphorus transport, a keystone to mycorrhizal enhancement of plant growth. - *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*. S. Gianinazzi and H. Schüepp (eds.), Birkhäuser Verlag Basel: 133 - 146.
- JANETSCHEK, H. (Hrsg.) (1982): *Ökologische Feldmethoden*. 175 pp., Stuttgart.
- JANOS, D. P. (1980): Mycorrhizae influence tropical succession. - *Biotropica* 12: 56 - 64.
- JANOS, D. P. (1981): V-A mycorrhizae increase productivity and diversity of tropical tree communities. - *Fifth North American Conference on Mycorrhizae*. Quebec, Canada: (abstract) p. 18.
- JANOWSKY, R. (1996): Die natürliche und naturnahe Gehölzvegetation der Tertiärdünenlandschaften von Spiekeroog, Langeoog und Juist im vegetationsgeographischen Vergleich.- *Diplomarbeit Universität Hannover*, 117 pp.
- JANSEN, P. (1951): *Gramineae. Flora Neerlandica*, Vol. I (Ed. By Th. Weevers et al. Koninklijke Nederlandse Botanische Vereniging, Leiden, 274 pp.
- JECKEL, G. (1984): Syntaxonomische Gliederung, Verbreitung und Lebensbedingungen nordwestdeutscher Sand-Trockenrasen (Sedo-Scleranthetea). - *Phytocoenologia* 12(1): 9 - 153.
- JEFFRIES, P. and J. M. BAREA (1994): Biogeochemical cycling and arbuscular mycorrhizas in the sustainability of plant-soil systems. - *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*. S. Gianinazzi and H. Schüepp (eds.), Birkhäuser Verlag Basel: 101 - 115.
- JELGERSMA, S. et al. (1970): The coastal dunes of the western Netherlands; geology, vegetational history and archeology. - *Medelingen Rijks Geologische Dienst, Nieuwe Serie No. 21*: 93 - 167.
- JOHN, St. T. V. & D. C. COLEMAN (1981): The role of mycorrhizae in plant ecology. - *Can. J. Bot.* 61: 1005 - 1014.

- JUNGERIUS, P. D. (1989): Geomorphology, soils and dune management. The Hague: 91 - 109.
- KARAFIAT, H. (1970): Die Tiergemeinschaften in den oberen Bodenschichten schutzwürdiger Pflanzengesellschaften des Darmstädter Flugsandgebietes. - Inst. für Naturschutz Darmstadt, Schriftenreihe Bd. IX Heft 4: 61 - 63.
- KARNOVSKY, M. J. (1965): A formaldehyd-glutaraldehyd fixation of high osmolity for use in electronical microscopy. - Journal of Cell Biology 27: 137.
- KEMPER, A. (1966): Beziehungen zwischen Schäden durch pflanzenparasitäre Nematoden und verschiedenen Umweltfaktoren. - Mitt. biol. Bundesanstalt Land- u. Forstwirtschaft 118: 107-116.
- KHAN, A. G. (1978): Vesicular-arbuscular mycorrhizas in plants colonizing black wastes from bituminous coal mining in the Illawarra region of New South Wales. - New Phytologist 81: 53 - 63.
- KIMPINSKY, J. & H. E. WELCH (1971): Comparison of Baermann funnel and sugar flotation extraction from compacted and non-compacted soils. - Nematologica 17: 319 - 320.
- KISIEL, M. (1970): Studies of the ecology of nematodes inhabiting Ammophila arenaria plant community on beaches and dunes on Baltic sea shore. - Akademia Rolnicza 34: 111 - 150.
- KLEMENT, O. (1953): Die Flechten der Insel Wangerooge. - Veröff. des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven, Hrsg. H. Friedrich, Bd. II: 146 - 213.
- KLEMENT, O. (1953)b: Die Vegetation der Nordseeinsel Wangerooge. Veröff. des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven, Hrsg. H. Friedrich, Bd. II: 279 - 379.
- KLINGER, P. U. (1980): Die Moose der ostfriesischen Inseln. Drosera 80(1): 1 - 40.
- KUNTZE, H., G. ROSCHMANN, G. SCHWERDTFEGGER (1988): Bodenkunde. - 4., erw. und Neubearb. Aufl., 568 pp., Stuttgart.
- KUTSCHERA, L., E. LICHTENEGGER (1992): Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen, Bd. 2, Teil 1: 851 pp., Stuttgart.
- KOEHLER, H. & G. WEIDEMANN (1993): Biogenic dune sand stabilization: - Management and Preservation of Coastal Habitats, Jastrzebia Gora: 83 - 99.
- KOEHLER, H., MUNDERLOH, E. & S. HOFMANN (1995): Soil microarthropods (Acari, Collembola) from beach and dune: characteristic and ecosystem context. - J. of Coastal Conservation 1: 77 - 86.
- KÖHLER, W., G. SCHACHTEL und P. VOLESKE (1984): Biometrie. Einführung in die Statistik für Biologen und Agrarwissenschaftler. - Springer-Verlag, 255 pp., Berlin.
- KÖNIG, G. (1987): Morphogenetische Stadien in Küstendünenkörpern der ostfriesischen Insel Wangerooge. - Dissertation im Fachbereich Geowissenschaften der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster: 393 pp.

- KOSKE, R. E. & W. L. HALVORSON (1981): Ecological studies of vesicular-arbuscular mycorrhizae fungi in a barrier sand dune. - *Can. J. Bot.* 59: 1431 - 1422.
- KOSKE, R. E. & W. R. POLSON (1984): Are VA mycorrhizae required for sand dune stabilization ?. - *BioScience* Vol.34 No.7: 420 - 424.
- KOSKE, R. E. & J. N. GEMMA (1990): VA mycorrhizae in strand vegetation of Hawaii: evidence for long-distance codispersal of plants and fungi. - *Am. J. Bot.* 77: 466 - 474.
- KRAJNYK, I. & M. A. MAUN (1980): Vegetative reproduction in the juvenile phase of *Ammophila breviligulata*. - *Can. J. Bot.* Vol. 59: 883 - 892.
- KRAMER, J. (1990): Sturmfluten. Küstenschutz zwischen Ems und Weser. – 6. überarb. Auflage., 186 S., Norden.
- KRETSCHMER, H., K. ARNDT, H.M. MÜLLER (1971): Untersuchungen an Dünen im Gebiet des Dänengrundes bei Zempin (Usedom): *Petermanns Geographische Mitteilungen* 115. Jahrg.: 9 - 15.
- KUNTZE, H., G. ROSCHMANN, G. SCHWERDTFEGGER (1988): *Bodenkunde*. - 4., erw. und Neubearb. Auflage: 568 pp., Stuttgart.
- KUTSCHERA, L., E. LICHTENEGGER (1992): *Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen*. - Bd. 2 Teil 1: 851 pp., Stuttgart.
- LAING, C. C. (1954): The ecological life history of the marram grass community on Lake Michigan Dunes. - Ph.D. dissertation, University of Chicago: 108 pp.
- LAING, C. C. (1967): The ecology of *Ammophila breviligulata*. II. Genetic change as factor in population decline on stable dunes. - *Am. Midl. Nat.* 77: 495 - 500.
- LAND, S. (1990): Auftreten und Charakterisierung der vesikulär-arbuskulären (V A) Mykorrhiza in intensiv genutzten Ackerböden. - Diss. im Fachbereich Gartenbau der Universität Hannover: 152 pp.
- LARCHER, W. (1977): Vitalitätsbestimmungen. - in Kreeb, K.-H., *Methoden der Pflanzenökologie*, Fischer Verlag, Stuttgart. 235 pp.
- LARCHER, W. (1994): *Ökophysiologie der Pflanzen*, - 5. völlig Neubearb. Aufl., UTB für Wissenschaft, 394 pp., Stuttgart
- LEEGE, O. (1908): Ein Beitrag zur Flora der ostfriesischen Inseln. - *Abh. Nat. Ver. Bremen* 19/2: 313-322.
- LERCH, G. (1991): *Pflanzenökologie*, 1. Auflage, Akad.-Verl., 535 pp., Berlin.
- LITTLE, L. R. and MAUN, M. A. (1996): The „*Ammophila* problem“ revisited: a role for mycorrhizal fungi. - *Journal of Ecology* 84: 1-7.
- LÖWE, S. (1993): Die Xeroserie der Insel Spiekeroog unter Berücksichtigung der Gebüschformationen. - Diplomarbeit, Universität Hannover, 114 pp.
- LOGAN, V. S., CLARKE, P. J. & W. G. ALLAWAY (1989): Mycorrhizas and root attributes of plants of coastal sand-dunes of New South Wales. - *Aust. J. Plant Physiol.* 16: 141 -146.

- LORENZEN, S. A. (1981): Entwurf eines phylogenetischen Systems der freilebenden Nematoden. - Veröff. des Inst. für Meeresforschung in Bremerhaven, Suppl. 7: 1 - 472.
- LÜFTENEGGER, G. et al. (1988): The efficiency of a direct counting method in estimating the numbers of microsporic soil organisms. - *Pedobiologica* 31: 95 - 101.
- LUX, H. (1954): Die biologischen Grundlagen der Strandhaferpflanzung und Silbergrasansaat im Dünenbau. - Dissertation, Christian-Albrecht-Universität Kiel: 64 pp.
- LUX, H. (1969): Planmäßige Festlegung der schadhafte Binnendünen auf den nordfriesischen Inseln Sylt und Amrum. - *Natur und Landschaft*, 44 Jhrg. Heft 6: 135 - 139.
- LYR, H. (1960): Über die Abnahme der Mykorrhiza- und Knöllchenfrequenz mit zunehmender Bodentiefe. - *Mykorrhiza Symposium*: 303 - 313.
- MAAS, P. W. Th., OREMUS, P. A. I. & OTTEN H. (1983): Nematodes (*Longidorus* sp. and *Tylenchorrhynchus microphasmis* Loof) in growth and nodulation of Sea Buckthorn (*Hippophae rhamnoides*). - *Plant and Soil* 73: 141-147.
- MAGNUSSON, C. (1983): Abundance, distribution and feeding relations of root/fungal feeding nematodes in a Scots pine forest. - *Hol. Ecol.* 6: 183 - 193.
- MANSHARD, E. (1952): Bodenuntersuchungen auf der Nordseeinsel Spiekeroog. - *Zeitschr. Pfl.ernähr. Bodenk. und Düngung* 58: 1-38.
- MARCHANT, R. (1970): The Root Surface of *Ammophila arenaria* as a substrate for microorganisms. - *Trans. Br. mycol. Soc.* 54(3): 479 - 506.
- MARSCHNER, H. & B. DELL (1994): Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. - *Plant and Soil* 159: 89 - 102.
- MARSHALL, J. K. (1965): *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv. as a model for the *Ammophila* problem. - *J. Ecol.* 53: 447 - 465.
- MAUN, M. A. (1984): Colonizing ability of *Ammophila breviligulata* through vegetative regeneration. - *Journal of Ecology* 72: 565 - 574.
- MAUN, M. A. and LAPIERE, J. (1984): The effects of burial by sand on *Ammophila beviligulata*. - *Journal of Ecology* 72: 827-839.
- MAUN, M. A. (1985): Population biology of *Ammophila breviligulata* and *Calamovilfa longifolia* on Lake Huron sand dunes. I. Habitat, growth form, reproduction, and establishment. - *Can. J. Bot.* 63: 113 - 124.
- MEITZER, J. (1941): Die Sanddorn-Liguster Assoziation (*Hippohaëta-Ligustretum*). - *Nederland Kruidk. Arch.* 51: 385 - 395.
- MEYER, F. H. (1959): Untersuchungen über die Aktivität der Mikroorganismen in Mull, Moder und Rohhumus. - *Arch. Mikrob.* 33: 149 - 169.
- MEYER, F. H. (1964): Neue Erkenntnisse über das Zusammenleben von Pilz und Baum. - *Umschau*, Heft 11: 325 - 328.

- MEYER, F. H. (1986): Wechselwirkungen der Symbiosepartner der Ektomykorrhiza. . Mikrokosmos 75, Heft 6: 161 - 167.
- MEYER, F. H. (1987): Der Verzweigungsindex, ein Indikator für Schäden am Feinwurzelsystem. - Forstw. Cbl. 106: 84-92.
- MEYER, F. H. (1987): Extreme Standorte und Ektomykorrhizen (insbesondere *Cenococcum geophilum*). - Angew. Botanik 61: 39 - 46.
- MEYER, F. H. (1996): Mykorrhiza der Bäume. - Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges. 82: 173 - 180.
- MEYER-TEKELI, E. (1993): Die räumliche und zeitliche Entwicklung der Vegetation der Insel Baltrum in den letzten 50 Jahren. - Diplomarbeit, Universität Hannover, 91 pp.
- MEYL, A. H. (1960): Die freilebenden Erd- und Süßwassernematoden. In: Die Tierwelt Mitteleuropas. - Hrsg. Brohmer, P., Ehrmann, P. & G. Ulmer, Quelle & Mayer Verlag: 164 pp., Leipzig.
- MEYL, A. H. (1961): Fadenwürmer (Nematoden). Einführung in die Kleintierwelt. Franckh'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart. 64 pp.
- MICOLETZKY, H. (1922): Die freilebenden Erd-Nematoden. - Arch. Naturgesch. A 87 (8-9): 650 S.
- MILLER, R. M. (1979): Some occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizae in natural and disturbed ecosystems of the Red Desert. - Canadian Journal of Botany 57: 619 - 623.
- MILLER, J. A. & J. D. JASTROW (1992): The application of VA mycorrhizae to ecosystem restoration and reclamation. In: Allen, M. F. (Hrsg.): Mycorrhizal functioning. Chapman & Hall, New York, London: 438 - 467.
- MÖLLER, H. (1975): Soziologisch-ökologische Untersuchungen der Sandküstenvegetation an der Schleswig-Holsteinischen Ostsee. - Mitteilungen der AG Geobotanik in Schlesw.-Holst. und Hamburg, Heft 26: 166 pp.
- MOHNEN, A. V. (1989): Maßnahmen gegen den sauren Regen. - Spektrum der Wissenschaft, Sonderdruck 1/1989.
- MORTON, J. B. (1988): Taxonomy of VA mycorrhizal fungi: classification, nomenclature and identification. - Mycotaxon 32: 267 - 324.
- MORTON, J. B. (1993): Problems and solutions for the integration of glomalean taxonomy, systematic biology, and study of endomycorrhizal phenomena. - Mycorrhiza 2: 97 - 102.
- MORTON, J. B. & G. L. BENNY (1990): Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): A new order, glomales, two new suborders, Glomineae and gigasporineae, and two new families, acaulosporaceae and gigasporaceae, with an emendation of glomaceae. - Mycotaxon 37: 471 - 491.

- MORTON, J. B., FRANKE, M. & G. CLOUD (1992): The nature of fungal species in Glomales (Zygomycetes). - In: Read, D. J., Lewis, D. H., Fitter, A. H. & I. J. Alexander (Hrsg.): Mycorrhizas in ecosystems. C.A.B. International: 65 - 76.
- MORTON, J. B. & S. P. BENTIVENGA (1994): Levels of diversity in endomycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes) and their role in defining taxonomic and nontaxonomic groups. - *Plant and Soil* 159: 47 - 59.
- NATIONALPARKPROGRAMM (1991): Dünen
- NEWSHAM, K. K., FITTER, A. H. & WATKINSON, A. R. (1994): Root pathogenic and arbuscular mycorrhizal fungi determine fecundity of asymptomatic plants in the field. - *Journal of Ecology* 82: 805 - 814.
- NEWSHAM, K. K., FITTER A.H. & WATKINSON, A. R. (1995): Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field. - *Journal of Ecology* 83: 991-1000.
- NICKLE, W. R. ed. (1991): *Manual of agricultural nematology*. - Marcel Decker, New York, 1035 pp.
- NICOLSON, T. H. (1960): Vesicular-arbuskulare Mykorrhiza bei den Gramineen-morphologisch und ökologische Aspekte. - *Mykorrhiza Symposium*: 57-66.
- NICOLSON, T. H. (1960b): Mycorrhizae in the Gramineae. II. Development in different habitats particularly in sand dunes. - *Transactions of the British Mycological Society* 43: 132 - 145.
- NICOLSON, T. H. and C. JOHNSTON (1979): Mycorrhiza in the Gramineae. III. *Glomus fasciculatus* as the endophyte of pioneer grasses in a maritime sand dune. - *Trans. Br. mycol. Soc.* 72(2): 261 - 268.
- NIEMEIER, G. (1972): Ostfriesische Inseln. - *Samml. geogr. Führer* 8: 189 S.
- NOBLE, J. C. (1982): Biological flora of the British Isles, *Carex arenaria* L. *Journal of Ecology* 70(3): 867 - 886.
- NORTON, D. C. (1989): Abiotic soil factors and plant-parasitic nematode communities. - *Journal Nematologie* 21: 299-307.
- ODUM, E. P. (1969): The strategy of ecosystem development. - *Science* 164: 262 - 270.
- OELE, E. et al. (Hrsg.)(1979): *The Quaternary History of the North Sea*. - *Acta Univ. Ups. Symp. Univ. Ups. Annum Quingentesimum Celebrantis*, 2: 191 - 215.
- OLFF, H., J. HUISMAN, B. F. VAN TOOREN (1992): Species dynamics and nutrient accumulation during early primary succession in coastal sand dunes. - Proefschrift, Rijksuniversiteit Groningen, Chapter 10, Academieggebouw.
- OLFF, H., J. DE LEEUW, J. BAKKER, R. J. PLATERINK (1992): Nitrogen accumulation, vegetation succession and geese herbivory during salt marsh formation on the Dutch island of Schiermonnikoog. Proefschrift, Rijksuniversiteit Groningen, Chapter 11, Academieggebouw.

- OLSON, J. S. (1958): Rate of succession and soil changes on Lake Michigan sand dunes: - Bot. Gaz. 119: 125 - 170.
- OOSTENBRINK, M. (1960): Estimating nematode nodulations by some selected methods. In: Nematology, Eds. J. N. Sasser and W. R. Jenkins, N. Car. Press. Chapel Hill: 85-102.
- OOSTENBRINK, M. (1971): Comparison of techniques for population estimation of soil and plant nematodes. Blackwell, Oxford, Quantitative Soil Ecology, IHP Handbook No 18: 72 - 83.
- OOSTING, H. J. & W. D. BILLINGS (1942): Factors affecting vegetational zonation on coastal dunes. - Ecology 23: 131 - 142.
- OREMUS, P. A. I. (1982): Growths and nodulation of *Hippophae rhamnoides* L. in the coastal sanddunes of the Netherlands. - Dissertation, Utrecht: 116 pp.
- OREMUS, P. A. I. & H. OTTEN (1981): Factors affecting growth and nodulation of *Hippophaë rhamnoides* L. ssp. *rhamnoides* in soils from two successional stages of dune formation. - Plant and Soil 63: 317 - 331.
- OSCHE, G. (1966): Ursprung, Alter, Form und Verbreitung des Parasitismus bei Nematoden. - Mitt. biol. Bundesanstalt Land- und Forstwirtsch. Berlin-Dahlem 118: 6 - 24.
- OVERGAARD-NIELSEN, C. (1949): Freelifving nematodes and soil microbiology. - Proc. 4th Internat. Congr. Microbiol. Copenhagen 1947: 283 - 484.
- PAHL, O. (1984): Beiträge zum Klima der Nordseeküste, Klimagutachten für die Ostfriesischen Inseln. - Forsch. Gem. Meeresheilkde. Schriftenreihe 11: 74 S.
- PALMGREN, A. (1912): *Hippophaës rhamnoides* L. auf Aland. - Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennicae 36: 7 - 186.
- PEARSON, M. C. & J. A. ROGERS (1962): *Hippophaë rhamnoides* L. - Journal of Ecology 50: 501 - 513.
- PEMADASA, M. A. and P. H. LOVELL (1974): The mineral nutrition of some dune annuals. - Journal of Ecology 62: 647 - 657.
- PERRY, D. A. et al. (1989): Bootstrapping in ecosystems. - BioScience 39: 230 - 237.
- PETERS, M. (1995): Vergleichende Vegetationskartierung der Insel Borkum und beispielhafte Erfassung der Veränderung von Landschaft und Vegetation einer Nordseeinsel. - Dissertationes Botanicae 1996 Bd.257: 227 pp.
- PETERSEN, J. (1993): Die Hygroserie und Kontaktgesellschaften der Insel Langeoog. - Diplomarbeit, Universität Hannover: 105 pp.
- POTT, R. (1991): Vegetationskartierung der Ostfriesischen Inseln. - Workshop zur Küstenökologie 3: 69-71. Oldenburg.
- POTT, R. (1992): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. - 1. Aufl.: 437 S., UTB, Stuttgart.

- POTT, R. (1995): Farbatlas Nordseeküste und Nordseeinseln. Ausgewählte Beispiele aus der südlichen Nordsee in geobotanischer Sicht. - 1. Aufl.: 288 S., UTB, Stuttgart.
- POTT, R. (1996): Biotoptypen: schützenswerte Lebensräume Deutschlands und angrenzender Regionen. - Ulmer Verlag: 448 pp., Stuttgart.
- POWELL, C. L. (1980): Mycorrhizal infectivity of eroded soils. - *Soil Biology and Biochemistry* 12: 247 - 257.
- PRITSCH, K. (1996): Untersuchungen zur Diversität und Ökologie von Mykorrhizen der Schwarzerle (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.). - Dissertation der Fakultät für Biologie, Universität Tübingen. 197 pp.
- PROCTOR, J. R. & C. F. MARKS (1974): The determination of normalizing transformations for nematode count data from soil samples and of efficient sampling schemes. - *Nematologica* 20: 395 - 406.
- PUGH, G. J. F. (1979): The distribution of fungi in coastal regions. In *Ecological processes in coastal environments*. Edited by R. L. Jefferies and A. J. Davy. Blackwell Scientific Publishers, London: 415 - 427.
- PUPPI, G. et al. (1986): Seasonal patterns in mycorrhizal associations in a maritime sand dune system. - In: *Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae*, eds. Gianinazzi-Pearson, V. & Gianinazzin S., Paris, INRA: 245 - 251.
- PUPPI, G., R. AZCÓN and G. HÖFLICH (1994): Management of positive interactions of arbuscular mycorrhizal fungi with essential groups of soil microorganisms. - *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*. S. Gianinazzi and H. Schüepp (eds.), Birkhäuser Verlag Basel: 201 - 215.
- PURER, E. A. (1942): Anatomy and ecology of *Ammophila arenaria* Link. - *MADRÓN* Vol. 6: 167 - 171.
- RABELER, W. (1960): Biozönotik auf Grundlage der Pflanzengesellschaften. *Mitt. flor.-soz. Arbeitsgemeinschaft N.F.* 8: 311 - 329, Stolzenau/Weser.
- RALPH, R. D. (1978): Dinitrogen fixation by *Azotobacter* in the rhizosphere of *Ammophila breviligulata*. - Ph.D. University of Delaware: 151 pp.
- RANWELL, D. S. (1958): Movement of vegetated sand dunes at Newborough Warren, Anglesey. - *Journal of Ecology* 46: 83 - 100.
- RANWELL, D. S. (1972): The management of Sea Buckthorn (*Hippophae rhamnoides*). - Nature Conservancy Report, London.
- RATNAYAKE, M., R. T. LEONARD & J. A. MENGE (1978): Root exudation in relation to supply of phosphorus and its possible relevance to mycorrhizal formation. - *New Phytologist* 81: 543 - 552.
- RAU, J. (1975): Das Vorkommen virusübertragender Nematoden in ungestörten Biotopen Niedersachsens. - Diss. Fakultät für Gartenbau und Landeskultur der Technischen Universität Hannover: 169 pp.

- READ, D. J. (1984): the structure and function of the vegetative mycelium of mycorrhizal roots. - In: the Ecology and Physiology of Fungal Mycelium, ed. D. H. Jennings and A. D. M. Rayner, Cambridge University Press, Cambridge: 215 - 240.
- READ, D. J. (1989): Mycorrhizas and nutrient cycling in sand dune ecosystems. - Proc. R. Soc. Edinburgh, 96B: 89 - 110.
- READ, D. J. (1991): Mycorrhizas in ecosystems. - *Experientia* 47: 376 - 391.
- READ, D. J. (1992a): The mycorrhizal fungal community with special reference to nutrient mobilization. In: Carroll, G. C. & D. t. Wicklow (Hrsg.): The fungal community: 631 - 152.
- READ, D. J. (1992b): The mycorrhizal mycelium. In: Allen, M. F. (Hrsg.): Mycorrhizal functioning. Chapman & Hall, New York, London: 102 - 133.
- READ, D. J., FRANCIS, R. & R. D. FINLAY (1985): Mycorrhizal mycelia and nutrient cycling in plant communities. - In: Ecological Interactions in Soil, ed. A. H. Fitter, Blackwell Scientific Publications, Oxford: 193 - 217.
- REEVES, F. B. et al. (1979): The role of endomycorrhizae in revegetation practices in semi-arid west. I. A comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed vs. natural environments. - *American Journal of Botany* 66: 1 - 13.
- REID, C. P.P. & F. W. WOODS (1969): translocation of C¹⁴-labeled compounds in mycorrhizae and ist implications in interplant nutrient cycling. - *Ecology* 50: 179 - 181.
- RICHTER, E. (1969): Zur vertikalen Verteilung von Nematoden in einem Sandboden. - *Nematologica* 15: 44-54.
- RIECK, K. (1992): Die Xeroserie der Dünenkomplexe von Wangerooge. - Diplomarbeit, Universität Hannover: 117 pp.
- RIEMANN, F., SCHRAGE, M. (1978): The mucus-trap hypothesis on feeding of aquatic nematodes and implications for biodegradation and sediment texture. - *Oecologia* 34: 75 - 88.
- RITTER, T. (1990): Fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen zur Vitalität der Mykorrhizen von Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.) und Tannen (*Abies alba* Mill.) unterschiedlich geschädigter Bestände im Schwarzwald. - Dissertation, Universität Tübingen: 180 pp.
- RITTER, T., KOTTKE, I., OBERWINKLER, F. (1986): Nachweis der Vitalität von Mykorrhizen durch FDA-Vitalfluorochromierung. - *Biologie in unserer Zeit* 16: 179-185.
- RITTER, T. et al. (1989): Zur Mykorrhizaentwicklung von Fichten und Tannen in geschädigten Beständen. - *Biologie in unserer Zeit* 19: 9-15.
- ROBINSON, A. J., A. R. STONET, D. J. HOOPER and J. A. ROWE (1996): A redescription of *Heterodera arenaria* Cooper 1955, a cyst nematode from marram grass. - *Fundam. appl. Nematol.*, 19 (2): 109-117.
- RÖSSNER, J. (1970): Ein Beitrag zur Vertikalbesiedlung des Bodens durch wandernde Wurzelnematoden. - *Nematologica* 16: 556-562.

- RÖSSNER, J. (1971): Einfluß der Austrocknung des Bodens auf wandernde Wurzelnematoden. - *Nematologica* 17: 127 - 144.
- RÖSSNER, J. (1972): Vertikalverteilung wandernder Wurzelnematoden im Boden in Abhängigkeit von Wassergehalt und Durchwurzelung. - *Nematologica* 18: 360 - 372.
- ROSE, S. L. (1988): Above and belowground community development in a marine sand dune ecosystem. - *Plant and Soil* 109: 215 - 226.
- ROUSI, A. (1971): The genus *Hippophaë* L. A taxonomic study. - *Ann. Bot. Fennici* 8: 177 - 227.
- RUESS, L. (1993): Die Nematodengesellschaften von Waldökosystemen- Auswirkungen anthropogener Einflüsse. - Dissertation, Universität Ulm 149 pp.
- RUESS, L. (1995): Nematode Fauna in Spruce Forest Soils. A Qualitative/Quantitative Comparison. - *Nematologica* 41: 106-124.
- SALISBURY, E. J. (1952): Downs and dunes, their plant life and its environment. - G. Bell and Sons, London.
- SANDERS, F. E. & N. A. SHEIKH (1983): The development of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in plant root systems. - *Plant and Soil* 71: 223 - 246.
- SCHENK, N.C. (1988): Manual for identification of VA Mycorrhizal Funghi. - *Proc. Amer. Acad. Arts.* 57: 131- 136, 158-159.
- SCHINNER, F., R. ÖHLINGER, E. KANDELER (1991): Bodenbiologische Arbeitsmethoden. - Springer-Verlag: 213 pp.
- SCHLICHTING, E. (1960): Typische Böden Schleswig-Holsteins. - Schriftenreihe der Landwirtschaftlichen Fakultät der Universität Kiel, Heft 26: 140 pp.
- SCHLICHTING, E., H.-P. BLUME & K. STAHR (1995): Bodenkundliches Praktikum. 2. Neubearb. Auflage. - Pareys Studientexte 81: 295 pp.
- SCHNEIDER, H. ST. (1988): Klimamodelle. - Spektrum der Wissenschaft, Sonderdruck 1/88.
- SCHRAMM, J. R. (1966): Plant colonizing studies on black wastes from anthracite mining in Pennsylvania. *Transactions of the American Philosophical Society* 47: 1 - 331.
- SCHWEINGRUBER, F. H. (1990): Anatomie europäischer Hölzer. - Verlag Paul Haupt, Bern und Stuttgart: 352 - 353.
- SEEDORF, H.-H. und H.-H. MEYER (1992): Landeskunde Niedersachsen. Natur- und Kulturgeschichte eines Bundeslandes. Band 1: Historische Grundlagen und naturräumliche Ausstattung. - Wachholtz Verlag, Neumünster: 517 pp.
- SEINHORST, J. W. (1962): On the Killing, Fixation and Transferring to Glycerin of Nematodes. - *Nematologica* 8: 29 - 32.

- SEINHORST, J. W. (1962): Modifications of the elutriation method for extracting nematodes from soil. - *Nematologica* 8: 117-128.
- SEINHORST, J. W. (1970): Dynamics of populations of plant parasitic nematodes. - *Annu. Rev. Phytopathol.* 8: 131-157.
- SELISKAR, D. M. and R. N. HUETTEL (1993): Nematode involvement in the dieout of *Ammophila breviligulata* (Poaceae) on the Mid-Atlantic coastal dunes of the United States. - *Journal of Coastal Research* 9: 97 - 103.
- SERVETTAZ, C. (1909): Monographie des Eléagnacées. - *Bot. Centr. Beih.* 25: 1 - 420.
- SIEVERS, E. (1953): Untersuchungen über die Mykorrhizen von *Allium*- und *Solanum*-Arten. - *Arch. Mikrobiol.* 29: 289.
- SKOGEN, A. (1972): The *Hippophaë rhamnoides* alluvial forest at Leinoia, central Norway. A phytosociological and ecological study. - *K. Nor. Vidensk. Selsk.* 4: 1 - 115.
- SMALL, R. W. (1987): A review of the prey of predatory soilnematodes. - *Pedobiologia* 30: 207 - 217.
- SMITH, D. C. and A. E. DOUGLAS (1987): The biology of symbiosis. - *Contemporary Biology*, University of Oxford: 302 pp., Oxford.
- STAHL, M. (1949/50): Die Mykorrhiza der Lebermoose mit besonderer Berücksichtigung der thallosen Formen. - *Planta* 37: 103.
- STAHL, E. (1900): Der Sinn der Mycorrhizenbildung. - *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 34: 539 - 668.
- STEUBING, L. & V. WESTHOFF (1966): Kationenaustauschkapazität der Wurzeln und Nährstoffpotential des Bodens in psammophilen und halophilen Pflanzengesellschaften der niederländischen Meeresküste. - *Vegetatio* 13: 293 - 301.
- STEUBING, L., A. FANGMEIER (1992): Pflanzenökologisches Praktikum. UTB für Wissenschaft: 205 pp., Stuttgart.
- STEWART, W. D. P. & M. C. PEARSON (1967): Nodulation and nitrogen-fixation by *Hippophaë rhamnoides* L. in the field. - *Plant and Soil* 26: 348 - 360.
- STOCKER, O. (1970): Transpiration und Wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen. IV. Untersuchungen an Sandpflanzen der Ostseeküste. - *Flora* 159: 367 - 409.
- STREIF, H. (1990): Das ostfriesische Küstengebiet. Nordsee, Inseln, Watten und Marschen. - *Sammlung geologischer Führer* 57: 376 pp., 2. Aufl., Berlin, Stuttgart.
- STRÜP, W. (Hrsg.)(1978): Baltrumer Inselführer.- Frisia-Verlag, 3. Aufl: 3 - 33.
- STURHAN, D. (1966): Über Verbreitung, Pathogenität und Taxonomie der Nematoden Gattung *Tylenchorrhynchus*. - *Mitt. biol. Bundesanstalt Land- und Forstw.* 118: 82-99.

- STURHAN, D. (1967): Vorkommen von Trichodorus-Arten in Westdeutschland. Mitt. biol. Bundesanstalt Land- und Forstw. 121: 146-151.
- STURHAN, D. (1984): Phytoneematoden Deutschlands - zur Lage der Nematoden-taxonomie. - Nachrichtenblatt des deutschen Pflanzenschutzes 36: 1 - 16.
- SUTTON, J. C. & B. R. SHEPPARD (1976): Aggregation of sand-dune soil by endomycorrhizal fungi. - Can. J. Bot. 54: 326 - 333.
- SYERS, J. K. and WALKER, T. W. (1969): Phosphorus transformations in a chronosequence of soils developed on wind-blown sand in New Zealand. Journal of Soil Science 20: 318-324, 57-64.
- SZAFLER, W. (1966): The vegetation of Poland. - Poland Press, Oxford.
- TANSLEY, A. G. (1949): The British islands and their vegetation. - Cambridge University Press, London.
- TENNANT, D. (1975): A test of modified line intersect method of estimating root length. - Journal of Ecology 63: 995 - 1001.
- THANNHEISER, D. (1991): Die Küstenvegetation der arktischen und borealen Zone. - Ber. d. Reinh. Tüxen-Gesellschaft 3: 21 - 42. Hannover.
- THANNHEISER, D. (1993): Die Küstenvegetation der Insel Wangerooge. Münchener Geographische Abhandlungen Reihe B Bd. 13: 185 - 193.
- TINKER, P. B., JONAS, M. D. & D. R. DURALL (1992): A functional comparison of ect- and endomycorrhizas. - In: Read, D. J., Lewis, D. H., Fitter, A. H. & I. J. Alexander (Hrsg.): Mycorrhizas in ecosystems. C.A.B. International: 303 - 310.
- TOMMERUP, I. C. (1984): Development of infection by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus in Brassica napus L. and Trifolium subterraneum L.. - New Phytologist 98: 487 - 495.
- TÜXEN, R. (1963): Pflanzengesellschaften als Standortzeiger und lebendiger Baustoff im Küsten-, Ufer- und Dünenschutz. - Vortrag, Rendsberg: 25pp.
- UPADHYAY, R. S., OOSTENBRINK, M. and KHAN, A. M. (1972): The effect of different soil types on the density of nematode populations. - Indian J. Nematol. 2: 42-53.
- VAN DIEREN, J. (1934): Organogene Dünenbildung, eine geomorphologische Analyse der Westfriesischen Insel Terschelling mit pflanzensoziologischen Methoden. - Diss. Universität Amsterdam: 304 pp.
- VAN DER PUTTEN, W. H. (1989): Establishment, Growth and Degeneration of Ammophila arenaria in coastal sanddunes. - Proefschrift, Landbouwniversiteit Wageningen, Dissertatie: 152 pp.
- VAN DER PUTTEN, W. H. (1990): Establishment of Ammophila arenaria (Marram grass) from culms, seeds and rhizoms. - Journal of Applied Ecology 27: 188 - 199.
- VAN DER PUTTEN, W. H. (1990): Establishment and management of Ammophila arenaria (Marram grass) on artificial coastal foredunes in the Netherlands. - Proceedings Canadian Symposium on Coastal Sand Dunes: 367 - 387.

- VAN DER PUTTEN, W. H. (1993): Soil organisms in coastal foredunes involved in degeneration of *Ammophila arenaria*. - Primary Succession on Land. The British Ecological Society, Ed. J. Miles and D.W.H. Walton: 275 - 281. Oxford.
- VAN DER PUTTEN, W. H., C. VAN DIJK, S. R. TROELSTRA (1988): Biotic soil factors affecting the growth and development of *Ammophila arenaria*. - *Oecologia* 76: 313 - 320.
- VAN DER PUTTEN, W. H., S. R. TROELSTRA (1989): Harmfull soil organisms in coastal foredunes involved in degeneration of *Ammophila arenaria* and *Calammophila baltica*: *Can. J. Bot.* 68: 1560 - 1568.
- VAN DER PUTTEN, W. H. et al. (1989): Colonization of the root zone of *Ammophila arenaria* by harmful soil organisms. - *Plant and soil* 120: 213 - 223.
- VAN DER PUTTEN, W. H. et al. (1990): Characterization of soil organisms involved in the degeneration of *Ammophila arenaria*. - *Soil Biol.Biochem.* Vol. 22, Nr. 6: 845 - 852. Great Britain.
- VAN DER PUTTEN, W. H., E.H. KLOOSTERMAN (1991): Large-scale establishment of *Ammophila arenaria* and quantitative assesment by remotesensing. - *Journal of Coastal Research* 7/4: 1181 - 1194. Lauderdale, Florida.
- VAN DER PUTTEN, W. H. et al. (1993): Plant-specific soil-borne diseases contribute to succession in foredune vegetation. - *Nature*, Vol.362, 4. March 1993: 53 - 56.
- VAN DIEKEN, J. (1970): Beiträge zur Flora Nordwestdeutschlands unter besonderer Berücksichtigung Ostfrieslands. - 284 S., Jever.
- VAN SOEST, J. L. (1952): Zwei Unterarten von *Hippophaë rhamnoides* L. - *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgemeinschaft N. F.* 3: 88.
- VENZKE, J.-F. (1988): Untersuchungen zum Pufferungsvermögen von Böden aus Dünenökotopen ostfriesischer Inseln. Das Beispiel Baltrum. - *Ber. Naturhist. Ges. Hannover* 130: 161-175.
- VENZKE, J.-F. (1992): Geoökologische Karte von Spiekeroog im Maßstab 1:25.000. - *Ber.Naturhist.Ges. Hannover* (134): 161-172.
- WAHAB, A. M. A. (1975): Nitrogen fixation by *Bacillus* strains isolated from the rhzosphere of *Ammophila arenaria*. - *Plant Soil* 42: 703 - 708.
- WALLACE, H. R: (1963): *The Biology of Plant Parasitic Nematodes*. Edward Arnold, London, 280 pp.
- WALLACE, H. R. (1968): The dynamics of nematode movement. - *Ann. Rev. Phytopathol.* 6: 91 - 113.
- WALLEN, B. (1980): Changes in structure and function of *Ammophila* during a primary succession. - *Oikos* 34: 227 - 238.
- WATERMAN, W. G. (1919): Development of root systems under dune conditions. - *Bot. Gaz.* 68: 22 - 53.

- WATKINSON, A. R. et al. (1979): The demography of sand dune species with contrasting life cycles. In *Ecological processes in coastal environments*. - Edited by R. L. Jefferies and A. J. Davy. Blackwell Scientific Publications, London: 95 - 112.
- WEIDEMANN, G, & H. KOEHLER (1994): An ecosystem approach to coastal dune conservation and management: Gudelis, V., Povilanskas R. & A. Roepstorff (eds.). *Coastal Conservation and Management in the Baltic Region: - Proceedings of the EUCC-WWF Conference: 177 - 187.*
- WERNER, D. (1987): *Pflanzliche und mikrobielle Symbiosen*. - Thieme Verlag, 241 pp., Stuttgart.
- WEST, H. M., FITTER, A. H. & WATKINSON, A. R. (1993): Response of *Vulpia ciliata* ssp. *ambigua* to removal of mycorrhizal infection and to phosphat application under natural conditions. - *Journal of Ecology* 81: 351 - 358.
- WEST, H. M. (1996): Influence of arbuscular mycorrhizial infection on competition between *Holcus lanatus* and *Dactylis glomerata*. - *Journal of Ecology* 84: 429-438.
- WESTGATE, J. M. (1904): The reclamation of Cape Cod sand dunes. Bureau of Plant Industry United States Department of Agriculture, Beltsville, MD. Bulletin 65.
- WESTHOFF, V. (1947): The vegetation of dunes and salt-marshes on the Dutch islands of Terschelling, Vlieland and Texel. - Ph. D. Thesis, Utrecht/The Hague.
- WESTHOFF, V. (1974): Stufen und Formen von Vegetationsgrenzen und ihre methodische Annäherung. - Ber. d. int. Symp. d. int. Vereinigung für Vegetationskunde. Rinteln 8.-11. Apr. 1968, Hrsg. R. Tüxen: 45 - 64.
- WESTHOFF, V. (1989): Dunes and dune management along the North Sea coasts. - *Perspectives in coastal dune management: 41 - 51.* The Hague.
- WESTHOFF, V. (1990): Bogs in world perspective. - SPB Academic Publishing by The Hague, The Netherlands: 5 - 13.
- WESTHOFF, V. (1991): Die Küstenvegetation der westfriesischen Inseln. - Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. 3: 269-290, Hannover.
- WESTHOFF, V. (1994): Long-Term vegetation changes in relation to wild herbivores in coastal ecosystems. - *Acta. Bot. Nerl.* 43(2), June 1994: 209 - 222.
- WESTHOFF, V. (1996): Der Mensch innerhalb der Natur. Zum Umgang mit Urnatur, Halbnatur und Gärten - eine Diskussion. - *Zeitschrift für angewandte Ökologie*, Heft 12, 28. Jahrgang: 370 - 374.
- WESTHOFF, V. & A. J. DEN HELD (1969): *Plantengemeenschappen in Nederland*. - 1. Aufl.S. Zutphen, 324 pp.
- WESTHOFF, V., J.H.J. SCHAMINEE (1989). La position phytosociologique d'*Halimione pedunculata* (L.) Aelen en Europe. - *Colloques phytosociologiques XVIII*, Baillieul: 41 - 51.
- WESTHOFF, V., P.J.J. VAN DEN MUNCKHOF, J.H.J. SCHAMINEE (1991): Verspreiding en oecologie van *Ludwigia palustris* (L.) Elliot in Nederland. - *Natuurhistorisch Maanblad* 80/5: 87 - 94.

- WHITTINGHAM, J. & D. J. READ (1982): Vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. III. Nutrient transfer between plants with mycorrhizal interconnections. - *New Phytologist* 90: 277 - 284.
- WICHMANN, K. (1980): Ergänzung der Trinkwasserversorgung auf den Nordseeinseln durch Versickerung von gereinigtem Abwasser und Regenwasser. - *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft Teil 1, Band 131*: 59 - 74.
- WIEMANN, P. & W. DOMKE (1967): Pflanzengesellschaften der ostfriesischen Insel Spiekeroog, 1. Teil Dünen. - *Mitt. d. Staatsinst. für allg. Bot. Hamburg*, 12: 191 - 353.
- WIESER, W. (1953): Die Beziehungen zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. - *Ark. Zool.* 4: 439 - 484.
- WILCOX, H. E. (1991): Mykorrhizae. - In: WAISEL, Y., ESHEL, A. & U. KAFKAFI (Hrsg.): *Plant roots. The hidden half.* Marcel Dekker, Inc., New York, Basel, Hongkong: 731 - 765.
- WILLIS, A. J. et al. (1959): in Braunton Burrows: The dune system and its vegetation. Part. I. - *Journal of Ecology* 47: 1-24.
- WILLIS, A. J. (1965): The influence of mineral nutrients on the growth of *Ammophila arenaria*. - *Journal of Ecology* 53: 735-745.
- WILLIS, A. J. (1989): Coastal sand dunes as biological systems. - *Proc. R. Soc. Edinburgh*, 96B: 17 - 36.
- WILLKOMM, K. (1993): Die Dünenvegetation der Insel Juist. - Diplomarbeit, Universität Hannover: 91 pp.
- WILSON, J. M., DANIELS, B. A. & D. GERSCHEFSKE KITT (1989): Suppression of VA mycorrhizal fungus spore germination by nonsteril soil. - *Can. J. Bot.* 67: 18 - 23.
- WILSON, J. M. & I. C. TOMMERUP (1992): Interactions between fungal symbionts: VA mycorrhizae. - In: Allen, M. F. (Hrsg.): *Mycorrhizal functioning.* Chapman & Hall, New York, London: 199 - 248.
- WOUTS, W. M. & STURHAN D. (1996): *Heterodera litoralis* sp. n. (Nematoda: Heteroderidae) from Austral Glasswort, *Sarcocornia quinqueflora* in New Zealand. - *Nematologica* 42: 62-70.
- WYSS, U. (1968): Zur Isolierung endoparasitischer Wurzelnematoden. - *Z. Pfl. Krankh. Pfl. Patth. Pflanzenschutz* 75: 353 - 357.
- WYSS, U. (1970): Zur Toleranz wandernder Wurzelnematoden gegenüber zunehmender Austrocknung des Bodens und hohen osmotischen Drücken. - *Nematologica* 16: 63 - 73.
- YEATES, G. W. (1971): Feeding types and feeding groups in plant and soil nematodes. - *Pedobiologia* 11: 173 - 179.
- YEATES, G. W. (1981): Nematode populations in relation to soil environmental factors: a review. - *Pedobiologia* 22: 312 - 338.

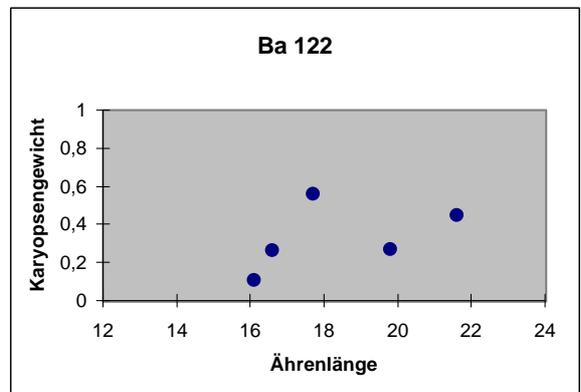
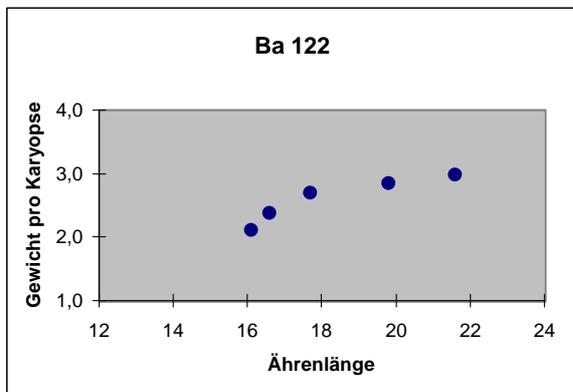
- YEATES, G. W. (1987): How plants affects nematodes. - Adv. Ecol. Res. 17:61-113.
- YEATES, G.W. et al.(1993): Feeding Habits in Soil Nematode Families and Genera. An Outline for Soil Ecologists. - Journal of Nematology, Volume 25, Number 3: 101 - 313.
- ZELL, H. (1985): Die Nematodenfauna eines Buchenwaldbodens. - Dissertation, Universität Karlsruhe: 361 pp.
- ZOON, F. C. (1986): On the relative involvement of nematodes and other soil factors in the decline of *Hippophaë rhamnoides* L. in the Netherlands. Revue de Nématologie Volume 9 No. 3: 314.
- ZOON, F. C. (1987): The role of Nematodes in the succession of pioneer shrub vegetation of *Hippophaë rhamnoides* L.. - Nematodes in Natural Systems, A Status Report, Department of Nematology, Agricultural University Wageningen, December 16 - 18, 1987.
- ZOON, F. C., S. R. TROELSTRA and P. W. TH: MAAS, (1993): Ecology of plant-feeding nematode fauna associated with sea buckthorn (*Hippophaë rhamnoides* L. ssp. *rhamnoides*) in different stages of dune succession. - Fundam. appl. Nematol. 16 (3): 247-258.

8 Anhang

Tab. A1:

Probefläche	Ährenlängen	Anzahl	Durchschnitt	Bemerkungen
Ba 122	17,1	21	18,7	Weißdünen-Standort
	19,6			
	18,7			
	16,4			
	21,4			
	21,5			
	17,2			
	19,0			
	17,6			
	19,1			
	17,9			
	20,6			
	20,1			
	19,3			
	18,6			
	17,5			
	17,7			
	16,1			
	21,6			
	19,8			
	16,6			

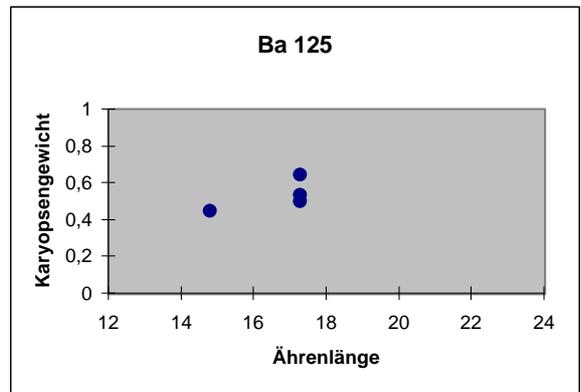
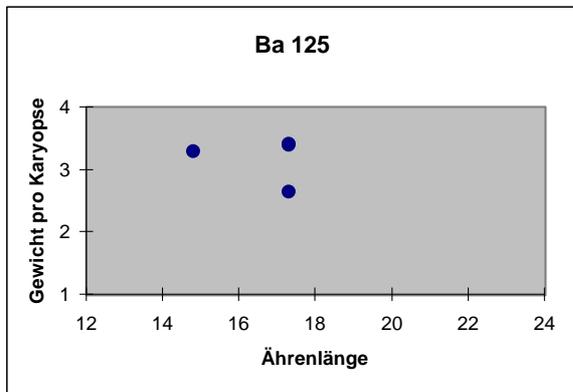
Probefläche	Ähre	Ährenlänge	Karyopsenlänge [mm]							Karyopsen-Summe	Karyopsen-gewicht [g]	Gewicht pro Karyopse [mg]	
			2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0				
Ba 122	1	17,7	1	3	40	72	90	0	1	207	0,559	2,7	
				Durchschnitt: 3,61									
	2	16,1	0	3	32	13	2	0	0	50	0,105	2,1	
				Durchschnitt: 3,14									
	3	21,6	2	8	72	65	4	0	0	151	0,449	3,0	
			Durchschnitt: 3,20										
4	19,8	0	6	49	37	3	0	0	95	0,270	2,8		
			Durchschnitt: 3,19										
5	16,6	5	12	48	45	1	0	0	111	0,263	2,4		
			Durchschnitt: 3,11										
Bemerkung	5 Ähren zufällig ausgewählt												



Tab. A2:

Probefläche	Ährenlängen	Anzahl	Durchschnitt	Bemerkungen
Ba 125	15,9 17,3 15,8 15,4 18,0 19,1 18,9 17,5 17,0 16,4 18,8 14,8 17,4 15,6 17,1 18,1 17,3 18,3 15,5 16,1 17,3 18,3	22	17,1	Weißdünen-Standort

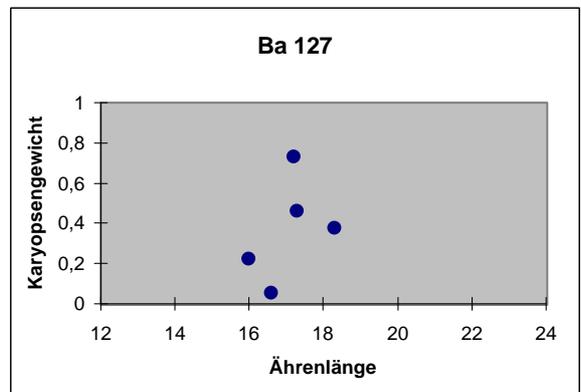
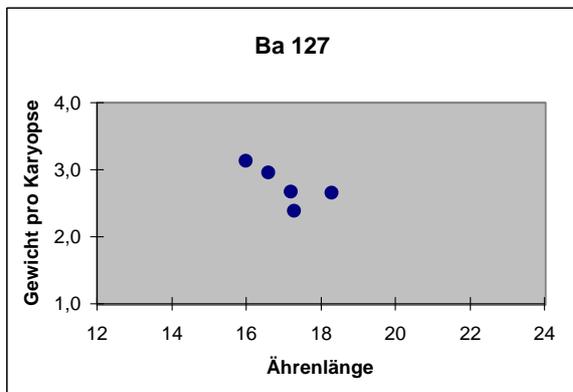
Probefläche	Ähre	Ährenlänge	Karyopsenlänge [mm]							Karyopsen-Summe	Karyopsen-gewicht [g]	Gewicht pro Karyopse [mg]
			2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0			
Ba 125	1	14,8	0	0	20	112	4	0	0	136	0,446	3,3
			Durchschnitt: 3,44									
	2	17,3	0	3	72	164	5	0	0	244	0,642	2,6
			Durchschnitt: 3,35									
	3	17,3	0	0	12	112	32	0	0	156	0,532	3,4
		Durchschnitt: 3,56										
4	17,3	0	0	24	110	12	0	0	146	0,495	3,4	
		Durchschnitt: 3,46										
5	19,1	0	0	33	167	4	0	0	204	0,577	2,8	
		Durchschnitt: 3,43										
Bemerkung	die größte, 3 mittlere und die kleinste Ähre ausgewählt											



Tab. A3:

Probefläche	Ährenlängen	Anzahl	Durchschnitt	Bemerkungen
Ba 127	18,3 16,6 16,0 17,3 17,3 16,5 15,8 15,8 16,1 16,1 17,6 15,4 17,4 17,2 17,2 17,3 15,8 16,1 17,2	20	16,7	Weißdünen-Standort

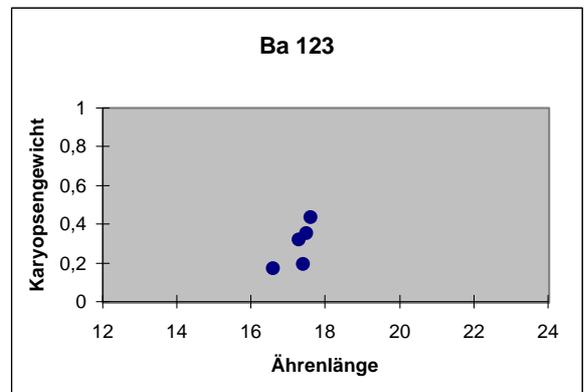
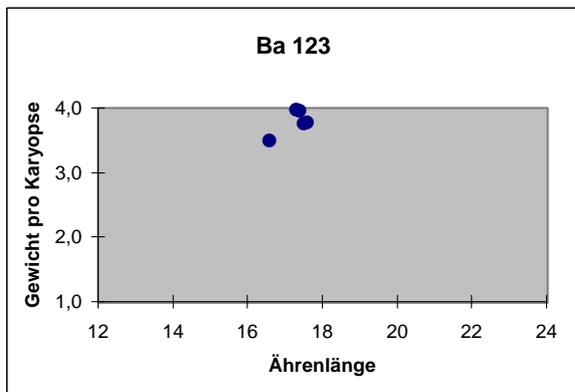
Probefläche	Ähre	Ährenlänge	Karyopsenlänge [mm]							Karyopsen-Summe	Karyopsen-gewicht [g]	Gewicht pro Karyopse [mg]
			2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0			
Ba 127	1	18,3	1	10	80	50	1	0	0	142	0,3767	2,7
			Durchschnitt: 3,14									
	2	16,6	0	0	2	4	11	1	0	18	0,0532	3,0
			Durchschnitt: 3,81									
	3	16,0	1	2	7	23	29	9	0	71	0,2219	3,1
		Durchschnitt: 3,73										
4	17,3	3	31	114	45	0	0	0	193	0,460	2,4	
		Durchschnitt: 3,02										
5	17,2	3	12	142	113	4	0	0	274	0,730	2,7	
		Durchschnitt: 3,19										
Bemerkung	5 Ähren zufällig ausgewählt											



Tab. A4:

Probefläche	Ährenlängen	Anzahl	Durchschnitt	Bemerkungen
Ba123	17,7	20	17,5	Graudünen-Standort
	16,4			
	17,8			
	17,5			
	16,4			
	17,6			
	16,5			
	18,5			
	17,3			
	17,1			
	17,4			
	17,6			
	17,0			
	16,0			
	19,2			
	19,4			
	17,3			
	17,6			
	17,2			
	17,8			

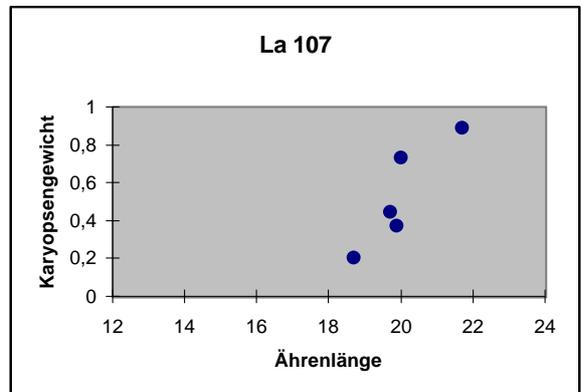
Probefläche	Ähre	Ährenlänge	Karyopsenlänge [mm]							Karyopsen-Summe	Karyopsen-gewicht [g]	Gewicht pro Karyopse [mg]
			2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0			
Ba123	1	17,3	0	1	8	65	7	0	0	81	0,321	4,0
			Durchschnitt: 3,48									
	2	17,4	0	1	12	35	0	0	0	48	0,19	4,0
			Durchschnitt: 3,35									
	3	17,5	0	2	26	65	1	0	0	94	0,352	3,7
		Durchschnitt: 3,35										
4	17,6	0	1	18	82	14	0	0	115	0,434	3,8	
		Durchschnitt: 3,47										
5	16,6	0	0	8	34	7	0	0	49	0,171	3,5	
		Durchschnitt: 3,49										
Bemerkung	5 mittlere Ähren ausgewählt											



Tab. A5:

Probefläche	Ährenlängen	Anzahl	Durchschnitt	Bemerkungen
La 107	19,2 20,4 21,0 20,5 19,0 20,9 19,5 20,0 19,4 20,9 21,0 19,4 20,6 20,0 19,1 18,7 19,1 21,7 20,8 19,9 19,7 18,7	22	20,0	Weißdünen-Standort

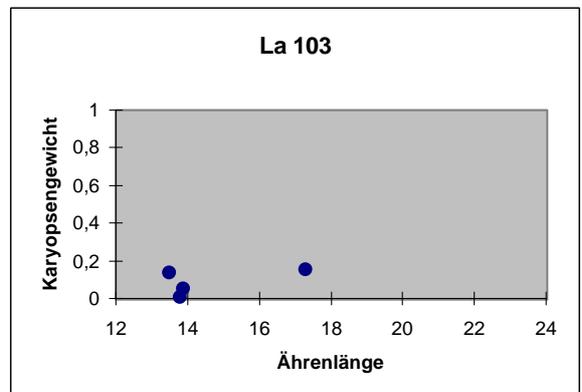
Probefläche	Ähre	Ährenlänge	Karyopsenlänge [mm]							Karyopsen-Summe	Karyopsen-gewicht [g]	Gewicht pro Karyopse [mg]
			2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0			
La 107	1	21,7	4	38	222	83	1	0	0	348	0,885	2,5
			Durchschnitt: 3,06									
	2	18,7	0	0	15	43	9	0	0	67	0,203	3,0
			Durchschnitt: 3,46									
	3	19,7	1	7	116	48	0	0	0	172	0,444	2,6
		Durchschnitt: 3,11										
4	19,9	1	3	26	86	4	0	0	120	0,371	3,1	
		Durchschnitt: 3,37										
5	20,0	5	15	240	66	0	0	0	326	0,731	2,2	
		Durchschnitt: 3,06										
Bemerkung	die größte, 3 mittlere und die kleinste Ähre ausgewählt											



Tab. A6:

Probefläche	Ährenlängen	Anzahl	Durchschnitt	Bemerkungen
La 103	17,3	21	13,6	Graudünen-Standort
	12,9			
	12,3			
	12,2			
	15,0			
	14,5			
	14,7			
	12,6			
	13,2			
	14,8			
	13,9			
	12,0			
	12,6			
	13,3			
	12,2			
	12,1			
	13,8			
	13,5			
	14,0			
	14,9			
	14,7			

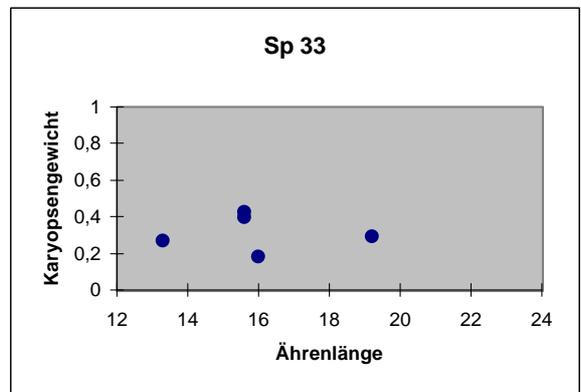
Probefläche	Ähre	Ährenlänge	Karyopsenlänge [mm]							Karyopsen-Summe	Karyopsen-gewicht [g]	Gewicht pro Karyopse [mg]
			2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0			
La 103	1	12,0	1	4	8	26	8	0	0	47	0,118	2,5
			Durchschnitt: 3,38									
	2	13,9	6	1	18	9	1	0	0	35	0,050	1,4
			Durchschnitt: 2,97									
	3	17,3	13	4	28	31	2	0	0	78	0,15	1,9
		Durchschnitt: 3,03										
4	13,8	16	2	5	3	1	0	0	27	0,008	0,3	
		Durchschnitt: 2,46										
5	13,5	0	2	9	26	12	0	0	49	0,133	2,7	
		Durchschnitt: 3,49										
Bemerkung	die größte, 3 mittlere und die kleinste Ähre ausgewählt											



Tab. A7:

Probefläche	Ährenlängen	Anzahl	Durchschnitt	Bemerkungen
Sp 33	15,0	21	15,9	Weißdünen-Standort
	15,6			
	17,0			
	15,6			
	14,9			
	14,0			
	17,8			
	16,7			
	16,8			
	13,3			
	19,2			
	16,7			
	14,8			
	15,1			
	14,7			
	15,0			
	17,0			
	16,0			
	17,9			
	16,5			
	14,9			

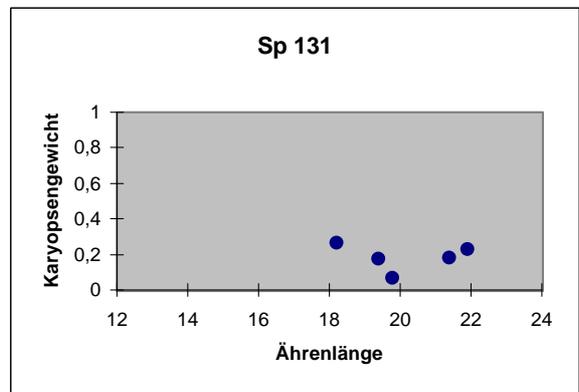
Probefläche	Ähre	Ährenlänge	Karyopsenlänge [mm]							Karyopsen-Summe	Karyopsen-gewicht [g]	Gewicht pro Karyopse [mg]	
			2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0				
Sp 33	1	19,2	2	3	33	75	4	0	0	117	0,291	2,5	
	Durchschnitt: 3,32												
	2	16,0	1	1	21	48	1	0	0	72	0,179	2,5	
	Durchschnitt: 3,33												
	3	15,6	0	3	33	105	4	0	0	145	0,393	2,7	
Durchschnitt: 3,38													
4	15,6	0	2	55	90	0	0	0	147	0,424	2,9		
Durchschnitt: 3,30													
5	13,3	2	35	73	0	0	0	0	110	0,265	2,4		
Durchschnitt: 2,82													
Bemerkung	die größte, 3 mittlere und die kleinste Ähre ausgewählt												



Tab. A8:

Probefläche	Ährenlängen	Anzahl	Durchschnitt	Bemerkungen
Sp 131	21,4 19,4 19,8 21,9 18,2 22,1 17,9 19,6 21,0 20,1 18,2 18,4 18,3 21,5 18,0 23,6 16,4 18,9 17,6 15,2	20	19,4	(Ahre eventuell abgebrochen) Weißdünen-Standort

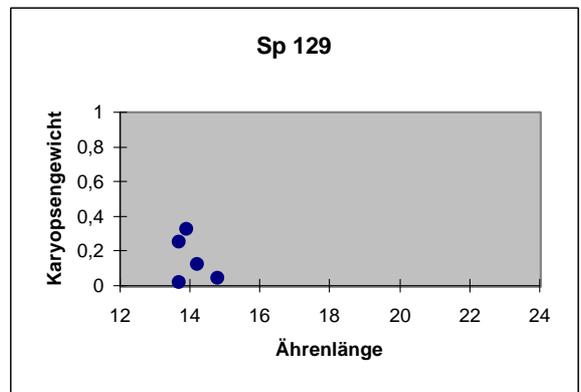
Probefläche	Ähre	Ährenlänge	Karyopsenlänge [mm]							Karyopsen-Summe	Karyopsen-gewicht [g]	Gewicht pro Karyopse [mg]
			2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0			
Sp 131	1	21,4	0	0	12	24	20	0	0	56	0,1778	3,2
			Durchschnitt: 3,57									
	2	19,4	0	1	11	21	19	0	0	52	0,171	3,3
			Durchschnitt: 3,56									
	3	19,8	0	0	8	11	6	0	0	25	0,0688	2,8
		Durchschnitt: 3,46										
4	21,9	0	0	3	32	33	0	0	68	0,226	3,3	
		Durchschnitt: 3,72										
5	18,2	0	0	11	23	13	0	0	47	0,265	5,6	
		Durchschnitt: 3,52										
Bemerkung	5 Ähren zufällig ausgewählt											



Tab. A9:

Probefläche	Ährenlängen	Anzahl	Durchschnitt	Bemerkungen
Sp 129	16,6 15,2 13,6 13,9 15,8 13,7 14,2 13,7 11,4 12,1 12,7 13,6 15,5 13,3 14,8 15,8 14,8 13,0 14,9 15,0	20	14,2	Graudünen-Standort

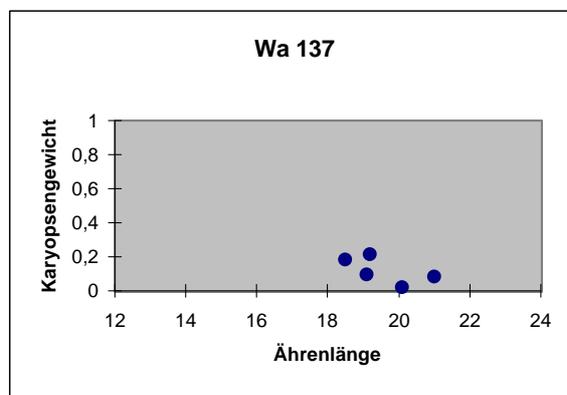
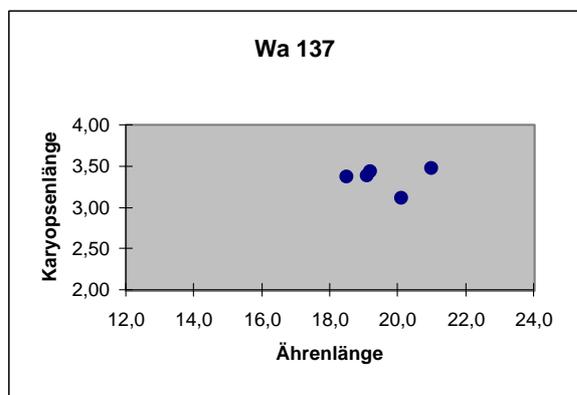
Probefläche	Ähre	Ährenlänge	Karyopsenlänge [mm]							Karyopsen-Summe	Karyopsen-gewicht [g]	Gewicht pro Karyopse [mg]
			2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0			
Sp 129	1	13,7	3	4	27	58	13	0	0	105	0,252	2,4
			Durchschnitt: 3,35									
	2	13,7	0	1	3	9	0	0	0	13	0,020	1,5
			Durchschnitt: 3,31									
	3	13,9	0	1	16	89	14	0	0	120	0,324	2,7
		Durchschnitt: 3,48										
4	14,2	0	0	6	29	10	0	0	45	0,122	2,7	
		Durchschnitt: 3,54										
5	14,8	1	1	4	6	7	0	0	19	0,040	2,1	
		Durchschnitt: 3,45										
Bemerkung	5 mittlere Ähren ausgewählt											



Tab. A10:

Probefläche	Ährenlängen	Anzahl	Durchschnitt	Bemerkungen
Wa 137	18,5 20,1 21,0 19,2 19,1 19,1 19,0 18,3 20,0 20,0 20,6 19,7 21,4 18,7 20,5 20,5 18,9 21,3 20,4 19,8	20	19,8	Weißdünen-Standort

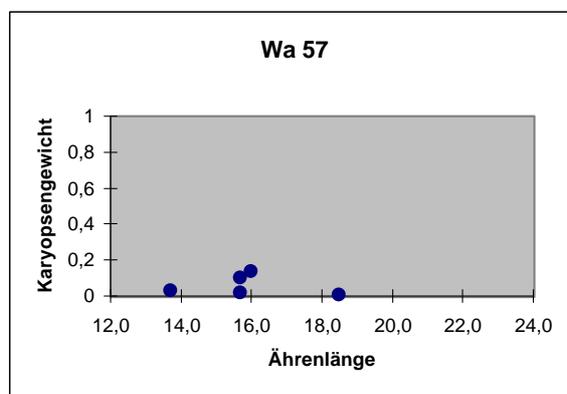
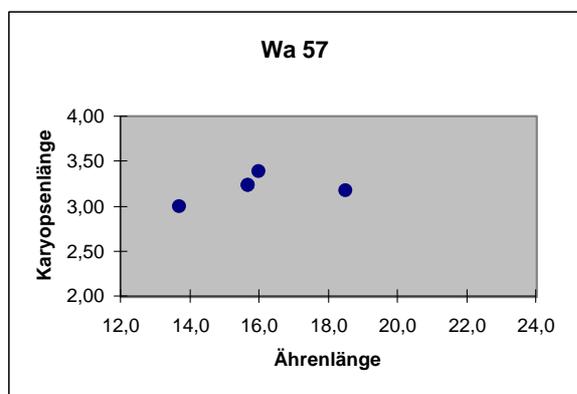
Probefläche	Ähre	Ährenlänge	Karyopsenlänge [mm]							Karyopsen-Summe	Karyopsen-gewicht [g]	Gewicht pro Karyopse [mg]
			2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0			
Wa 137	1	18,5	0	2	38	36	17	0	0	93	0,181	1,9
			Durchschnitt: 3,37									
	2	20,1	1	0	8	5	0	0	0	14	0,0207	1,5
			Durchschnitt: 3,11									
	3	21,0	0	1	10	15	10	0	0	36	0,0801	2,2
		Durchschnitt: 3,47										
4	19,2	0	0	25	54	12	0	0	91	0,211	2,3	
		Durchschnitt: 3,43										
5	19,1	1	0	16	16	9	0	0	42	0,094	2,2	
		Durchschnitt: 3,38										
Bemerkung	5 Ähren zufällig ausgewählt											



Tab. A11:

Probefläche	Ährenlängen	Anzahl	Durchschnitt	Bemerkungen
Wa 57	15,2 13,7 15,2 17,4 17,3 16,3 16,6 15,5 15,7 16,0 15,7 15,0 13,9 18,5 16,4 17,4 15,0 15,0 15,2 16,5 16,2 14,6	22	15,8	Graudünen-Standort

Probefläche	Ähre	Ährenlänge	Karyopsenlänge [mm]							Karyopsen-Summe	Karyopsen-gewicht [g]	Gewicht pro Karyopse [mg]
			2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0			
Wa 57	1	13,7	0	3	7	3	0	0	0	13	0,029	2,2
			Durchschnitt: 3,00									
	2	15,7	0	3	15	21	0	0	0	39	0,103	2,6
			Durchschnitt: 3,23									
	3	15,7	0	1	4	6	0	0	0	11	0,02	1,8
		Durchschnitt: 3,23										
4	16,0	0	3	4	35	0	0	0	42	0,137	3,3	
		Durchschnitt: 3,38										
5	18,5	0	0	2	1	0	0	0	3	0,008	2,7	
		Durchschnitt: 3,17										
Bemerkung	die größte, 3 mittlere und die kleinste Ähre ausgewählt											



Tab. A12:

Probefläche	Ährenlängen	Anzahl	Durchschnitt	Pflanzenhöhe	Anzahl	Durchschnitt	Bemerkungen
	12,0			69,0			
	12,0			77,0			
	13,5			62,5			
	13,0			82,0			
	14,5			78,0			
	15,0			62,0			
	13,0			53,0			
	11,5			74,0			
	12,5			48,0			
	15,5			69,0			
	14,5			66,0			
	14,0			65,0			
	15,0			62,0			
	12,0			68,0			
	15,0			66,0			
	13,5			64,0			
	13,0			80,0			
	15,0			83,0			
	16,5			75,0			
	14,5			68,0			
	16,0			69,0			
	15,5			63,0			
	15,0			74,0			
	12,5			73,0			
	13,0			75,0			
	14,0			68,0			
	15,5			83,0			
	13,5			84,0			
	14,0			66,0			
Wa 57	14,0	30	14,0	58,0	30	69,5	Graudünen-Standort

Probefläche	Ba 123	La 103	Sp 129	Wa 57		Ba 122	Ba 125	Ba 127	La 107	Sp 33	Sp 131	Wa 137
Standort	G	G	G	G		W	W	W	W	W	W	W
Karyopsenzahl x Ährenlänge	1401,3	564	1438,5	178,1		3663,9	2012,8	2456,6	7551,6	2246,4	1198,4	1720,5
	835,2	486,5	178,1	612,3		805	4221,2	313,2	1252,9	1152	1008,8	281,4
	1645	1349,4	1668	172,7		3261,6	2698,8	1242,5	3388,4	2262	495	756
	2024	372,6	639	672		1881	2525,8	3396,8	2388	2293,2	1489,2	1747,2
	813,4	661,5	281,2	55,5		1842,6	3896,4	4548,4	6520	1463	855,4	802,2
Summe	6719	3434	4205	1691		11454	15355	11958	21101	9417	5047	5307
Mittelwert	1344	687	841	338		2291	3071	2392	4220	1883	1009	1061
Standardabweichung	524	385	677	283		1162	943	1681	2704	537	372	647
Rang	6	10	9	11		4	2	3	1	5	8	7

Probefläche	Ba 123	La 103	Sp 129	Wa 57		Ba 122	Ba 125	Ba 127	La 107	Sp 33	Sp 131	Wa 137
Standort	G	G	G	G		W	W	W	W	W	W	W
Karyopsenzahl / Ährenlänge	4,7	3,9	7,7	0,9		11,7	9,2	8,2	16,0	6,1	2,6	5,0
	2,8	2,5	0,9	2,5		3,1	14,1	1,0	3,6	4,5	2,7	0,7
	5,4	4,5	8,6	0,7		7,0	9,0	4,1	8,7	9,3	1,3	1,7
	6,5	2,0	3,2	2,6		4,8	8,4	11,0	6,0	9,4	3,1	4,7
	3,0	3,6	1,3	0,2		6,7	10,7	16,5	16,3	8,3	2,6	2,2
Summe	22,3	16,5	21,7	6,9		33,3	51,4	40,8	50,7	37,6	12,2	14,4
Mittelwert	4,5	3,3	4,3	1,4		6,7	10,3	8,2	10,1	7,5	2,4	2,9
Standardabweichung	1,6	1,0	3,6	1,1		3,2	2,3	6,0	5,8	2,1	0,7	1,9
Rang	6	8	7	11		5	1	3	2	4	10	9

Tab. A13:

Probefläche	Ba 123	La 103	Sp 129	Wa 57		Ba 122	Ba 125	Ba 127	La 107	Sp 33	Sp 131	Wa 137
Standort	G	G	G	G		W	W	W	W	W	W	W
Ährenlänge x Karyopsengewicht	5,6	1,4	3,5	0,4		9,9	6,6	6,5	19,2	5,6	3,8	3,3
	3,3	0,7	0,3	1,6		1,7	11,1	0,9	3,8	2,9	3,3	0,4
	6,2	2,6	4,5	0,3		9,7	9,2	3,9	8,7	6,1	1,4	1,7
	7,6	0,1	1,7	2,2		5,3	8,6	8,1	7,4	6,6	4,9	4,1
	2,8	1,8	0,6	0,1		4,4	11,0	12,1	14,6	3,5	4,8	1,8
Summe	25,5	6,6	10,6	4,7		31,0	46,5	31,5	53,8	24,7	18,3	11,3
Mittelwert	5,1	1,3	2,1	0,9		6,2	9,3	6,3	10,8	4,9	3,7	2,3
Standardabweichung	2,0	1,0	1,8	0,9		3,5	1,9	4,2	6,1	1,7	1,5	1,4
Rang	5	10	9	11		4	2	3	1	6	7	8

Probefläche	Ba 123	La 103	Sp 129	Wa 57		Ba 122	Ba 125	Ba 127	La 107	Sp 33	Sp 131	Wa 137
Standort	G	G	G	G		W	W	W	W	W	W	W
Karyopsenzahl x Karyopsengewicht	26,0	5,5	26,5	0,4		115,7	60,7	53,5	308,0	34,0	10,0	16,8
	9,1	1,8	0,3	4,0		5,3	156,6	1,0	13,6	12,9	8,9	0,3
	33,1	11,7	38,9	0,2		67,8	83,0	15,8	76,4	57,0	1,7	2,9
	49,9	0,2	5,5	5,8		25,7	72,3	88,8	44,5	62,3	15,4	19,2
	8,4	6,5	0,8	0,0		29,2	117,7	200,0	238,3	29,2	12,5	3,9
Summe	126,5	25,7	71,9	10,4		243,6	490,3	359,1	680,8	195,4	48,4	43,2
Mittelwert	25,3	5,1	14,4	2,1		48,7	98,1	71,8	136,2	39,1	9,7	8,6
Standardabweichung	17,4	4,5	17,4	2,6		43,7	39,1	79,4	129,4	20,4	5,1	8,7
Rang	6	10	7	11		4	2	3	1	5	8	9

Probefläche	Ba 123	La 103	Sp 129	Wa 57		Ba 122	Ba 125	Ba 127	La 107	Sp 33	Sp 131	Wa 137
Standort	G	G	G	G		W	W	W	W	W	W	W
Karyopsengewicht / Karyopsenanzahl	4,0	2,5	2,4	2,2		2,7	3,3	2,7	2,5	2,5	3,2	1,9
	4,0	1,4	1,5	2,6		2,1	2,6	2,9	3,0	2,5	3,3	1,5
	3,7	1,9	2,7	1,8		3,0	3,4	3,1	2,6	2,7	2,8	2,2
	3,8	0,3	2,7	3,3		2,8	3,4	2,4	3,1	2,9	3,3	2,3
	3,5	2,7	2,1	2,7		2,4	2,8	2,7	2,2	2,4	5,6	2,2
Summe	18,9	8,9	11,5	12,6		13,0	15,5	13,8	13,5	13,0	18,2	10,2
Mittelwert	3,8	1,8	2,3	2,5		2,6	3,1	2,8	2,7	2,6	3,6	2,0
Standardabweichung	0,2	1,0	0,5	0,5		0,4	0,4	0,3	0,4	0,2	1,1	0,3
Rang	1	11	9	8		6	3	4	5	7	2	10

Tab. A15:

Tab. A16:

Ammophila arenaria

Gegenüberstellung von Ährenlänge und Wuchshöhe

Fläche	Ährenlänge [cm]	Pflanzenhöhe [cm]	
Wa 57	14,0	69,5	Graudünen-Standort
La 41	12,9	63,1	Graudünen-Standort
Ba 53	12,4	55,4	Graudünen-Standort
Sp 33	16,8	61,8	Weißdünen-Standort
La 43	17,3	80,0	Weißdünen-Standort
Ba 47	17,5	88,3	Weißdünen-Standort

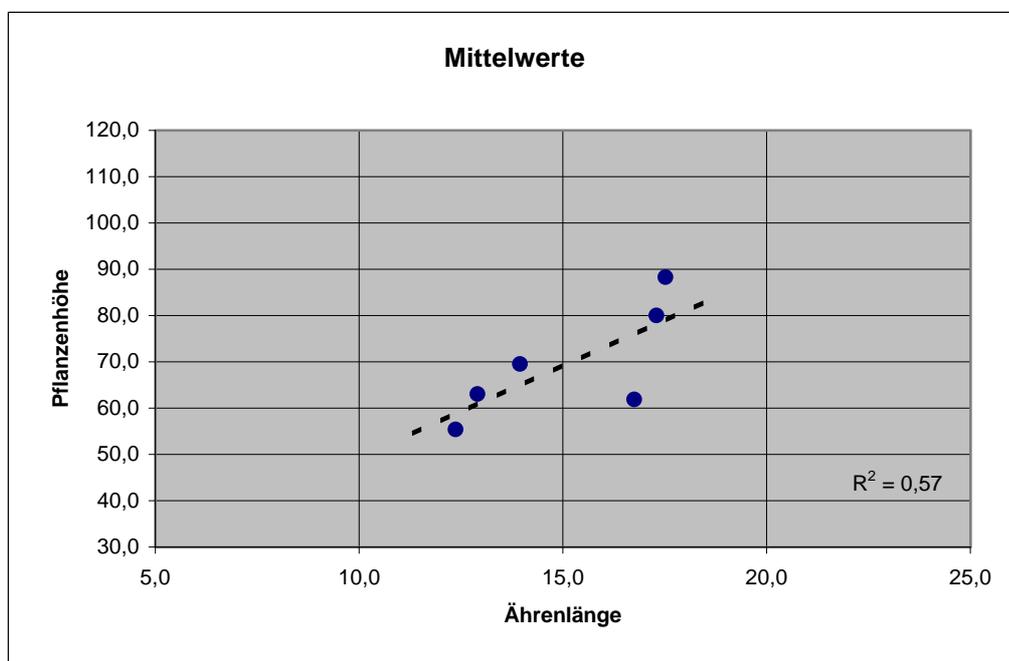


Abb. A17:

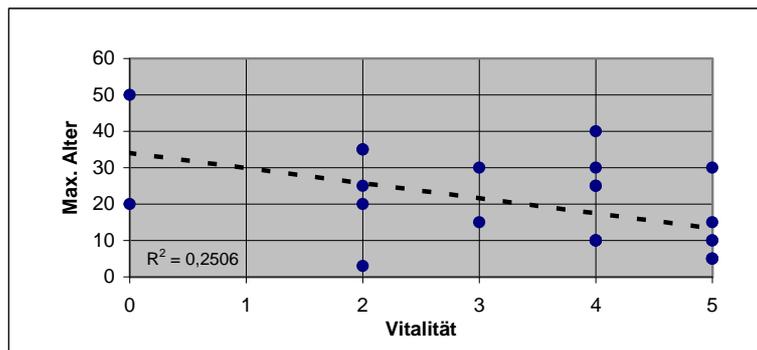
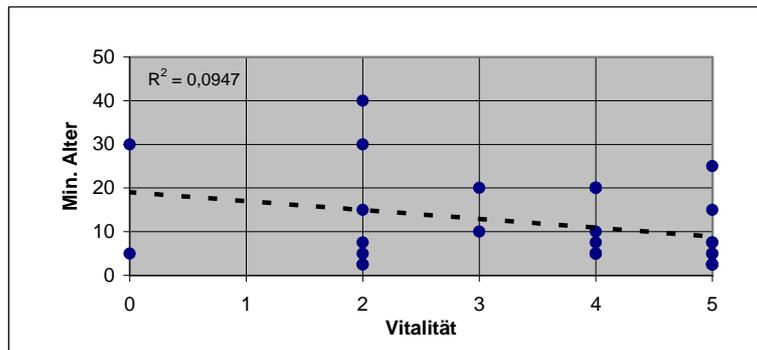
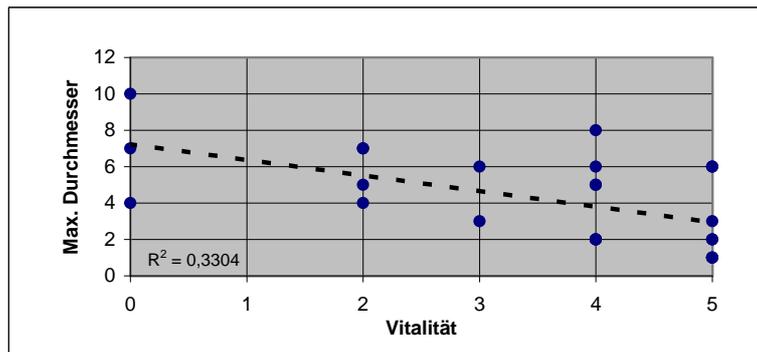
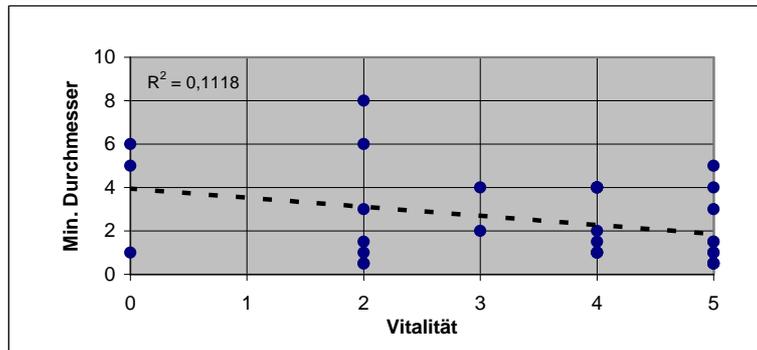
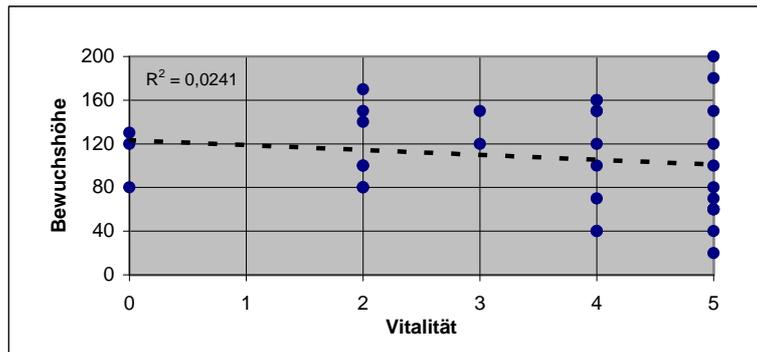


Abb. A18:

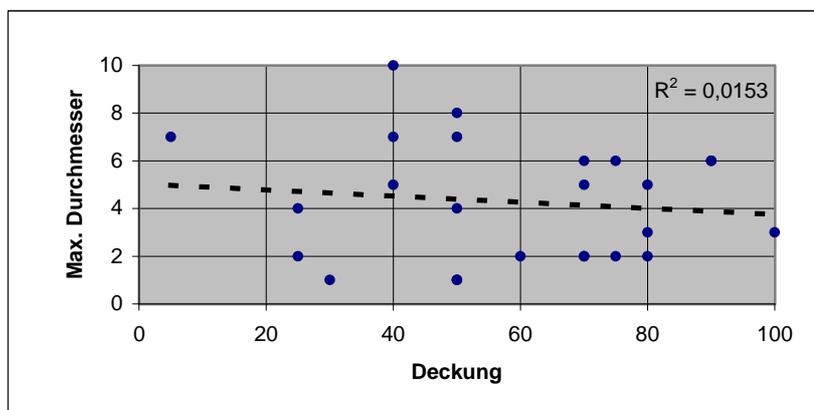
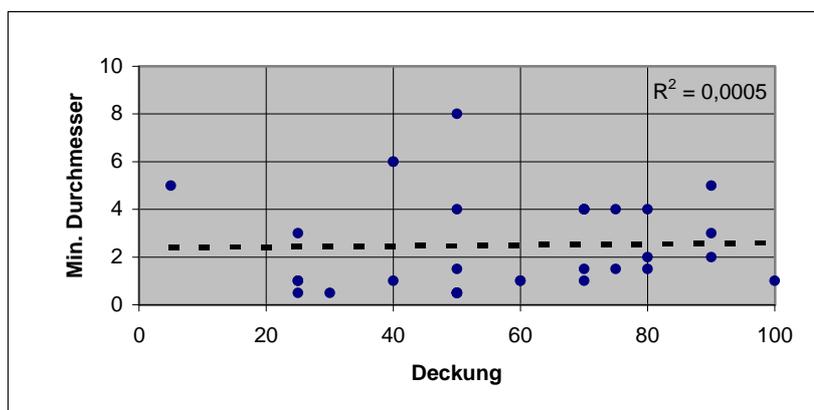
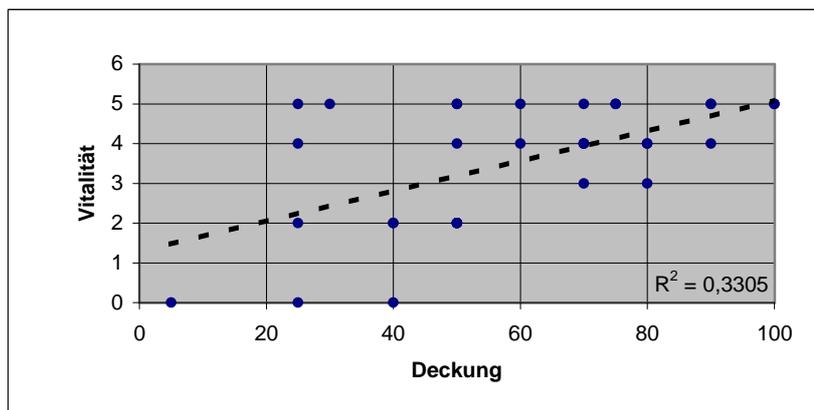
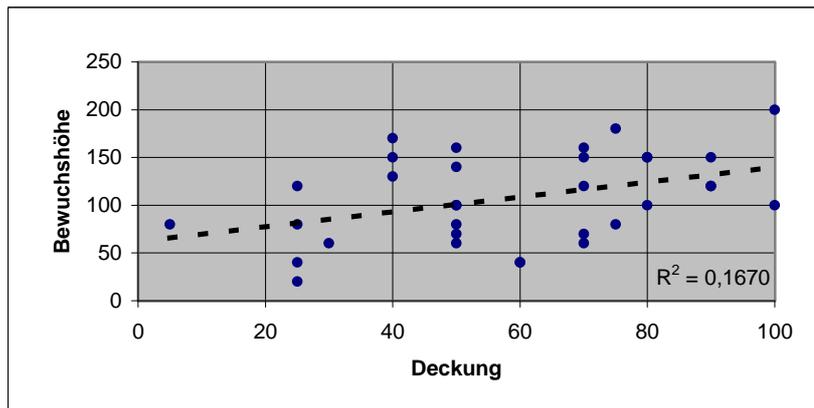


Abb. A19:

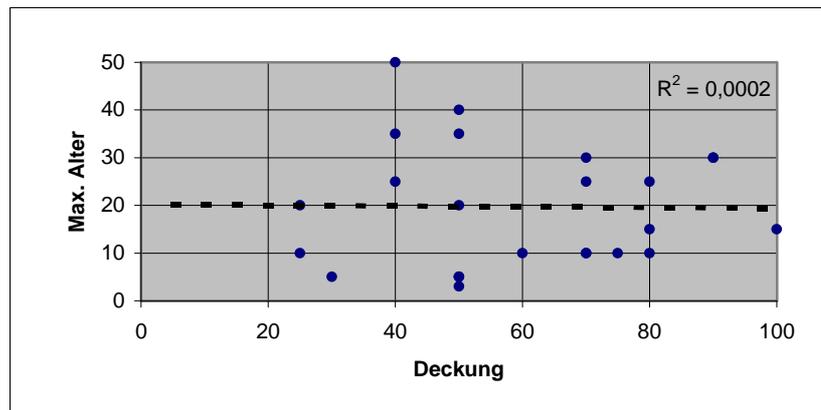
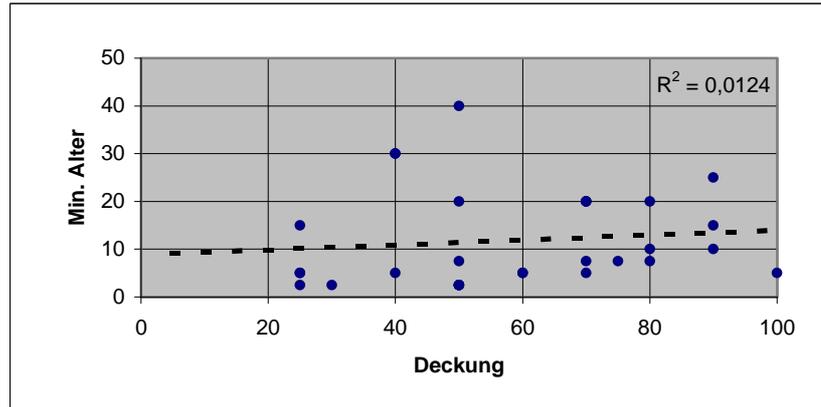


Abb. A20:

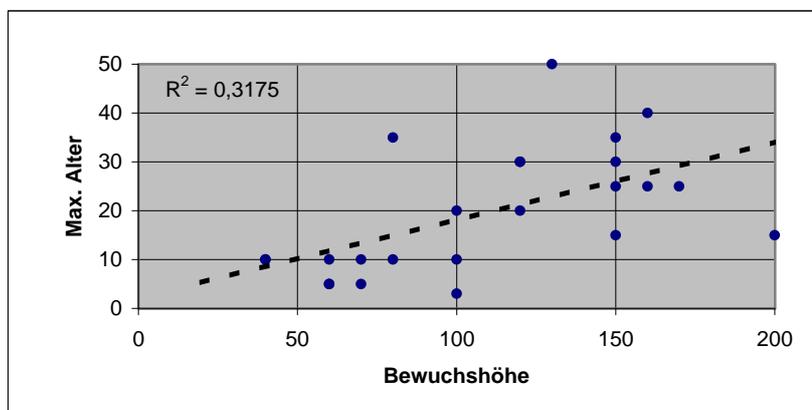
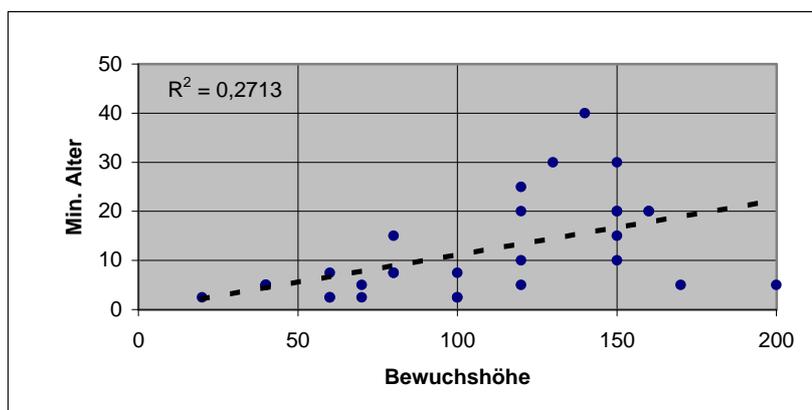
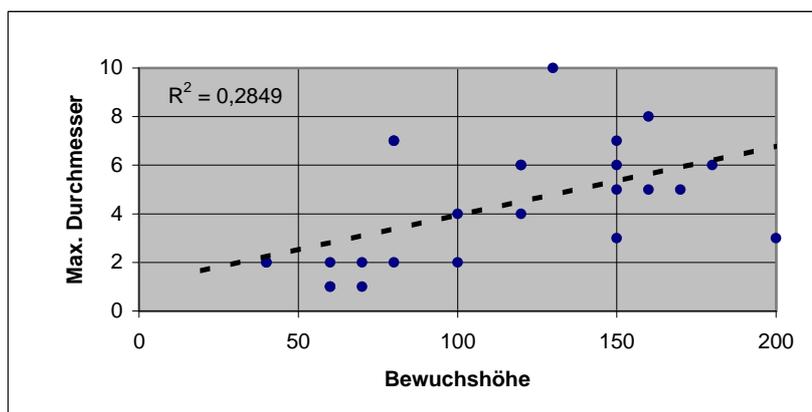
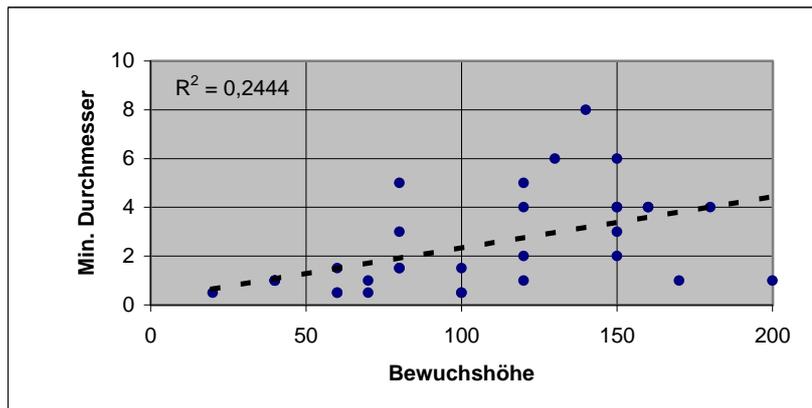


Abb. A21:

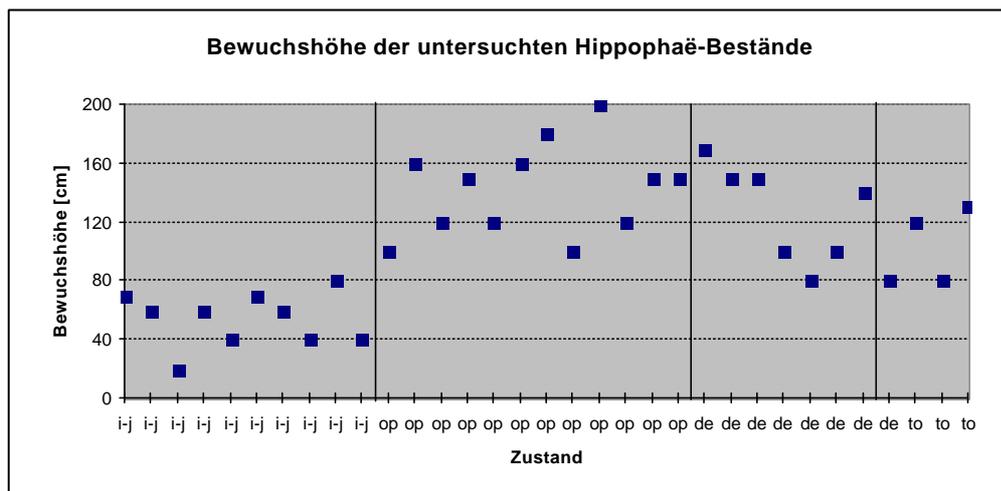
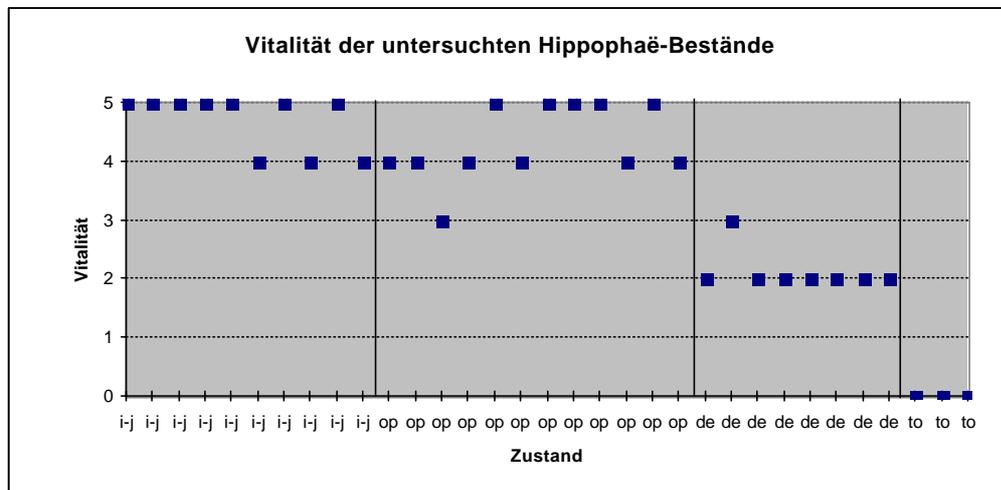
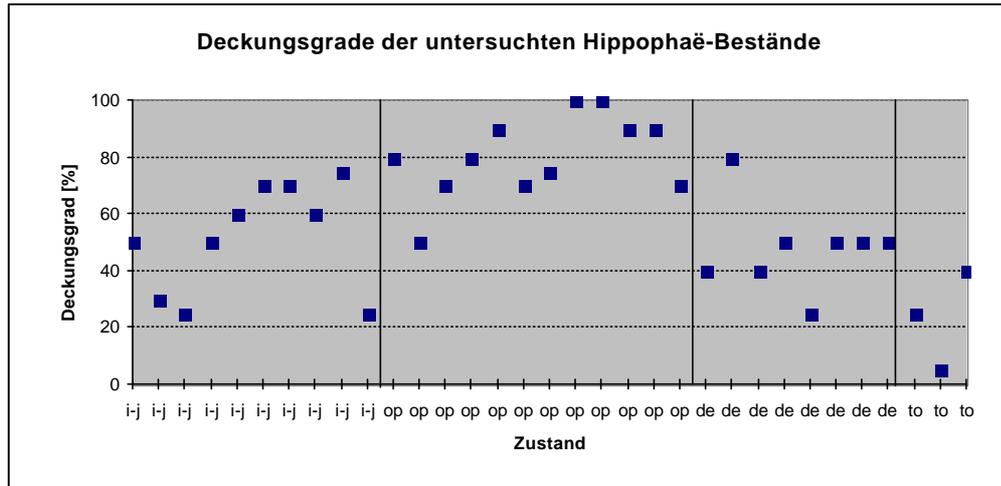


Abb. A22:

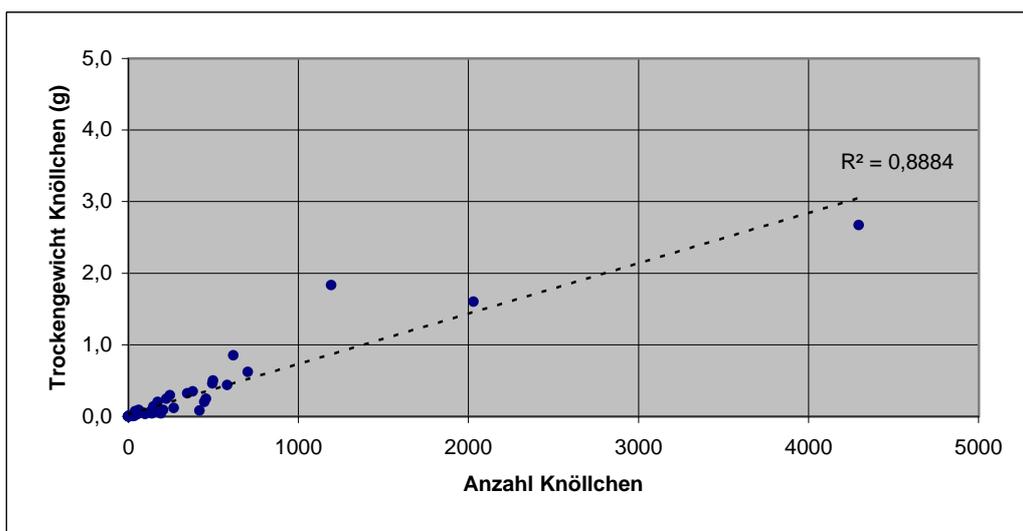
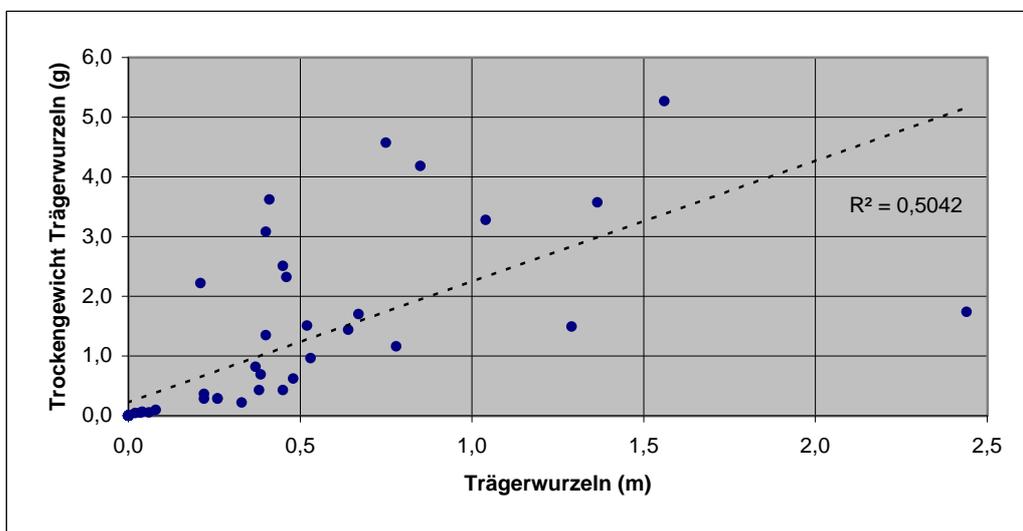
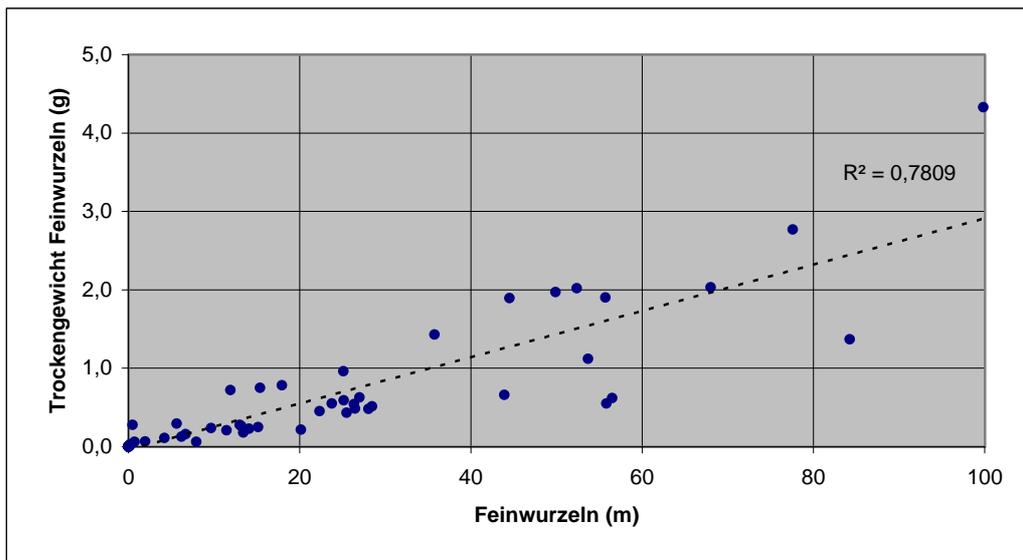
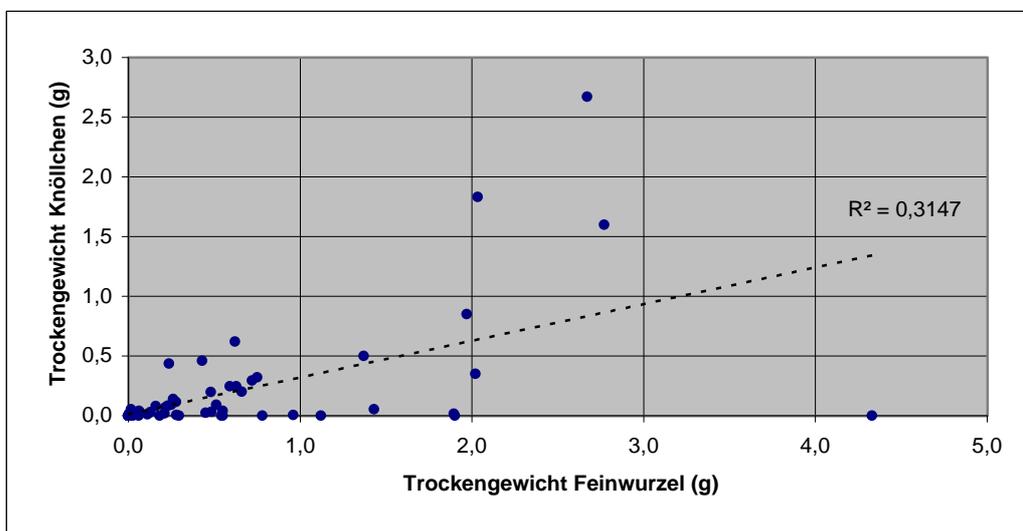
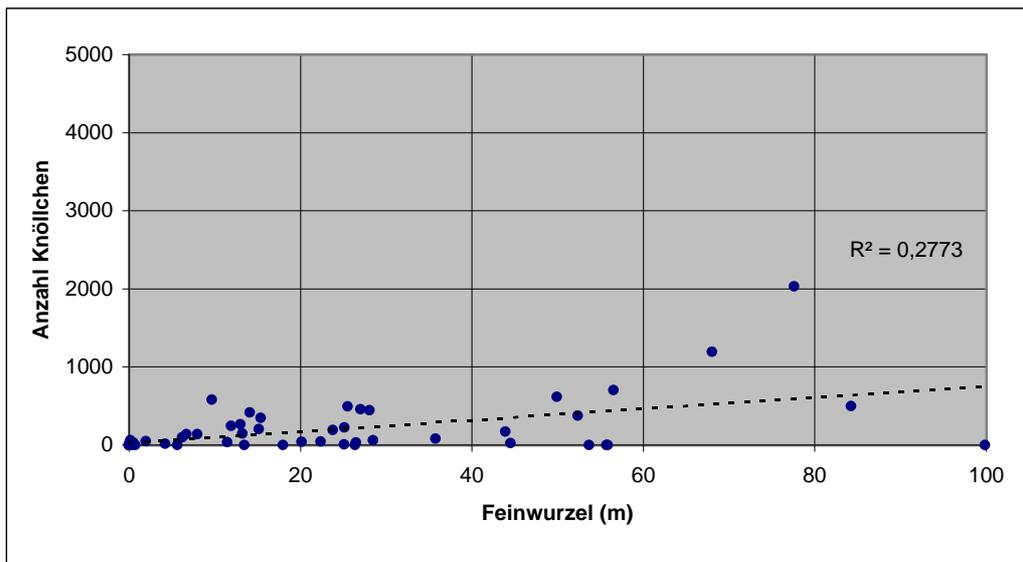


Abb. A23:



Bodenkennwerte: Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge

Probe-Nr.	Veg.- typ	Zustand	Boden- typ	pH	pH	elektr. Leitf.	GV	C _{org.}	N _{ges.}	C _{org./N_{ges.}}	CaCO ₃	Na	K	Ca	Mg
				(H ₂ O)	(CaCl ₂)	[$\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]
Ba 1Ah	H	t	Q	5,0	3,6	17,6	1,6	0,840	0,063	13,2	0,07	0,023	0,048	0,012	0,149
Ba 1Cv	H	t	Q	5,3	4,1	7,4	0,2	0,090	0,006	15,8	0,07	0,011	0,068	0,030	0,215
Ba 2	A	W	OL	8,6	7,2	35,1	0,1	0,045	0,003	17,6	0,58	0,033	0,071	1,963	0,351
Ba 3	Ag		OL	7,8	7,2	23,8	0,1	0,040	0,003	14,8	0,38	0,017	0,064	0,614	0,285
Ba 4	A	W	OL	7,5	6,8	25,4	0,2	0,050	0,004	13,2	0,20	0,014	0,068	0,905	0,351
Ba 5	A	W	OL	7,1	6,7	14,1	0,2	0,083	0,006	14,7	0,21	0,009	0,059	0,117	0,212
Ba 6	A	W	OL	7,8	7,1	38,7	0,1	0,050	0,003	15,6	0,46	0,037	0,053	1,018	0,324
Ba 7Ah	A	G	Q	4,7	3,5	16,9	1,8	1,175	0,062	18,8	0,15	0,023	0,052	0,019	0,169
Ba 7Cv	A	G	Q	5,0	4,0	8,3	0,3	0,125	0,008	14,9	0,10	0,019	0,051	0,030	0,258
Ba 8Ah	C	-	G	4,8	3,4	36,4	3,7	1,358	0,138	9,8	0,25	0,026	0,081	0,079	0,157
Ba 8Go	C	-	G	4,6	3,6	14,2	0,6	0,335	0,020	16,5	0,19	0,015	0,050	0,012	0,165
Ba 8Gro	C	-	G	4,7	3,9	13,4	0,3	0,138	0,008	16,3	0,16	0,017	0,050	0,021	0,219
Ba 9Aeh	C	-	PB	4,8	3,5	19,51	1,8	0,788	0,051	15,5	0,17	0,022	0,048	0,012	0,173
Ba 9Bsv	C	-	PB	4,9	3,9	9	0,4	0,190	0,014	13,5	0,10	0,016	0,044	0,019	0,223
Ba 9Cv	C	-	PB	5,5	4,3	5,4	0,1	0,065	0,005	13,5	0,07	0,014	0,047	0,028	0,208
Ba 23	A	W	OL	7,3	6,8	26,4	0,1	0,060	0,004	16,4	0,22	0,015	0,075	1,326	0,336
Ba 24	H	t	OL	6,9	6,5	14,2	0,2	0,155	0,010	15,2	0,36	0,023	0,070	0,061	0,243
Ba 25	H	d	OL	6,7	6,5	16,7	0,1	0,065	0,004	15,2	0,24	0,010	0,064	0,219	0,219
Ba 26	H	j	OL	6,9	6,8	16,1	0,2	0,083	0,006	14,3	0,17	0,009	0,067	0,207	0,219
Ba 27	A	W	OL	7,0	6,8	28,8	0,2	0,053	0,003	19,6	0,12	0,018	0,073	1,918	0,336
Ba 28	A	W	OL	6,7	6,7	23,6	0,1	0,045	0,003	13,5	0,61	0,015	0,064	1,521	0,266
Ba 29	H	d	Q	6,4	5,8	12,6	0,4	0,218	0,015	14,6	0,12	0,014	0,077	0,129	0,336
Ba 30	H	o	Q	6,9	6,5	24,5	0,5	0,315	0,021	15,3	0,15	0,013	0,079	1,063	0,414
Ba 31	H	o	Q	5,7	5,1	50	1,3	0,633	0,064	9,9	0,56	0,016	0,078	0,219	0,359
Ba 32Ah	H	d	Q	4,8	4,1	64	5,5	2,640	0,239	11,1	0,20	0,028	0,091	0,500	0,382
Ba 32C	H	d	Q	4,7	3,9	13,7	0,8	0,428	0,035	12,2	0,07	0,010	0,076	0,030	0,262
Ba 47	A	W	OL	7,9	7,4	32,7	0,2	0,063	0,003	19,3	0,55	0,023	0,070	1,200	0,322
Ba 48	S	-	OL	7,8	7,6	-	0,2	0,075	0,003	25,8	0,55	0,047	0,076	1,570	0,377
Ba 49	Ag	-	OL	7,8	7,7	84,8	0,1	0,045	0,003	17,2	0,69	0,081	0,073	2,073	0,435
Ba 50	H	j	Q	7,6	7,3	26,9	0,4	0,218	0,013	16,4	0,31	0,017	0,077	0,990	0,497
Ba 51Ah	H	d	Q	7,3	6,3	9,4	0,3	0,203	0,012	16,6	0,14	0,014	0,074	0,149	0,287
Ba 51Cv	H	d	Q	7,9	7,3	25,8	0,2	0,085	0,006	14,7	0,42	0,015	0,076	1,240	0,513
Ba 51'	H	d	Q	6,5	6,1	11,6	0,5	0,220	0,018	12,2	0,04	-	-	-	-

Tab. A24:

Bodenkennwerte: Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge

Probe-Nr.	Veg.- typ	Zustand	Boden- typ	pH	pH	elektr. Leitf.	GV	C _{org.}	N _{ges.}	C _{org./N_{ges.}}	CaCO ₃	Na	K	Ca	Mg
				(H ₂ O)	(CaCl ₂)	[μS · cm ⁻¹]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]
Ba 52	H	o	Q	7,5	7,2	21,4	0,6	0,350	0,022	15,9	0,31	0,019	0,073	0,740	0,451
Ba 53 Ah	A	W	Q	5,0	4,8	7,5	0,6	0,388	0,021	18,1	0,02	0,016	0,072	0,036	0,209
Ba 53Cv	A	W	Q	5,5	6,3	7,8	0,1	0,063	0,004	16,2	0,12	0,016	0,068	0,043	0,190
Ba 54	A	W	OL	7,7	7,5	25,8	0,1	0,045	0,003	15,1	0,34	0,017	0,066	0,990	0,256
Ba 80	A	W	OL	8,0	7,7	25,8	0,2	0,083	0,004	21,9	0,64	0,006	0,009	1,786	0,286
Ba 81	A	W	OL	8,0	7,6	41	0,2	0,055	0,005	11,9	0,67	0,031	0,016	1,614	0,289
Ba 82	H	d	PB	7,8	7,4	22	0,3	0,135	0,009	15,3	0,22	0,007	0,006	0,554	0,240
Ba 83	H	t	Q	4,9	3,9	10,5	0,9	0,610	0,037	16,5	0,00	0,185	0,025	0,014	0,135
Ba 84	A	G	Q	6,0	4,9	7,6	0,2	0,135	0,010	14,0	0,00	0,009	0,008	0,053	0,151
Ba 85	H	j	OL	7,9	7,4	25,8	0,4	0,140	0,009	15,7	0,60	0,014	0,017	1,957	0,217
Ba 120Ah	H	o	Q	7,2	6,6	44,6	2,7	1,440	0,128	11,2	0,02	-	-	-	-
Ba 120Cv	H	o	Q	6,0	5,7	21,8	1,0	0,600	0,041	14,6	0,09	-	-	-	-
Ba 120misch	H	o	Q	-	-	19,3	0,4	0,200	0,016	12,7	0,15	-	-	-	-
Ba 121	H	o	Q	7,9	7,1	24,8	0,4	0,130	0,010	13,3	0,46	-	-	-	-
Ba 123Aeh	A	G	PB	4,8	3,7	17	1,6	0,940	0,061	15,5	0,07	-	-	-	-
Ba 123Bsv	A	G	PB	4,8	4,0	9,4	0,7	0,380	0,029	13,2	0,07	-	-	-	-
Ba 123Cv	A	G	PB	5,4	4,6	7,4	0,5	0,290	0,021	13,9	0,00	-	-	-	-
Ba 124Aeh	H	t	PB	5,0	4,1	17,5	2,9	1,400	0,113	12,4	0,05	-	-	-	-
Ba 124Bsv	H	t	PB	4,7	3,7	12,6	1,6	0,910	0,059	15,3	0,09	-	-	-	-
Ba 124Cv	H	t	PB	5,0	4,0	7,5	0,7	0,350	0,026	13,4	0,09	-	-	-	-
Ba 124ggr.ob	H	t	PB	5,0	4,1	12,1	1,2	0,570	0,046	12,3	0,10	-	-	-	-
Ba 124ggr.ut	H	t	PB	5,4	4,3	7,7	0,2	0,090	0,009	9,6	0,04	-	-	-	-
Ba 125	A	W	OL	7,9	7,5	43,2	0,1	0,030	0,004	7,2	0,30	-	-	-	-
Ba 126	A	W	OL	8,2	7,6	43,5	0,4	0,030	0,005	5,8	0,76	-	-	-	-
Ba 127	A	W	OL	7,7	7,3	35	0,2	0,030	0,004	7,0	0,65	-	-	-	-
La 7	-	-	-	5,7	4,6	-	1,4	0,828	0,064	12,9	0,05	0,015	0,016	0,128	0,324
La 8	-	-	-	5,9	5,0	-	0,5	0,263	0,018	14,3	0,12	0,010	0,018	0,057	0,274
La 31	H	d	Q	4,8	4,2	49,5	2,2	1,250	0,099	12,6	0,25	0,020	0,016	0,184	0,301
La 32	H	d	Q	4,8	4,1	30,1	1,0	0,565	0,045	12,5	0,16	0,020	0,022	0,035	0,235
La 33	H	d	Q	5,5	4,8	29,4	0,4	0,250	0,016	15,7	0,15	0,008	0,023	0,052	0,266
La 34	Ag		OL	8,2	7,8	-	0,2	0,055	0,004	15,4	0,41	0,200	0,064	0,470	0,279
La 35	A	W	OL	7,5	7,5	30,7	0,1	0,043	0,003	12,4	0,33	0,023	0,058	0,324	0,190
La 36	A	W	OL	7,6	7,6	29,7	0,1	0,043	0,003	15,7	0,23	0,023	0,054	0,677	0,178

Bodenkennwerte: Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge

Probe-Nr.	Veg.- typ	Zustand	Boden- typ	pH	pH	elektr. Leitf.	GV	C _{org.}	N _{ges.}	C _{org./N_{ges.}}	CaCO ₃	Na	K	Ca	Mg
				(H ₂ O)	(CaCl ₂)	[μ S · cm ⁻¹]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]
La 37	H	j	OL	8,0	7,6	22,8	0,1	0,050	0,003	16,8	0,35	0,021	0,063	0,663	0,205
La 38	H	o	Q	7,7	7,2	20,8	0,5	0,340	0,018	18,8	0,18	0,020	0,060	0,237	0,244
La 39	H	t	Q	4,7	4,2	13,3	0,8	0,508	0,034	14,7	0,09	0,007	0,031	0,015	0,085
La 40	A	G	PB	5,8	5,7	6,3	0,2	0,113	0,008	14,9	0,21	0,015	0,066	0,086	0,166
La 41	A	G	Q	4,6	4,2	13,8	1,1	0,723	0,042	17,3	0,14	0,015	0,076	0,035	0,174
La 42Aeh	H	o	PB	6,1	5,1	16,6	1,2	0,793	0,043	18,4	0,21	0,014	0,068	0,170	0,217
La 42Bsv	H	o	PB	5,6	6,5	11	0,4	0,235	0,016	14,5	0,24	0,014	0,072	0,141	0,225
La 42Cv	H	o	PB	5,8	5,8	8	0,3	0,143	0,012	12,1	0,24	0,014	0,066	0,030	0,229
La 43	A	W	OL	7,8	7,5	27,9	0,1	0,050	0,003	14,5	0,37	0,018	0,061	0,477	0,256
La 45	H	o	Q	7,7	7,3	13,2	0,3	0,230	0,012	18,9	0,34	0,014	0,064	0,258	0,229
La 46	H	o	Q	7,9	7,5	26,1	0,1	0,040	0,003	13,0	0,36	0,015	0,053	0,365	0,170
La 61	H	o	Q	7,2	5,8	27,2	1,8	0,873	0,069	12,6	0,00	0,017	0,023	0,079	0,382
La 63Ah	H	o	Q	6,0	4,8	17,5	1,3	0,710	0,043	16,5	0,09	0,020	0,005	0,063	0,246
La 63Cv	H	o	Q	5,1	4,1	8,3	0,6	0,410	0,024	17,0	0,05	0,017	0,004	0,032	0,180
La 64Ah	H	o	Q	5,6	4,5	16,9	1,0	0,613	0,037	16,4	0,05	0,033	0,010	0,034	0,223
La 64Cv	H	o	Q	6,5	5,4	16,8	1,1	0,678	0,039	17,4	0,05	0,015	0,006	0,090	0,270
La 65Ah	H	o	Q	6,9	6,1	29,8	2,0	1,163	-	-	0,09	0,018	0,009	0,286	0,344
La 65Cv	H	o	Q	6,8	5,9	30,3	1,7	1,025	0,067	15,4	0,07	0,020	0,006	0,253	0,313
La 70	A	G	Q	5,3	4,0	17,1	1,8	1,030	0,050	20,6	0,00	0,009	0,004	1,140	0,107
La 71	H	o	Q	4,1	3,4	24,5	2,6	1,420	0,070	20,3	0,00	0,018	0,007	0,020	0,076
La 72	A	W	OL	8,0	7,4	18	0,1	0,475	0,003	-	0,21	0,009	0,016	0,423	0,185
La 73	H	j	Q	6,4	5,4	8,5	0,3	0,195	0,010	19,5	0,05	0,021	0,007	0,024	0,114
La 74	A	W	OL	7,9	7,4	18,7	0,2	0,065	0,003	23,1	0,20	0,008	0,008	0,326	0,185
La 75	A	W	OL	8,1	7,8	37,2	1,1	0,073	0,005	15,2	0,81	0,022	0,018	2,026	0,323
La 76	A	G	PB	4,7	3,8	10,7	0,5	0,345	0,020	17,5	0,15	0,017	0,002	0,114	0,115
La 77	H	j	OL	7,9	7,4	20	0,1	0,048	0,004	11,9	0,25	0,007	0,006	0,453	0,107
La 78	H	o	Q	7,4	7,0	20,3	0,5	0,278	0,020	13,9	0,22	0,028	0,009	0,220	0,190
La 79	A	W	OL	8,0	7,5	23,4	0,2	0,045	0,004	11,3	0,38	0,011	0,015	0,440	0,164
La 101Ah	H	j	Q	6,3	5,6	10,5	0,9	0,420	0,025	16,5	0,05	-	-	-	-
La 101Cv	H	j	Q	6,5	6,1	6,7	0,2	0,080	0,006	12,4	0,05	-	-	-	-
La 102Ah	H	d	Q	6,7	6,7	10,7	0,3	0,100	0,007	14,0	0,07	-	-	-	-
La 102Cv	H	d	Q	7,1	6,5	11,8	0,2	0,080	0,006	13,7	0,15	-	-	-	-
La 103fAh	A	G	Q	5,3	4,3	6,1	0,3	0,150	0,011	14,1	0,05	-	-	-	-

Bodenkennwerte: Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge

Probe-Nr.	Veg.- typ	Zustand	Boden- typ	pH	pH	elektr. Leitf.	GV	C _{org.}	N _{ges.}	C _{org./N_{ges.}}	CaCO ₃	Na	K	Ca	Mg
				(H ₂ O)	(CaCl ₂)	[μ S · cm ⁻¹]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]
La 103Cv	A	G	Q	5,0	4,2	5,6	0,2	0,090	0,007	12,2	0,12	-	-	-	-
La 104Ah	H	o	Q	5,8	5,2	8	0,6	0,320	0,024	13,4	0,09	-	-	-	-
La 104Cv	H	o	Q	6,2	5,4	7	0,5	0,230	0,017	13,4	0,15	-	-	-	-
Sp 16	S	-	OL	8,9	7,7	36	0,2	0,040	0,003	13,5	1,94	0,078	0,058	3,619	0,217
Sp 17	Ar	-	OL	8,8	7,4	28,7	0,1	0,075	0,005	15,2	0,28	0,055	0,062	0,383	0,229
Sp 18	G	-	OL	9,0	7,6	88,1	0,3	0,128	0,010	13,4	0,97	0,016	0,098	2,661	0,700
Sp 19	Ho	-	OL	8,7	7,4	28	0,1	0,053	0,004	14,4	0,41	0,060	0,065	0,630	0,217
Sp 20	H	j	OL	8,9	7,3	27,2	0,2	0,083	0,005	17,4	0,30	0,052	0,065	0,395	0,221
Sp 22	A	W	OL	7,9	7,0	18,5	0,1	0,068	0,004	16,7	0,16	0,048	0,060	0,149	0,205
Sp 23	A	W	OL	8,0	7,1	18,5	0,2	0,085	0,005	18,6	0,21	0,050	0,061	0,191	0,201
Sp 24	H	o	Q	7,6	6,9	19,5	0,3	0,220	0,012	18,7	0,20	0,048	0,063	0,178	0,209
Sp 25	Ag		OL	8,3	7,4	60	0,1	0,045	0,003	16,2	0,16	0,052	0,044	0,208	0,184
Sp 26	Ag		OL	8,6	7,6	96	0,1	0,045	0,003	16,5	0,23	0,088	0,049	0,410	0,227
Sp 27	A	W	OL	8,2	7,2	27,3	0,1	0,093	0,002	37,3	0,10	0,029	0,043	0,286	0,184
Sp 28AehBsv	A	G	Q	4,5	3,9	7,5	0,5	0,268	0,013	19,9	0,05	0,044	0,060	0,003	0,147
Sp 28Cv	A	G	Q	4,9	4,3	-	0,1	0,063	0,003	19,9	0,08	0,173	0,042	0,003	0,145
Sp 29	H	d	Q	6,6	6,3	9	0,2	0,093	0,006	15,6	0,00	0,014	0,048	0,030	0,169
Sp 30AehBsv	H	d	Q	6,6	5,9	15	0,6	0,340	0,020	16,6	0,19	0,014	0,059	0,043	0,190
Sp 30Cv	H	d	Q	6,8	6,4	9,7	0,2	0,103	0,004	23,1	0,17	0,010	0,059	0,195	0,178
Sp 31 5.	H	o	OL	7,5	6,8	13,5	0,2	0,118	0,006	18,4	0,16	0,010	0,054	0,212	0,174
Sp 31 7.	H	o	OL	7,6	7,4	13,1	0,2	0,100	0,006	16,5	0,11	0,009	0,061	0,095	0,201
Sp 32Aeh	A	G	PB	4,7	3,8	12,2	0,6	0,335	0,019	17,5	0,00	0,011	0,063	0,030	0,155
Sp 32Bsv	A	G	PB	4,9	4,1	7,7	0,3	0,150	0,008	18,1	0,00	0,010	0,054	0,003	0,147
Sp 32Cv	A	G	PB	5,0	4,5	8,2	0,3	0,215	0,012	17,4	0,19	0,010	0,058	0,128	0,147
Sp 33 5.	A	W	OL	8,0	7,1	-	0,1	0,045	0,003	15,0	0,19	0,016	0,050	0,203	0,151
Sp 33 7.	A	W	OL	8,0	7,5	23,3	0,1	0,058	0,002	24,9	0,20	0,017	0,057	0,207	0,174
Sp 33 3.	A	W	OL	7,4	7,4	18,4	0,2	0,040	0,004	9,7	0,08	-	-	-	-
Sp 34	A	W	OL	8,2	7,2	35	0,1	0,045	0,003	13,0	0,33	0,022	0,079	0,708	0,305
Sp 35	H	d	Q	7,0	6,2	24,7	0,4	0,238	0,015	16,1	0,15	0,013	0,074	0,142	0,289
Sp 36	H	o	Q	7,1	6,4	19,7	0,2	0,118	0,008	13,9	0,20	0,014	0,069	0,126	0,239
Sp 37	H	j	Q	7,1	6,5	26,4	0,8	0,165	0,010	16,1	0,10	0,013	0,068	0,066	0,215
Sp 38	H	o	Q	7,2	6,6	28,6	0,3	0,123	0,008	15,1	0,22	0,015	0,078	0,231	0,293
Sp 39	H	d	Q	6,6	6,2	30,5	0,5	0,338	0,021	16,1	0,00	0,015	0,075	0,117	0,281

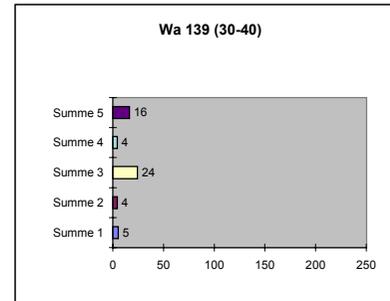
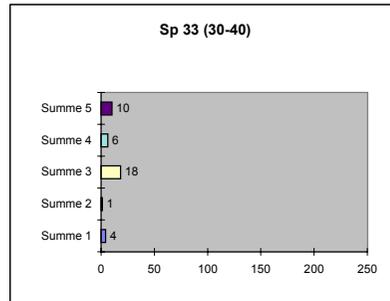
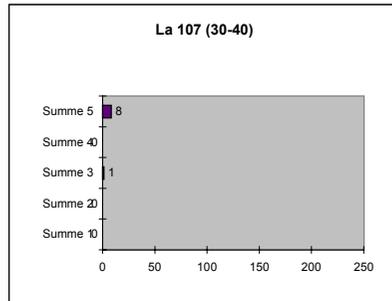
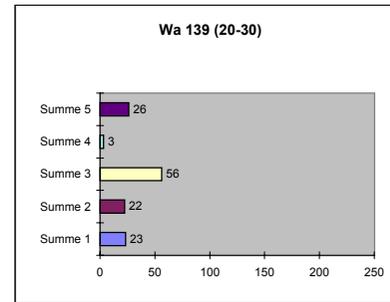
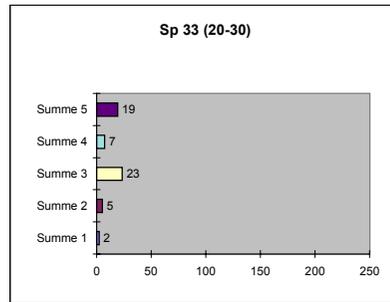
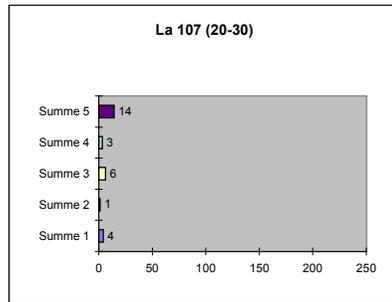
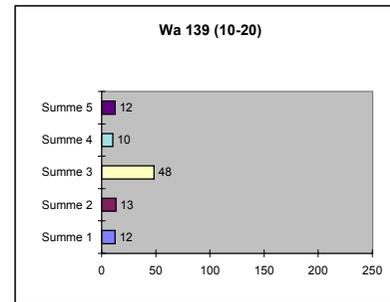
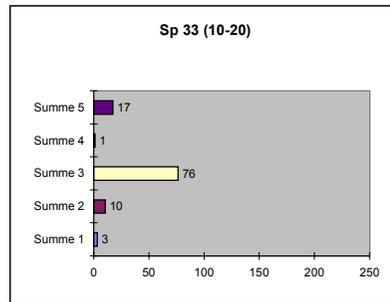
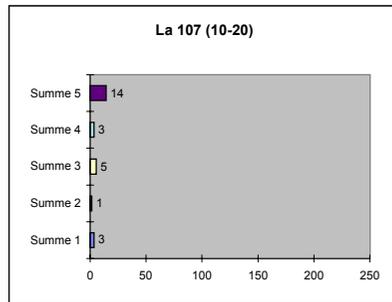
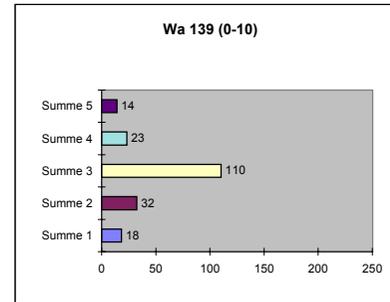
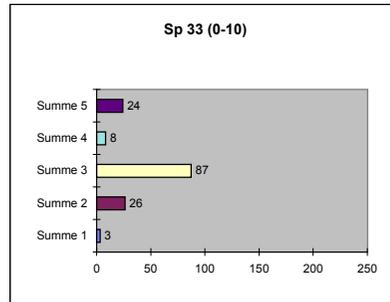
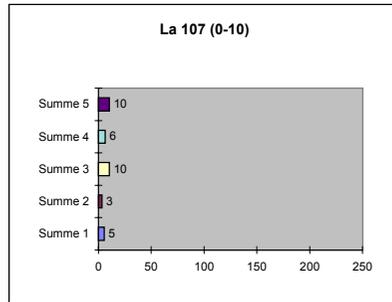
Bodenkennwerte: Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge

Probe-Nr.	Veg.- typ	Zustand	Boden- typ	pH	pH	elektr. Leitf.	GV	C _{org.}	N _{ges.}	C _{org./N_{ges.}}	CaCO ₃	Na	K	Ca	Mg
				(H ₂ O)	(CaCl ₂)	[μS · cm ⁻¹]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]
Sp 41	A	G	Q	7,4	6,9	34	0,3	0,200	0,010	20,2		0,015	0,079	0,305	0,262
Sp 60	H	j	OL	8,6	7,4	39,5	0,2	0,125	0,007	19,1	1,50	0,054	0,078	3,620	0,544
Sp 128	H	j	OL	7,7	7,4	16,5	0,3	0,080	0,006	12,4	0,14	-	-	-	-
Sp 129	A	G	Q	5,7	4,8	5,3	0,3	0,110	0,009	12,2	0,00	-	-	-	-
Sp 135C	H	o	Q	7,4	6,7	17,7	0,4	0,130	0,009	14,4	0,11	-	-	-	-
Sp 135Cv	H	o	Q	6,0	5,1	5,4	0,3	0,160	0,011	14,5	0,00	-	-	-	-
Sp 37 HS1	H	j	Q	6,5	6,2	-	0,2	0,158	0,010	16,2	0,24	0,013	0,066	0,140	0,231
Sp 36 HS2	H	o	Q	6,4	6,2	-	0,4	0,205	0,011	18,8	0,20	0,015	0,069	0,253	0,262
Sp 39 HS3	H	d	Q	6,3	6,0	-	0,4	0,270	0,019	14,6	0,05	0,016	0,074	0,141	0,285
Sp 12 AS1	A	W	OL	6,7	6,3	-	0,1	0,050	0,003	18,9	0,39	0,018	0,071	0,505	0,278
Wa 10Ah	H	o	Q	6,7	6,2	14,1	0,4	0,288	0,013	22,2	0,00	0,025	0,029	0,050	0,061
Wa 10Cv	H	o	Q	6,6	6,2	9,5	0,1	0,075	0,004	18,1	0,00	0,014	0,058	0,061	0,147
Wa 11 bis 60	H	j	Q	7,8	7,2	29,4	0,1	0,073	0,003	22,2	0,32	0,018	0,055	0,453	0,163
Wa 12	A	W	OL	7,1	6,9	23	0,1	0,053	0,003	17,7	0,23	0,018	0,028	0,129	0,081
Wa 13AehBsv	C	-	Q	5,3	4,1	-	1,2	0,770	0,045	17,3	0,08	0,036	0,056	0,023	0,143
Wa 13 Cv	C	-	Q	5,5	4,3	-	0,2	0,098	0,007	13,1	0,04	0,035	0,039	0,007	0,112
Wa 14 Cv4	C	-	Q-PB	6,5	5,3	-	0,6	0,393	0,025	15,8	0,12	0,043	0,060	0,020	0,155
Wa 14 f3Ah	C	-	Q-PB	6,0	4,8	-	1,9	0,965	0,061	15,8	0,18	0,053	0,073	0,132	0,246
Wa 14 fBsv	C	-	Q-PB	5,9	4,6	-	1,6	0,813	0,047	17,2	0,13	0,044	0,071	0,058	0,182
Wa 14 Cv3	C	-	Q-PB	6,0	5,1	-	0,2	0,135	0,009	15,1	0,08	0,037	0,055	0,001	0,151
Wa 14 f2Ah	C	-	Q-PB	6,1	5,1	-	0,3	0,170	0,011	16,0	0,12	0,040	0,061	0,023	0,178
Wa 14 Cv2	C	-	Q-PB	6,0	5,2	-	0,2	0,100	0,006	16,1	0,15	0,027	0,046	0,015	0,163
Wa 14 f1Ah	C	-	Q-PB	6,2	5,2	-	0,2	0,113	0,008	13,6	0,16	0,035	0,053	0,013	0,135
Wa 14 Cv1	C	-	Q-PB	6,1	5,6	-	0,1	0,045	0,002	18,4	0,08	0,036	0,048	0,015	0,155
Wa 15 AhBv	A	G	Q	5,0	3,5	-	2,3	1,085	0,075	14,4	0,12	0,046	0,074	0,016	0,139
Wa 15 Cv	A	G	Q	5,4	4,2	-	0,2	0,095	0,007	13,1	0,12	0,016	0,038	0,005	0,120
Wa 20	H	j	OL	7,1	6,7	21	0,3	0,180	0,011	16,9	0,18	0,017	0,065	0,231	0,196
Wa 21	H	o	Q	7,0	6,7	11,5	0,2	0,118	0,008	14,4	0,02	0,014	0,062	0,094	0,219
Wa 22	H	o	Q	7,0	6,4	18	0,5	0,253	0,016	15,6	0,05	0,017	0,064	0,119	0,219
Wa 42 Cv	Cal	-	PB	6,3	4,0	17,7	2,4	0,403	0,019	21,0	0,09	0,013	0,062	0,000	0,126
Wa 43 Ah	Cal	-	PB	6,4	3,6	-	2,7	1,340	0,076	17,6	0,03	0,018	0,065	0,026	0,107
Wa 44 f1Ah	Cal	-	PB	5,5	3,5	-	6,0	-	0,011	-	0,22	0,025	0,081	0,008	0,118
Wa 45 fBsv	Cal	-	PB	4,4	3,4	22	1,4	0,733	0,049	14,9	0,19	0,014	0,006	0,003	0,070

Bodenkennwerte: Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangerooge

Probe-Nr.	Veg.- typ	Zustand	Boden- typ	pH	pH	elektr. Leitf.	GV	C _{org.}	N _{ges.}	C _{org./N_{ges.}}	CaCO ₃	Na	K	Ca	Mg
				(H ₂ O)	(CaCl ₂)	[μS · cm ⁻¹]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]
Wa 46 Cv1	Cal	-	PB	6,4	4,2	8,3	0,3	0,180	-	-	0,19	0,010	0,066	0,005	0,145
Wa 47	A	G	PB	5,5	3,7		0,5	-	-	-	-	0,018	0,071	0,012	0,142
Wa 48	A	G	PB	5,8	4,1	11,5	0,5	0,353	0,021	16,4	0,20	0,008	0,062	0,005	0,122
Wa 49	A	G	PB	6,0	4,5	7	0,1	0,088	0,005	16,3	0,24	0,007	0,056	0,005	0,126
Wa 50	A	G	PB	6,0	4,6	-	2,3	1,028	0,064	16,2	0,14	0,017	0,066	0,049	0,165
Wa 51	A	G	PB	6,2	4,7	-	0,8	0,463	0,034	13,8	0,07	0,014	0,067	0,012	0,142
Wa 52	A	G	PB	6,0	4,9	8,3	0,2	0,115	0,008	14,0	0,15	0,013	0,068	0,022	0,180
Wa 53	A	G	PB	5,3	3,6	-	3,9	-	-	-	-	0,026	0,073	0,032	0,134
Wa 54	A	G	PB	5,3	3,7	-	1,4	0,790	0,044	18,2	0,10	0,016	0,064	0,005	0,103
Wa 55	H	j	OL	5,6	4,3	10,1	0,3	0,163	0,008	20,2	0,12	0,010	0,064	0,003	0,021
Wa 56	H	o	PB	6,8	5,8	19,7	0,5	0,270	0,018	14,9	0,09	-	-	-	-
Wa 57 A	A	G	Q	4,8	3,9	20,8	2,9	2,390	0,086	27,8	0,12	-	-	-	-
Wa 57 C	A	G	Q	5,1	3,9	11	0,9	0,540	0,041	13,0	0,09	-	-	-	-
Wa 57 C Fe	A	G	Q	5,0	3,8	8,7	0,4	0,440	0,031	14,0	0,14	-	-	-	-
Wa 137	A	W	OL	8,3	6,9	23,2	0,1	0,030	0,009	3,3	0,35	-	-	-	-
Wa 138	H	j	Q	8,1	7,2	19	0,2	0,040	0,006	6,6	0,23	-	-	-	-
Wa 139	A	W	OL	7,5	6,7	12,8	0,1	0,020	0,003	6,5	0,17	-	-	-	-
Wa 140	H	d	Q	6,7	5,8		0,3	0,110	0,010	10,6	0,18	-	-	-	-
Anzahl				170	170	141	171	168,000	167,000	165	168	134	134	134	134
Mittelwert				6,5	5,8	21,2	0,7	0,322	0,021	15,5	0,21	0,026	0,052	0,380	0,220
Median				6,6	6,1	18,4	0,3	0,159	0,010	15,3	0,15	0,017	0,061	0,131	0,207
Standardabweichung				1,2	1,4	15,1	0,9	0,405	0,028	3,9	0,24	0,029	0,024	0,650	0,100
Varianz				1,4	1,9	227,0	0,8	0,164	0,001	15,2	0,06	0,001	0,001	0,423	0,010
Minimalwert				4,1	3,4	5,3	0,1	0,020	0,002	3,3	0,00	0,006	0,002	0,000	0,021
Maximalwert				9,0	7,8	96,0	6,0	2,640	0,239	37,3	1,94	0,200	0,098	3,620	0,700

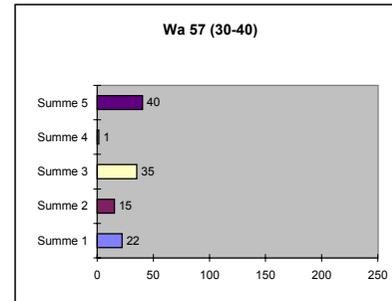
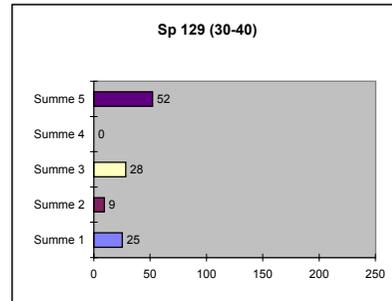
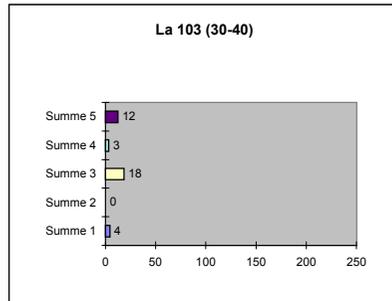
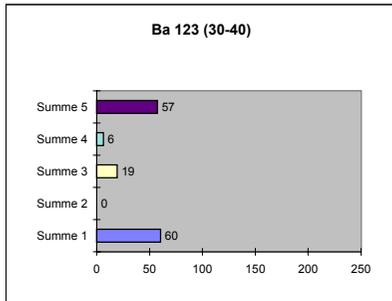
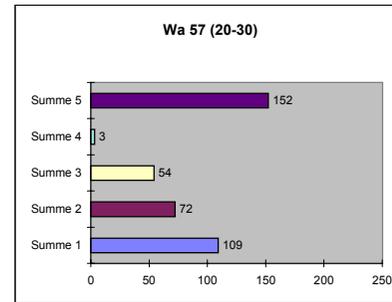
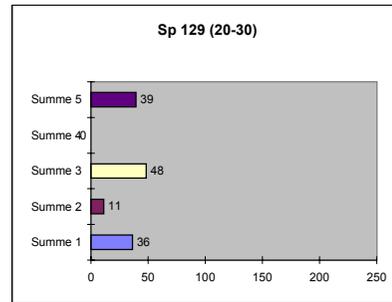
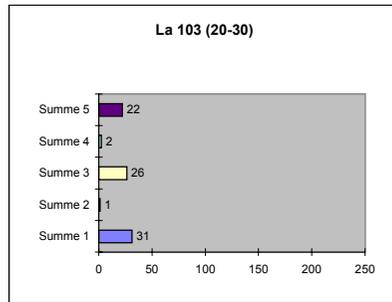
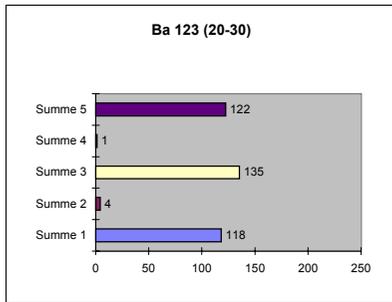
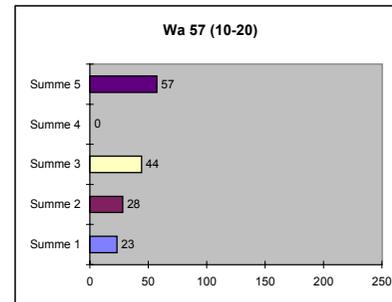
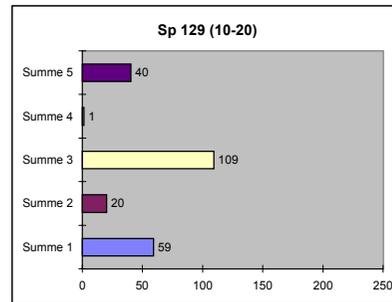
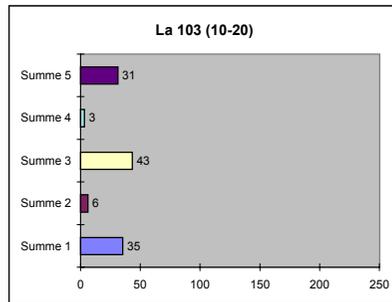
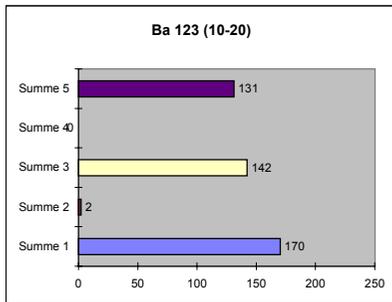
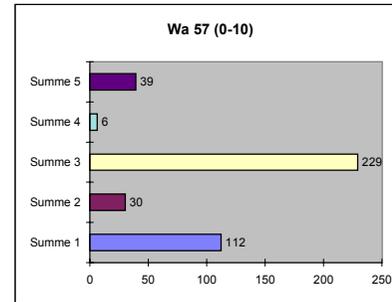
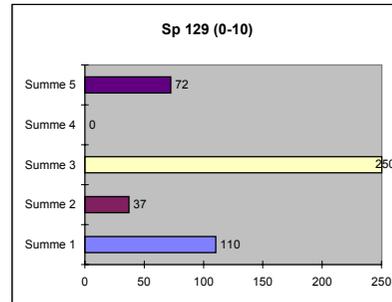
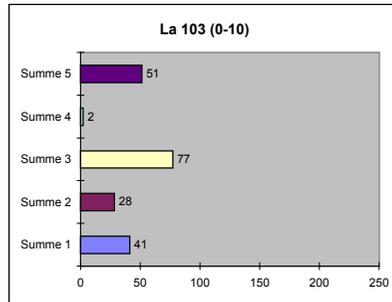
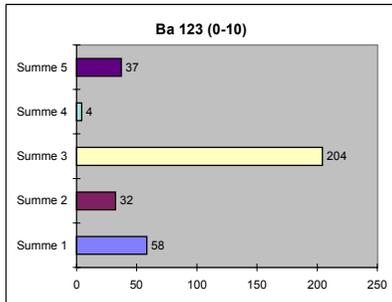
A/W



5: Omnivore
 4: Carnivore
 3: Bacterivore
 2: Fungivore
 1: Herbivore

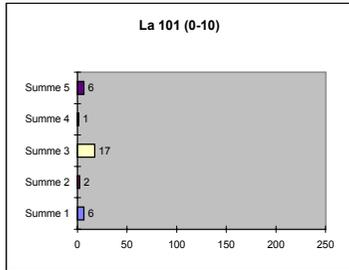
Abb. A25:

A/G

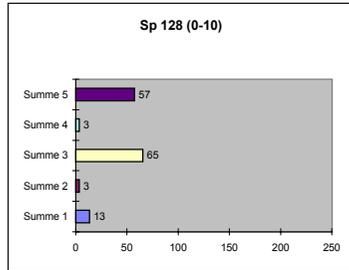


5: Omnivore
 4: Carnivore
 3: Bacterivore
 2: Fungivore
 1: Herbivore

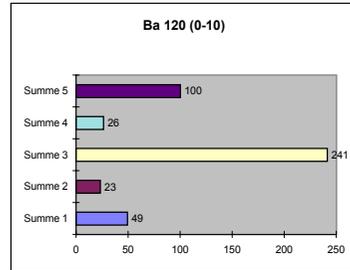
La 101, H/j



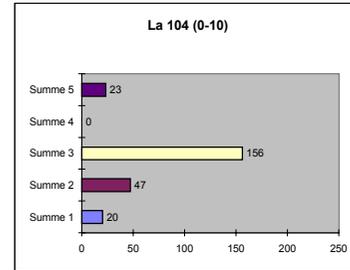
Sp 128, H/j



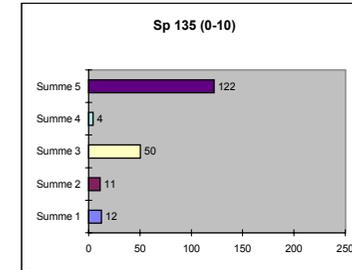
Ba 120, H/op



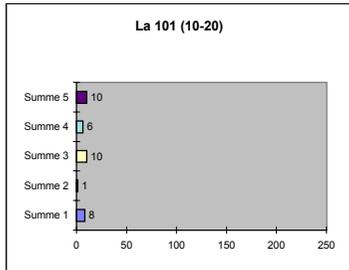
La 104, H/op



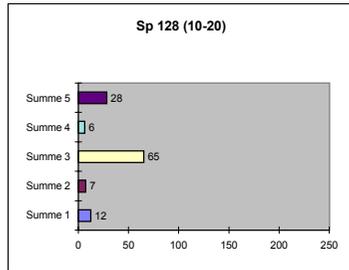
Sp 135, H/op



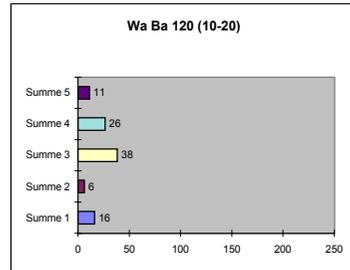
La 101 (10-20)



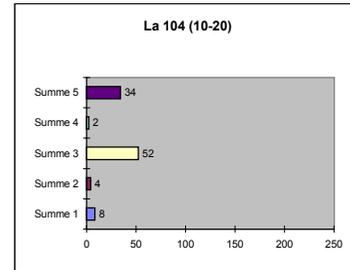
Sp 128 (10-20)



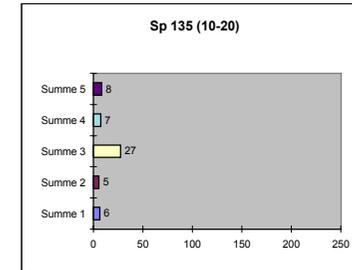
Wa Ba 120 (10-20)



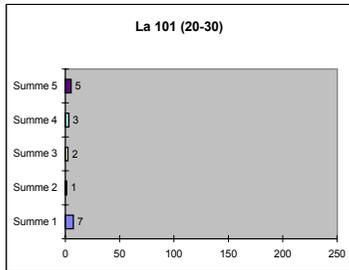
La 104 (10-20)



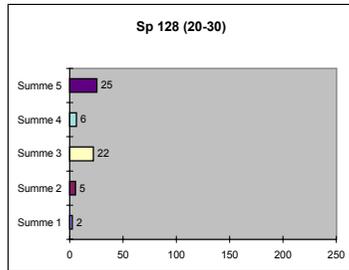
Sp 135 (10-20)



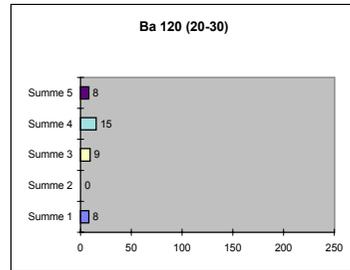
La 101 (20-30)



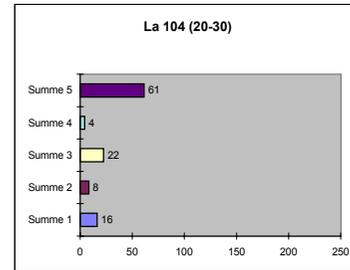
Sp 128 (20-30)



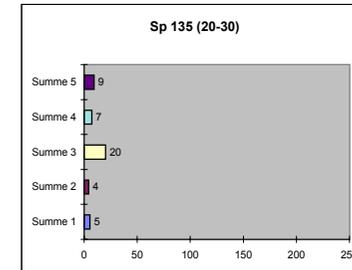
Ba 120 (20-30)



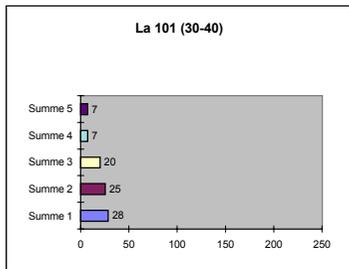
La 104 (20-30)



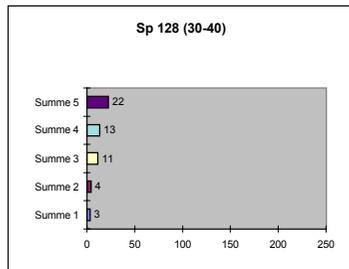
Sp 135 (20-30)



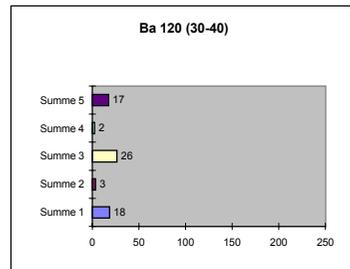
La 101 (30-40)



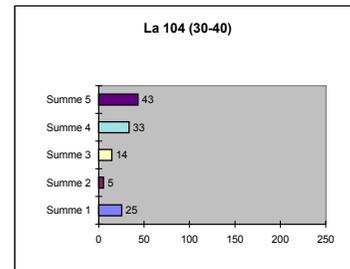
Sp 128 (30-40)



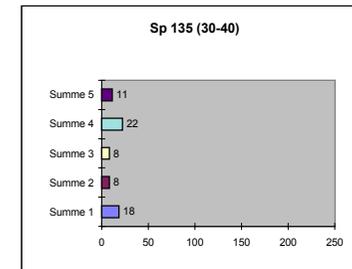
Ba 120 (30-40)

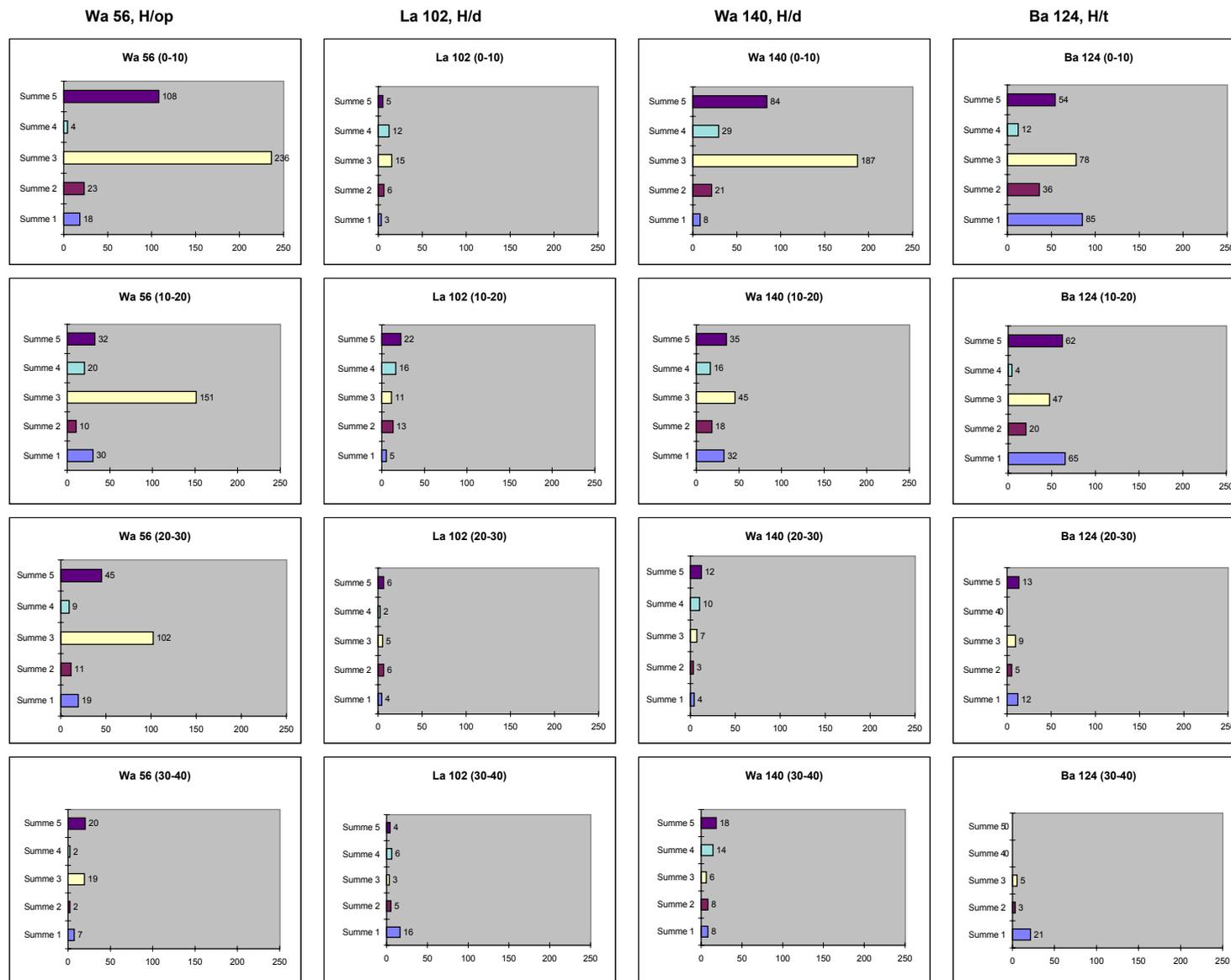


La 104 (30-40)



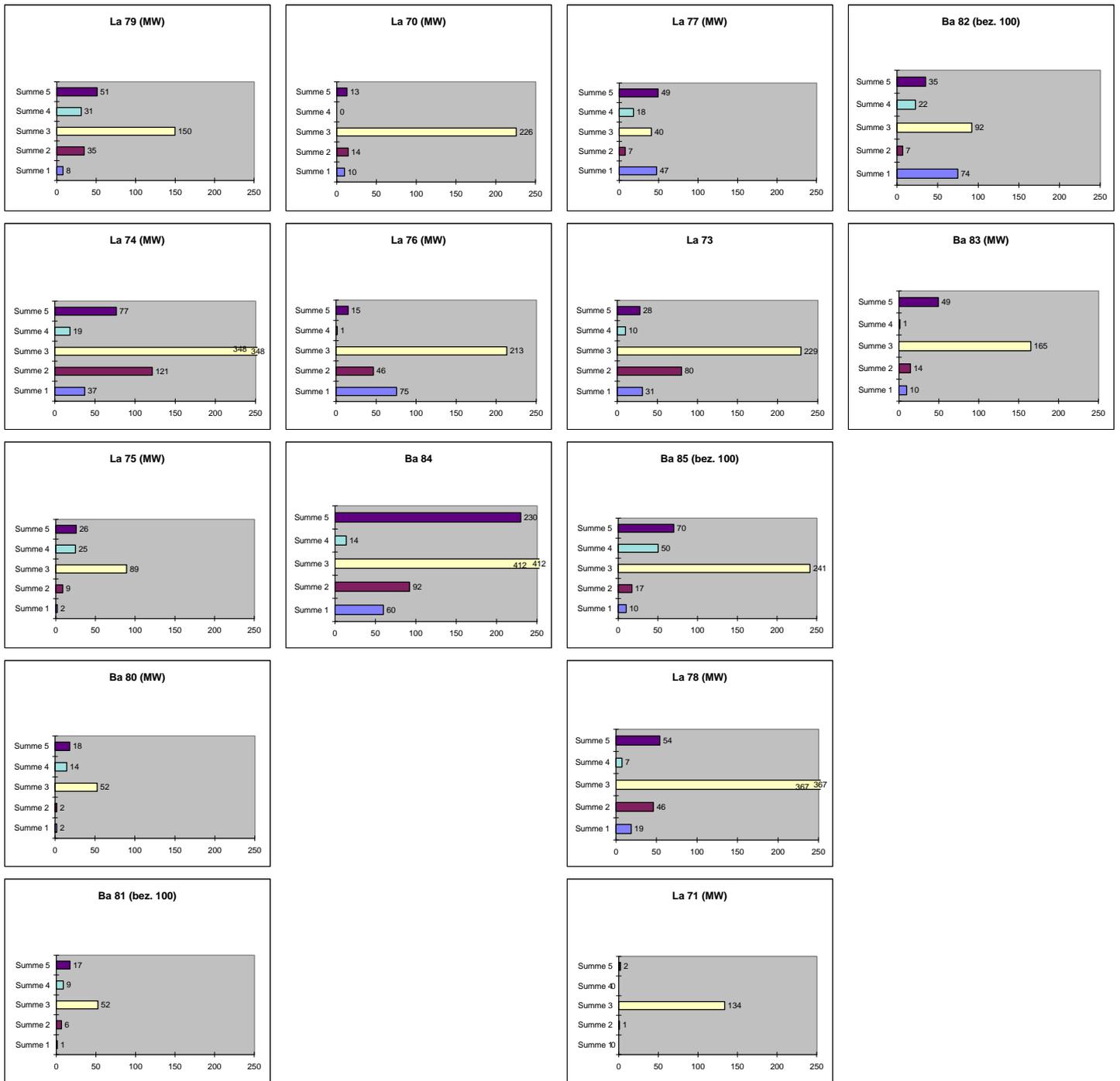
Sp 135 (30-40)





5: Omnivore
 4: Carnivore
 3: Bacterivore
 2: Fungivore
 1: Herbivore

Abb. A27:



Danksagung

Die vorliegende Arbeit wurde am Institut für Geobotanik der Universität Hannover angefertigt. Herrn Prof. Dr. R. Pott danke ich für die Themenstellung, für den Arbeitsplatz und für seine ständige fachliche Diskussionsbereitschaft. Er ermöglichte mir mit der Anstellung als wissenschaftliche Hilfskraft und wissenschaftliche Mitarbeiterin die Finanzierung der vorliegenden Arbeit.

Bei Herrn Prof. Dr. D. Thannheiser (Universität Hamburg) möchte ich mich für die freundliche Übernahme des Korreferates bedanken.

Mein Dank gilt auch Herrn Dr. D. Heinicke (Landwirtschaftskammer Hannover) und ganz besonders Herrn Dr. D. Sturhan (Biologische Bundesanstalt Münster), der mir durch wertvolle Hinweise den Einstieg in die Nematodenkunde ermöglichte.

Ebenso möchte ich mich bei Herrn Dr. H. v. Alten (Hannover) und Herrn Prof. F. H. Meyer (Wedemark) für technische Hinweise und Anregungen zu Mykorrhizauntersuchung bedanken.

Herrn Prof. Dr. J. Böttcher (Hannover) danke ich für die großzügige Überlassung seines Bodenkundelabors und Herrn Dr. B. Beyme für anregende bodenkundliche Gespräche.

Meiner Freundin und Kollegin Dipl.-Biol. Beate Kücking (Universität Göttingen) danke ich für ihre stete Unterstützung und Hilfsbereitschaft.

Mein ganz besonderer Dank gilt meinem Mann Stefan, der mir mit viel Geduld zur Seite gestanden hat.

Hiermit versichere ich an Eidesstatt, daß ich die Dissertation selbständig verfaßt, die benutzten Hilfsmittel sowie zur Hilfeleistung herangezogene Institute vollständig angegeben habe und das die Dissertation nicht schon als Diplomarbeit verwendet wurde.

Hannover, den 12.04.2000

Katrin Rieck