Berichte der Botanischen Arbeitsgemeinschaft Südwestdeutschland

Karlsruhe 2008 | ISSN 1617-5506
Band 5 | Seite 3-22

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

Anja Burmester & Inga Statsmann

Zusammenfassung

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

Abstract

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

Résumé

La cochléaire danoise *(Cochlearia danica)* est une plante annuelle inféodée à nos zones côtières qui depuis ces deux dernières décennies est venue s'établir à l'intérieur des terres. Le présent travail appréhende les raisons possibles de son apparition le long d'autoroutes et sur les terrils de potasse. *C. danica* se multiplie par autogamie et peut produire jusqu'à 1000 graines. La dormance de ces dernières est courte et elles peuvent aussi germer en milieux salé. Les particularités anatomiques de son système racinaire sont discutées.

Keywords: *Cochlearia danica,* distribution, habitats, roadsides, slag heaps, anatomy, germination

1 Einleitung

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

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

2 Material und Methoden

Daten zur Phänologie und Blütenbiologie von *C. danica* wurden am natürlichen Standort der Art in Küstensalzwiesen (Nordsee: St. Peter-Ording, Böhl, TK 1717/2; Ostsee: Fehmarn, Niobe-Denkmal, TK 1432/4) in den Jahren 2002–2006 sowie an einem Autobahnstandort in Schleswig-Holstein (Auffahrt zum Parkplatz Roseburg an der Bundesautobahn A 24, TK 2429/2) in den Jahren 2002–2003 erhoben. Parallel dazu wurden im Botanischen Garten der Christian-Albrechts-Universität Kiel in den Jahren 2002–2006 Pflanzen kultiviert, an denen morphologische, anatomische und ultrastrukturelle Untersuchungen durchgeführt wurden. Die anatomischen Handschnitte wurden nach der von ETZOLD (1983) beschriebenen Methode angefertigt. Zur Ermittlung der Spaltöffnungsdichten wurden von der Blattober- und Unterseite Nagellackabzüge hergestellt und diese Präparate unter dem Mikroskop ausgezählt. Das Keimexperiment wurde bei Raumtemperatur mit Kochsalzlösungen unterschiedlicher Konzentration (60 mM = 3,5 g NaCl/l; 240 mM = 14,0 g NaCl/l; 600 mM = 35,0 g NaCl/l) sowie destilliertem Wasser als Kontrollgruppe in der Zeit vom 5.8.–1.9.2006 durchgeführt. Je Konzentrationsstufe wurden fünf mit Filterpapier ausgelegte Petrischalen (Durchmesser: 4,5 cm) mit je 20 Samen bestückt, mit der entsprechenden Flüssigkeit versetzt und während des gesamten Experiments feucht gehalten. Die Kontrolle erfolgte täglich, als Kriterium der Samenkeimung wurde das Sichtbarwerden der Radicula gewertet.

3 Verbreitung

3.1 Gesamtverbreitung

Das ursprüngliche Areal der litoral verbreiteten Art erstreckt sich von der Atlantikküste der Iberischen Halbinsel bis in das westliche Nordseegebiet im Bereich Südskandinaviens. Es schließt die Britischen Inseln ein. Im Ostseeraum dringt das Dänische Löffelkraut bis in den Finnischen Meerbusen vor, wobei die Küsten des südöstlichen und östlichen

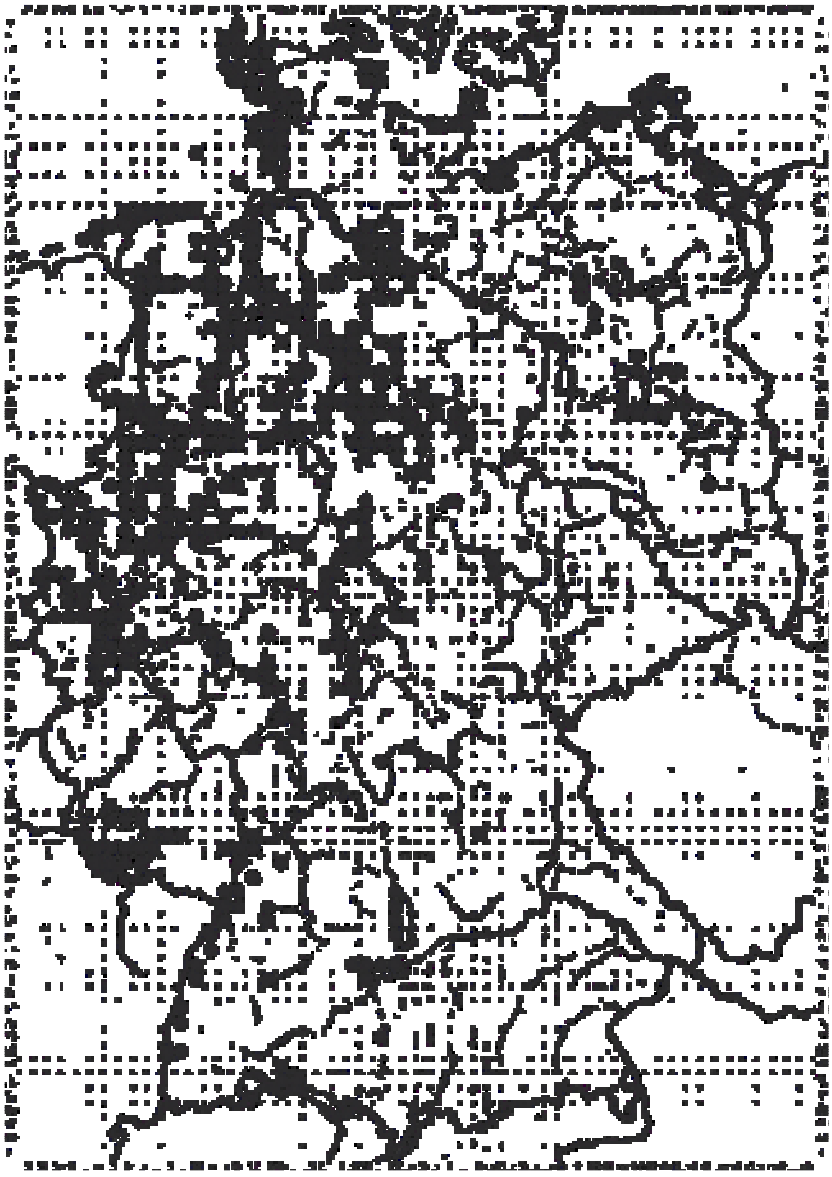


Abb. 1: Verbreitung von *C. danica* in Deutschland. Die Karte widerspiegelt den gegenwärtigen Kenntnisstand und erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Sehr gut bearbeitet sind Niedersachsen (GARVE 2007), Nordrhein-Westfalen (HAEUPLER & al. 2003) und das Saarland (WEICHERDING 2006), während die Art in anderen Bundesländern deutlich weiter verbreitet sein dürfte, als aus der Karte auf Grund mangelhafter Datenlage sichtbar wird.

Baltikums nicht besiedelt werden. Vor circa drei Jahrzehnten begann *C. danica* im kontinentalen Westeuropa sekundär geschaffene, streusalzbeeinflusste Standorte entlang von Straßenrändern zu besiedeln. In Großbritannien wurde die Art an Autobahnen schon 1968 beobachtet (BURTON 1996), der erste Fund an Autobahnen in den Niederlanden datiert aus dem Jahr 1977 (MENNEMA 1986). Inzwischen hat das Dänische Löffelkraut Deutschland in Nord-Süd-Richtung entlang von Autobahnen vollständig durchquert (vgl. Kap. 3.2) und ist mittlerweile auch in der Schweiz nachgewiesen worden (CIARDO & DELARZE 2005). Das ursprüngliche Areal darstellende Verbreitungskarten finden sich bei HULTÉN & FRIES (1986) und JALAS & al. (1996)

(Fachbücher, Zeitschriftenartikel, Online-Publikationen), die konkrete Fundortangaben zu *C. danica* enthalten: ADOLPHY (2004), AG GEOBOTANIK MECKLENBURG-VORPOMMERN (2005), BIOLOGISCHE STATION WESTLICHES RUHRGEBIET e. V. (2004–2006), BOTANISCHER VEREIN ZU HAMBURG e. V. (2007), BREUNIG (2000, 2007), BÜSCHER (1999), CORDES (1999a, 1999b), DUNKEL (1987), DUNKEL & al. (2001), ELSEN (1997), EMRICH & SCHNEDLER (1999), FEDER (2000), FRITZSCH & al. (2005), GARVE (1999b, 2007), GARVE & GARVE (2000), GREGOR (1998), GUDER & al. (1998), HAEUPLER & al. (2003), HERDAM (1998a, 1998b, 2001), JAGEL (1999), JOHN (2000), JUNG (2004), KAISER (1999), KAISER & al. (1996), KASPEREK (1999), KLEMM (2004), KOCH (1996, 1997), KORSCH & al. (2002), KULBROCK

TK	Fundort	Monat/Jahr	Beobachter
2429	A 24, Parkplatz Roseburg	5/2002	Burmester
2430	A 24, Besenthal	5/2002	Burmester
6719	B 39 bei Sinsheim	4/2006	Breunig
6927	A 7 Würzburg-Ulm, km 761,5	4/2007	Breunig
7027	A 7 Würzburg-Ulm, km 768-768,5	4/2007	Breunig
7127	A 7 Würzburg-Ulm, km 780,5	4/2007	Breunig
7227	A 7 Würzburg-Ulm, km 799,5-800	4/2007	Breunig
7426	A 7 Würzburg-Ulm, km 820,5	4/2007	Breunig
7427	A 7 Würzburg-Ulm, km 819,5	4/2007	Breunig

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

3.2 Regionalverbreitung in Deutschland

Das Dänische Löffelkraut ist in Salzwiesen der Nord- und Ostseeküste beheimatet. Wie bereits vielfach dokumentiert (siehe Auflistung floristischer Datenquellen am Ende dieses Absatzes), dringt die Art seit einiger Zeit in das zentraleuropäische Binnenland vor. In ihrer Gesamtheit übertreffen die binnenländischen Populationen inzwischen die natürlichen Vorkommen im Bereich der Meeresküsten. Im Binnenland muss unterschieden werden zwischen Vorkommen an Straßenrändern (überwiegend Autobahnen) sowie auf Rückstandshalden der Kali-Industrie. Untergeordnete Bedeutung hat zur Zeit das Auftreten der Art an Bahnstrecken. Die gegenwärtig bekannte Verbreitung von *C. danica* in Deutschland ist in Abb. 1 dargestellt. Die Verbreitungskarte wurde nach einer umfassenden Auswertung unterschiedlicher Datenquellen entworfen

& KULBROCK (1995), KUMMER (2002, 2003), LIENENBECKER (2000), MÜLLER (1995), E. W. RAABE (1987), U. RAABE (1997), WEICHERDING (2006), WERNICKE (2004), WOLFF & LANG (2000, 2002, 2003). Neufunde aus Nord- und Süddeutschland werden in Tab. 1 aufgeführt.

3.2.1 Vorkommen an Autobahnen

Autobahnen beziehungsweise Autobahnränder sind anthropogen geschaffene Sonderstandorte, die sich nach GRIESE (1998) in ihren Eigenschaften deutlich von der Situation sonstiger Überlandstraßen unterscheiden. Zu nennen sind hier die kontinuierliche Trassenführung an Ortskernen vorbei, die höhere Zahl von Kraftfahrzeugen und deren höhere Fahrgeschwindigkeit sowie der mehrspurige

Bundesland	Jahr der Erstbeobachtung	Quelle
Baden-Württemberg	1995	Breunig (2007)
Bayern	1996	Dunkel & al. (2001)
Brandenburg	2002	Kummer (2002)
Hessen	1995	Raabe (1997)
Mecklenburg-Vorpommern	2002	Kummer (2002)
Niedersachsen	1986	Dunkel (1987)
Nordrhein-Westfalen	1987	Weber (1987)
Rheinland-Pfalz	1999	Breunig (2000)
Saarland	2002	Weicherding (2006)

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

Aufbau aus zwei Richtungsfahrbahnen, die zumeist durch einen Mittelstreifen getrennt sind. Ein weiterer wichtiger Faktor ist der seit Ende der 1950er Jahre auf Bundesautobahnen praktizierte Einsatz von Streusalz im Winter, durch den Autobahnränder über weite Strecken zu konkurrenzarmen Sonderstandorten geworden sind (Brod 1993, Stottele 1995). Durch die genannten Eigenschaften bieten Autobahnränder ideale Bedingungen für eine synanthrope Diasporenverfrachtung von halotoleranten Arten, die einmal in den Bereich einer Autobahn gelangt sind und dort eine Gründerpopulation aufbauen konnten. Neben neophytischen Pflanzenarten, wie zum Beispiel *Dittrichia graveolens* (Nowack 1993) und *Senecio inaequidens* (Griese 1996), betrifft dies vor allem das Dänische Löffelkraut.

An einem Autobahnstandort wurde *C. danica* in Deutschland zum ersten Mal im südlichen Niedersachsen im Jahr 1986 beobachtet (Dunkel 1987). Weitere Erstnachweise für andere Bundesländer sind in Tab. 2 aufgelistet. Bei der Interpretation dieser Daten ist zu beachten, dass Erstbeobachtungen nicht zwingend gleichbedeutend sein müssen mit dem Jahr des ersten Auftretens. Die Beschreibung von „dichten, quadratmetergroßen Rasen“ (Dunkel 1987: 39) und „viele Kilometer langen weißen Blütenteppichen“ (Weber 1987: 86) können als Indiz für eine um mindestens ein Jahr zurückreichende Anwesenheit der Art gewertet werden.

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

zurück. Hier ergeben sich gewisse Parallelen zur Situation von *C. danica* in Großbritannien, wo Samen der Art durch Verwendung von im Küstengebiet gewonnenen Kies- und Steinschotter für den Straßenbau ins das Binnenland gelangt sind (WELCH 2001). Nach einer anderen These werden die Vorkommen von *C. danica* an bundesdeutschen Autobahnen auf motorisierte Nordseeurlauber zurückgeführt (KOCH 1996, KUMMER 2002), die Samen der Art passiv im Reifenprofil in das Binnenland befördert haben. In der Tat kann beispielsweise die Insel Norderney mit Autos befahren werden. Der Umfang der hier pro Jahr im Fährbetrieb übergesetzten Fahrzeuge betrug 1990 ca. 180 000 KfZ-Einheiten, im Jahrzehnt davor eine Anzahl in ähnlicher Größenordnung (REEDEREI NORDEN-FRISIA NORDERNEY, schriftl. Mitt.). Während ihres Aufenthalts auf der Insel könnten die Fahrzeuge durchaus in Kontakt mit Diasporen des Dänischen Löffelkrauts gekommen sein und auf diese Weise zur Ausbreitung beigetragen haben. So naheliegend diese Vermutung ist, erklärt sie aber nicht, warum die binnenländische Arealexpansion erst jetzt und nicht schon viel früher auftrat. Am Beispiel von *Puccinellia distans* wird deutlich, dass Autobahnränder bereits in den frühen 1970er Jahren geeignete Standortbedingungen für halotolerante Arten boten (SEYBOLD 1973).
Inzwischen ist *C. danica* in Deutschland nicht mehr auf Autobahnränder beschränkt, sondern ist auch an anderen Straßen anzutreffen, auf denen im Winter Streusalz ausgebracht wird (LIENENBECKER 2000, JUNG 2004, KORSCH & KOHL 2007).

3.2.2 Vorkommen im Bereich von Kalihalden

Im Bereich von Rückstandshalden der Kali-Industrie wurde *C. danica* erstmals 1994 in Niedersachsen nachgewiesen (KAUERS & THEUNERT 1994), in Thüringen und Sachsen/Anhalt im Jahr 1995 (WESTHUS & al. 1997, GARVE & GARVE 2000) und in Hessen im Jahr 1996 (EMRICH & SCHNEDLER 1999). Während die weite Verbreitung von *C. danica* an Autobahnen durch die kontinuierliche Vernetzung des Straßensystems erklärt werden kann, ist die Deutung der Vorkommen an Kalihalden als „edaphisch bedingte Habitatinseln“ (GUDER & al. 1998: 641) weitaus schwieriger. Das Auftreten dieser und anderer halotoleranter Arten (z.B. *Apium graveolens*, *Hymenolobus procumbens*, *Scorzonera laciniata*) im Bereich von Kalihalden ist „eines der merkwürdigsten floristischen Phänomene der Gegenwart“ (GARVE 1999b: 171). Während viele natürliche Binnensalzstellen in den letzten Jahrzehnten bezüglich ihres Anteils an Halophyten deutlich verarmten (PUSCH & al. 1997), fand in der ersten Hälfte der 1990er Jahre innerhalb kurzer Zeit eine sprunghafte floristische Bereicherung von Kalihalden in Deutschland statt. Über die Ursachen dieser Erscheinung wurde bereits viel spekuliert, stichhaltige Diskussionen finden sich bei WESTHUS & al. (1997), GUDER & al. (1998) und GARVE (1999a). Als mögliche Gründe für das „Halophytenproblem“ nennen die Autoren unter anderem eine bewusste Anpflanzung beziehungsweise Ansaat (Ethelechorie), die unbeabsichtigte Verschleppung mit Bodenmaterial, Ausbreitung durch Vögel (Ornithochorie) sowie Ausbreitung durch Wind (Anemochorie). Mit Bezug auf *C. danica* können nach gegenwärtigem Kenntnissstand die meisten der genannten Ausbreitungsweisen weder eindeutig bestätigt noch ausgeschlossen werden, damit ist auch eine Überlagerung mehrerer Faktoren denkbar.
Die aktive Ausbringung von Samen des Dänischen Löffelkrauts an sekundären Standorten im Binnenland ist in zwei Fällen dokumentiert. Im Jahr 1975 wurden im Rahmen eines Besiedlungsexperimentes an einem künstlichen, salzhaltiges Wasser führenden Klärteich bei Salzgitter Samen von *C. danica* ausgebracht. Wie SCHREI & GENUIT-LEIPOLD (1994) berichten, überdauerte das Vorkommen aber nur wenige Jahre. Der zweite dokumentierte Ansalbungsversuch wurde auf dem Gelände einer Kalihalde in Sachsen/Anhalt nördlich von Magdeburg im Jahr 1995 durchgeführt und scheint im Sinne einer dauerhaften Etablierung der Art ebenfalls nicht erfolgreich gewesen zu sein (GARVE & GARVE 2000).
Die Theorie einer ungewollten Diasporenverschleppung mit Bodenmaterial (Rhypochorie, vgl. GUDER & al. 1998) besitzt einige Wahrscheinlichkeit. Wie GARVE (1999a) ausführt,

wurden Anfang der 1990er Jahre im Rahmen von Sanierungsarbeiten Baumaschinen zwischen norddeutschen Kaliwerken ausgetauscht. Beim Transport dieser Maschinen könnten Diasporen des Dänischen Löffelkrauts von mit dieser Art bereits bestandenen zu noch nicht besiedelten Halden gelangt sein. Darüberhinaus könnten die zwischen den Halden pendelnden Lastkraftwagen während ihrer Fahrt über Autobahnen Diasporen von *C. danica* im Reifenprofil aufgenommen haben, weil die Art bereits schon damals zahlreich an Seiten- und Mittelstreifen von Autobahnen vorhanden war. Gegen diese These spricht allerdings das Vorkommen von *C. danica* an abgelegenen Halden, die an kein Wegenetz angebunden sind (GARVE 1999a). In diesen Fällen muss die Möglichkeit einer ungewollten Diasporenverschleppung an der Kleidung von Menschen, beispielsweise im Profil von Schuhsohlen, in Betracht gezogen werden. Nach GARVE & GARVE (2000) suchten in Niedersachsen von 1982–1992 wiederholt botanisch Interessierte Kalihalden im Rahmen von Kartierungsprojekten auf. Eine intensive floristische Untersuchung der Rückstandshalden Thüringens und Sachsen/Anhalts setzte zu Beginn der 1990er Jahre ein (vgl. ELSEN 1997). Sollten Botaniker ungewollt Förderer oder teilweise sogar Verursacher des „Halophytenproblems“ an Kalihalden sein? Für diese These spricht die von GARVE & GARVE (2000) ermittelte floristische Armut der Kalihalden im französischen Elsass, die nicht im herkömmlichen Exkursionsgebiet nord- und mitteldeutscher Botaniker liegen und im Rahmen bundesdeutscher Kartierungsprojekte auch nicht begangen wurden. Allerdings wiesen sekundäre Binnensalzstellen schon immer einen Grundbestand an Halophyten auf (vgl. HAEUPLER 1969), der häufig durch Vogelausbreitung erklärt wird.

Ornithochorie ist im Zusammenhang mit dem „Halophytenproblem“ eine kontrovers diskutierte Ausbreitungsweise, nach der im Nord- und Ostseegebiet rastende Zugvögel bei ihrem Flug nach Süden im Gefieder beziehungsweise an den Krallen haftende Diasporen von Halophyten bei Zwischenstopps an Binnensalzstellen verlieren (AELLEN 1958). Zwar zeigen die Samen des Dänischen Löffelkrauts keine strukturellen Anpassung an Ornithochorie (vgl. Kap. 6), doch die geringe Diasporengröße und -masse ermöglichen theoretisch einen passiven Transport an der Körperoberfläche von Vögeln. Relativiert wird diese These aber durch die Untersuchungen von WESTHUS & al. (1997), nach denen kein direkter Zusammenhang zwischen dem Artenreichtum einer Kalihalde und der Attraktivität des jeweiligen Haldengeländes für Wat- und Wasservögel existiert. Gegen Ornithochorie spricht weiterhin das Fehlen des Dänischen Löffelkrauts an natürlichen Binnensalzstellen, bei denen es sich zumeist um Feuchtbiotope handelt, die auf Limikolen während ihres Flugs nach Süden eine höhere Anziehungskraft ausüben als trockene Kalihalden.
Die Bedeutung der Anemochorie für die Besiedlung der Kalihalden mit *C. danica* ist ebenfalls noch ungeklärt. An Autobahnen ist Windausbreitung auf Grund des geringen Diasporengewichts eine wichtige Ausbreitungsart. Die meisten der von *C. danica* besiedelten Halden befinden sich jedoch nicht in unmittelbarer Nähe zu Autobahnen. Der Diasporeneintrag könnte auf singuläre Sturmereignisse mit Westwindrichtung zurückzuführen sein. Ein Indiz dafür ist das gehäufte Auftreten der Art vor allem am Westfuß von Halden (vgl. JOHN 2000).

3.2.3 Vorkommen an Bahnstrecken

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

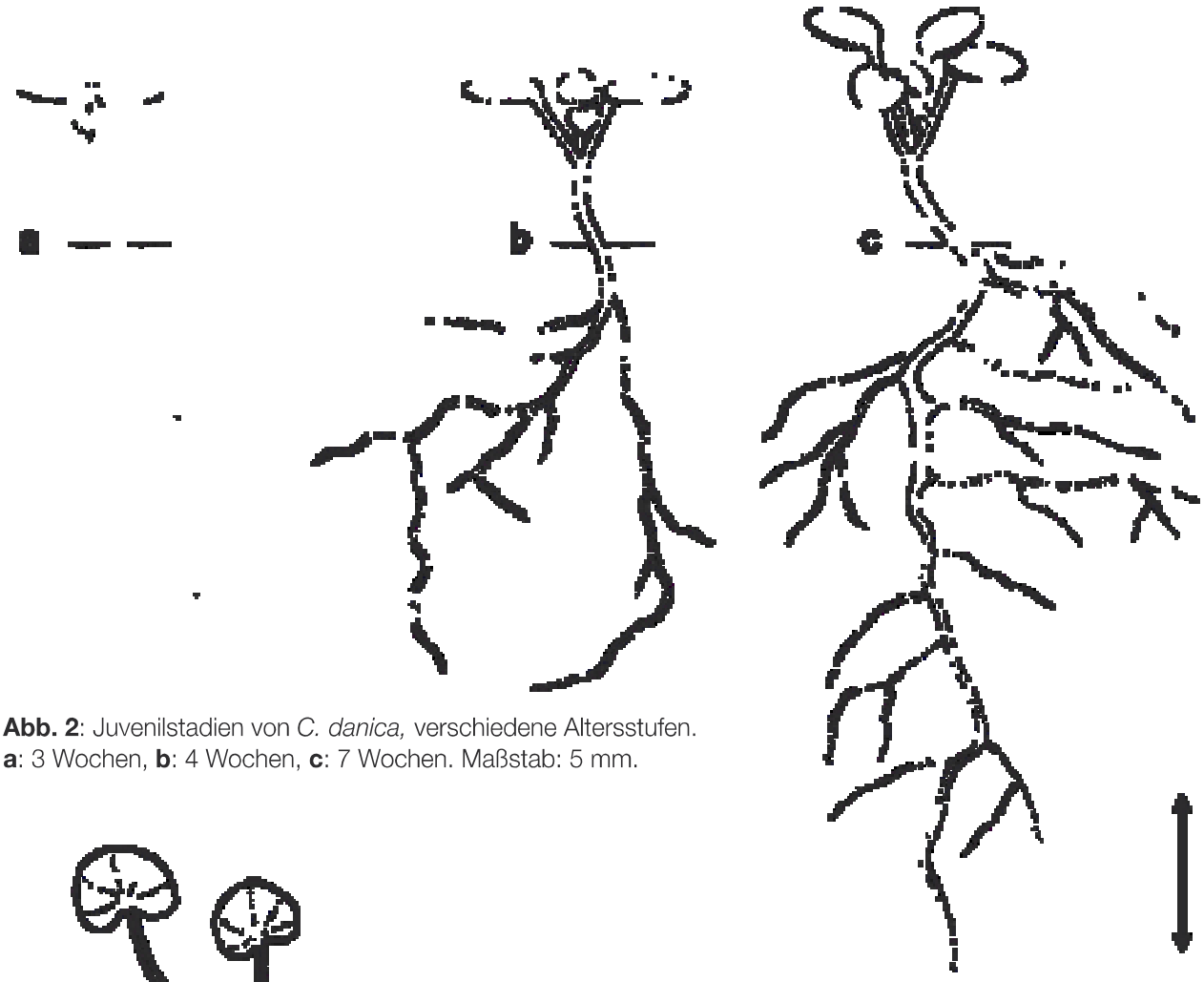


Abb. 2: Juvenilstadien von *C. danica,* verschiedene Altersstufen.
a: 3 Wochen, **b**: 4 Wochen, **c**: 7 Wochen. Maßstab: 5 mm.

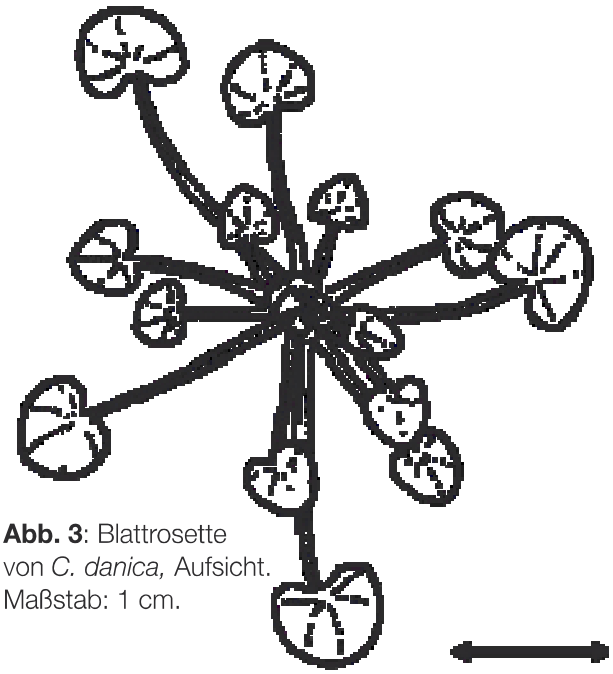


Abb. 3: Blattrosette von *C. danica,* Aufsicht. Maßstab: 1 cm.

4 Morphologie und Wuchsform

4.1 Keimlingsstadium

Die Kotyledonen sind elliptisch gestaltet, sie werden bis zu 3 mm lang und 1,5 mm breit. Im Gegensatz zur Darstellung in MULLER (1978) weisen die Keimblätter keine sichtbare Aderung auf. Dies gilt ebenso für das Primärblatt, das einen eiförmigen Umriss hat. Das Epikotyl ist stark gestaucht, die Länge des Hypokotyls ist variabel. Dieses Internodium kann an Standorten in Küstensalzwiesen, die eine Streuschicht aufweisen oder mit Treibselgut bedeckt sind, eine Länge von bis zu 4 cm aufweisen. Das Wurzelsystem bei Keimlingen ist bis zur ersten Ordnung verzweigt: An der Hauptwurzel entspringen Seitenwurzeln, die sich aber selbst nicht weiter verzweigen.

4.2 Juvenilstadium

Wenn weitere Blattorgane oberhalb des Primärblattes ausgegliedert werden, ist das Juvenilstadium erreicht. Die Internodien zwischen den Ansatzstellen der Blätter bleiben stark gestaucht. Auf diese Weise entsteht die charakteristische Blattrosette (Abb. 2, Abb. 3), mit der die Pflanzen den Winter überdauern.

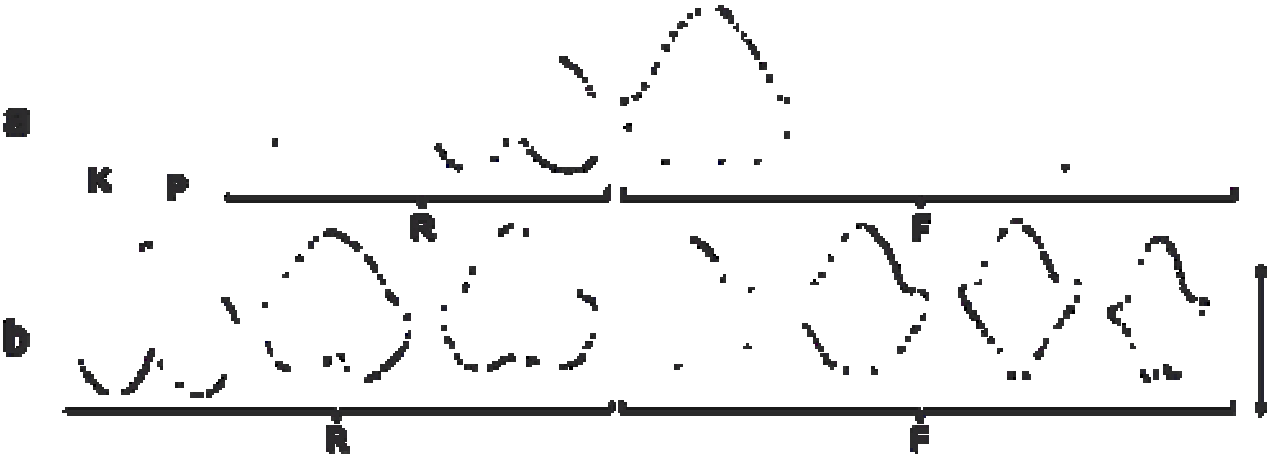


Abb. 4: Blattfolgereihen von *C. danica.* **a**: kultiviertes Individuum, **b**: Individuum von einem konkurrenzintensiven Standort in einer Küstensalzwiese. **K**=Kotyledone, **P**=Primärblatt, **R**=Rosettenblatt, **F**=Folgeblatt. Beachte die deutlich größere Blattfläche in Reihe **b**. Maßstab in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

Die Spreiten der Rosettenblätter weisen einen nierenförmigen Umriss auf und haben, im Gegensatz zu den Kotyledonen, eine deutliche Nervatur. Die Spreitenfläche eines Rosettenblattes variiert standortabhängig beträchtlich (vgl. Abb. 4). An einem konkurrenzintensiven Standort in einer bei St. Peter-Ording gelegenen Küstensalzwiese mit einem hohen Deckungsgrad an Gräserstreu wurde an kräftigen Individuen eine durchschnittliche Spreitenfläche von 123,8 ± 12,3 mm² (SD, n = 12) ermittelt. Dagegen betrug die Spreitenfläche von Individuen auf konkurrenzarmen Standorten in einem anderen Bereich der gleichen Salzwiese im Mittel nur 16,6 ± 4,0 mm² (SD, n = 12).

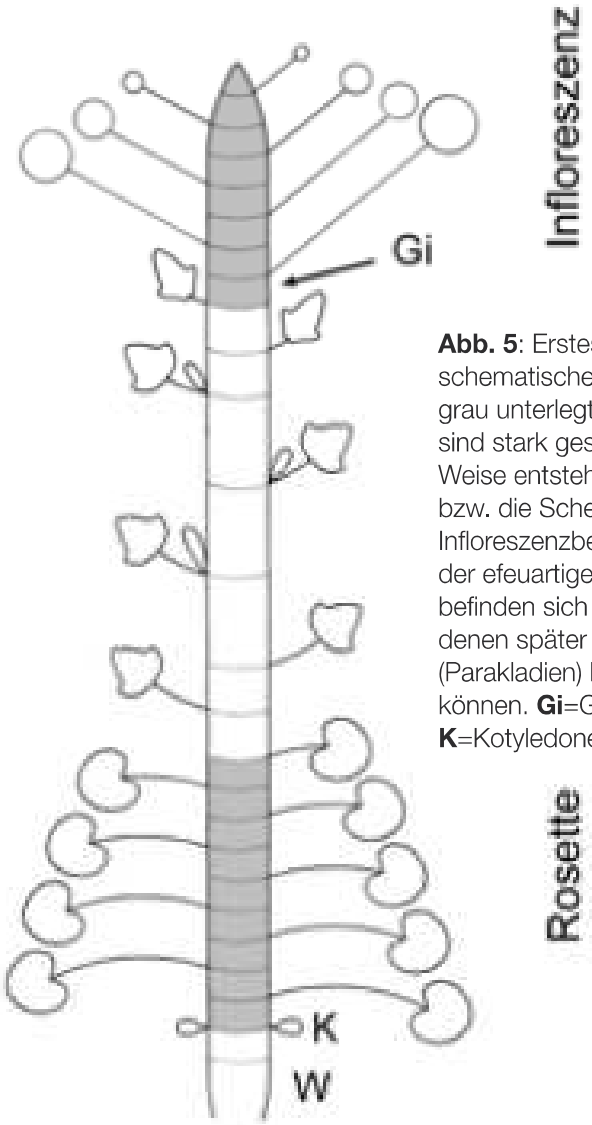


Abb. 5: Erstes florales Stadium, schematische Darstellung. Die grau unterlegten Internodien sind stark gestaucht, auf diese Weise entsteht die Blattrosette bzw. die Scheindolde im Infloreszenzbereich. In der Achsel der efeuartigen Folgeblätter befinden sich Knospen, aus denen später Bereicherungstriebe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

4.3 Adultstadium

Im subadulten Zustand werden oberhalb der markanten Rosette Blätter ausgegliedert, die im Umriss nicht mehr nierenförmig, sondern efeuartig gestaltet sind (Abb. 4). Die Internodien zwischen diesen Folgeblättern sind nicht mehr gestaucht, sondern verlängert. Der adulte Zustand wird schließlich mit der Anthese der ersten Blüten erreicht und kann in zwei florale Stadien untergliedert werden. Das erste florale Stadium liegt vor, wenn die die Hauptachse oberhalb der efeuartigen Folgeblätter fortsetzende traubige Hauptfloreszenz erblüht. Die Aufblühfolge innerhalb der Infloreszenz schreitet in akropetaler Richtung voran. Während sich die unteren Blüten bereits geöffnet haben, befinden sich die oberen Blüten noch im Knospenzustand. Da die Internodien des Blütenstandes noch gestaucht sind, entsteht

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

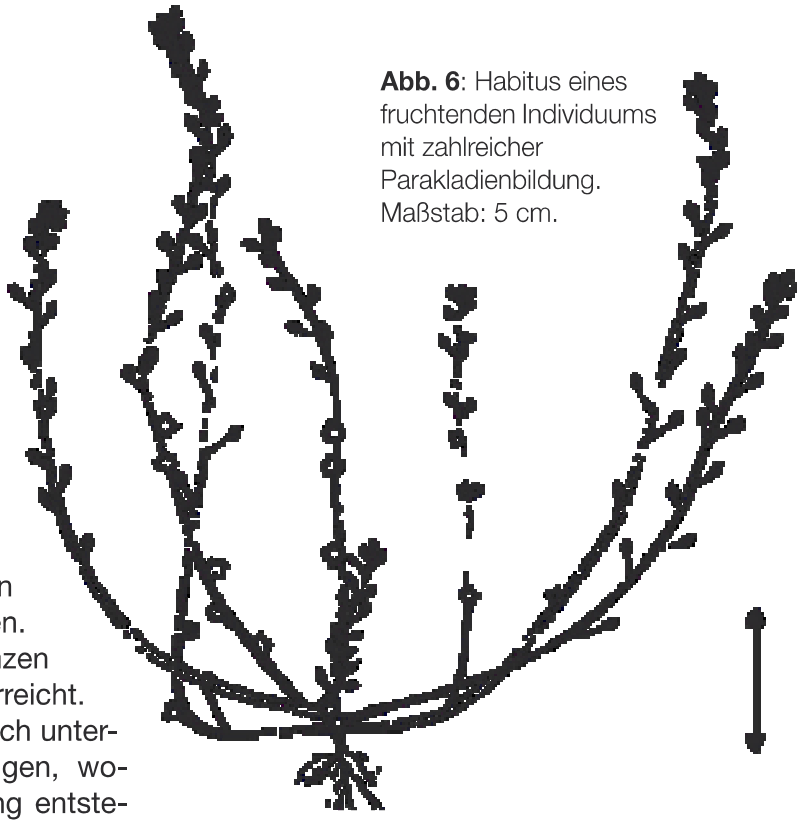


Abb. 6: Habitus eines fruchtenden Individuums mit zahlreicher Parakladienbildung. Maßstab: 5 cm.

5 Blüten- und Reproduktionsbiologie

Die Blüte von *C. danica* zeigt den typischen Bau der Brassicaceen-Blüte. Die vier Kelchblätter sind 2,5-3,5 mm lang, grün gefärbt, leicht kapuzenartig zugespitzt und haben gelegentlich einen undeutlichen weißen Hautrand. Die vier Kronblätter sind 3,5-5 mm lang, stets rein weiß gefärbt (nicht blasslila, wie von

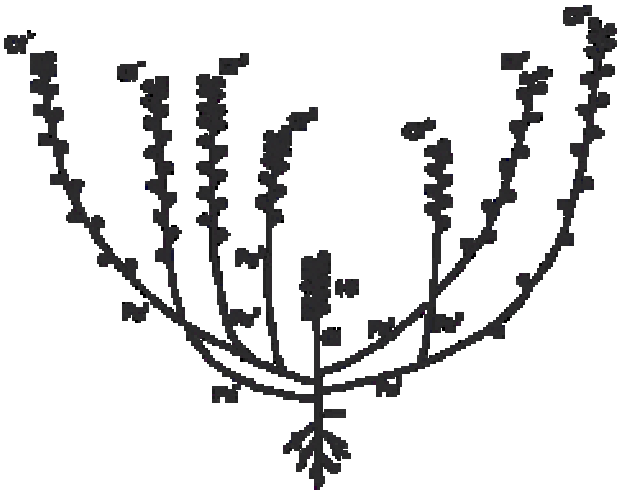


Abb. 7: Schematische Darstellung des Individuums aus Abb. 6. **Cf**=Cofloreszenz n-ter Ordnung, **Gi**=Grundinterodium, **Hf**=Hauptfloreszenz, **Pc**=Parakladium n-ter Ordnung. Der Pfeil deutet auf den Bereich der ehemaligen Blattrosette, die in diesem Entwicklungsstadium bereits vertrocknet ist.

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

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

SCHULTZE-MOTEL [1986] beschrieben), schmaleiförmig und vorn abgerundet. Die insgesamt sechs Staubblätter sind in zwei alternierenden Kreisen angeordnet, wobei die zwei Filamente des äußeren Kreises stets kürzer sind als die vier Staubfäden des inneren Kreises. Der oberständige Fruchtknoten ist eiförmig gestaltet und leicht zusammengedrückt, die kopfige Narbe befindet sich an der Spitze des kurzen Griffels.

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

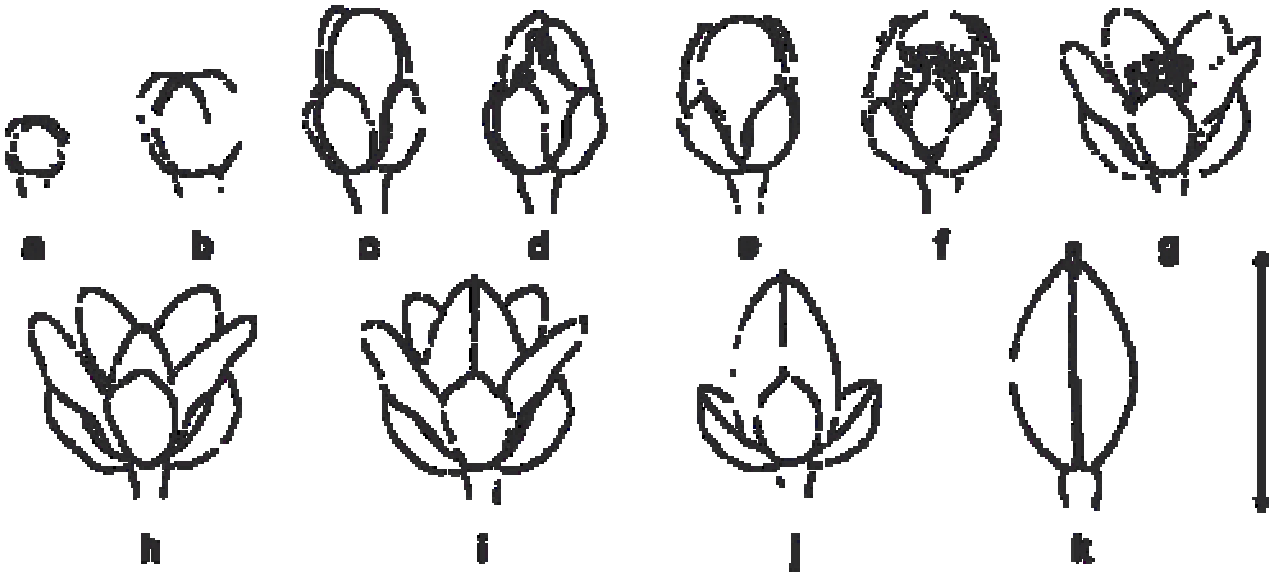


Abb. 8: Blüte und Frucht von *C. danica* in verschiedenen Entwicklungsstadien. Für nähere Erläuterungen siehe Text. Maßstab: 5 mm.

blätter für kurze Zeit noch beweglich, die Blüte schließt sich nachts sowie bei hoher Luftfeuchtigkeit. Schließlich vertrocknet aber der Griffel, und die Staubblätter fallen ab. Der Fruchtknoten vergrößert sich, die Kron- und Kelchblätter bleiben zunächst noch erhalten. In einem weiteren Entwicklungsstadium werden zuerst die Kronblätter abgeworfen, später auch die Kelchblätter (Abb. 8 h-j). Die voll entwickelte Schötchenfrucht (Abb. 8 k) ist 4-5 mm lang, 2-3 mm breit, eiförmig gestaltet und durch die Reste des getrockneten Griffels kurz bespitzt. Die Zeitspanne zwischen der Bestäubung und der Dissemination beträgt durchschnittlich 37,6 ± 2,6 Tage (SD, n = 16).

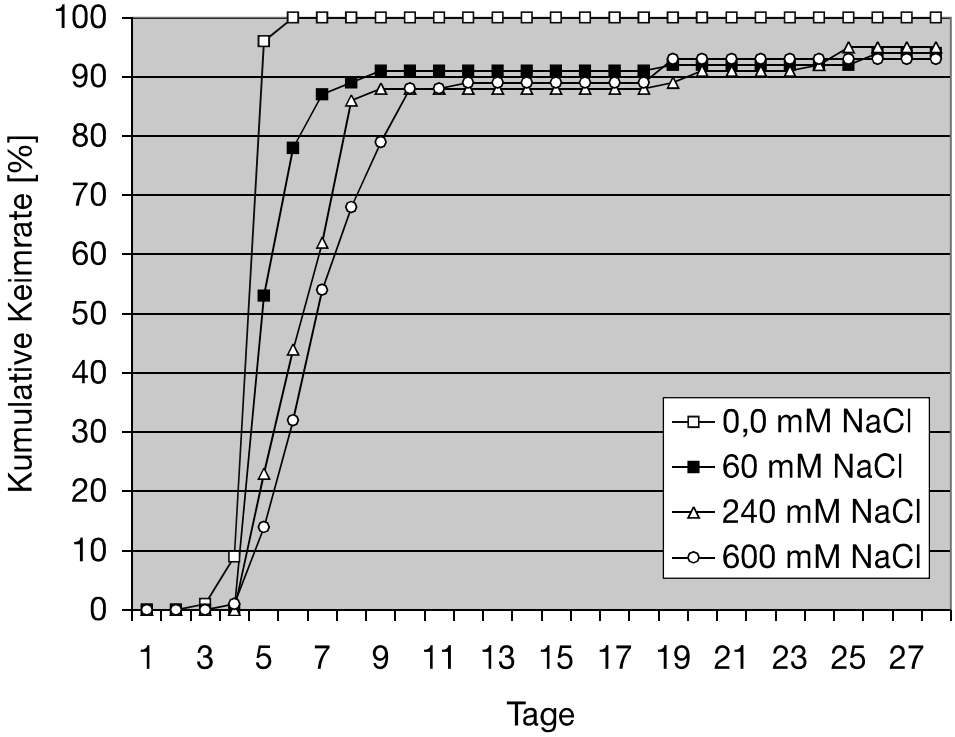


Abb. 9: Kumulative Keimraten von *C. danica* in Kochsalzlösungen verschiedener Konzentrationen bzw. in destilliertem Wasser.

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

6 Diasporologie

Die eiförmigen Samen (= Diasporen) sind 0,9-1,1 mm lang und 0,5-0,6 mm breit, die Samenschale ist rot bis dunkelbraun gefärbt (zur feinstrukturellen Charakterisierung der Testaoberfläche siehe Kap. 9.2.2). Das Tausendkorngewicht beträgt 6,4 mg. Ein Teil der Samen löst sich bereits beim Abspringen der beiden Fruchtklappen, während einige Samen für kurze Zeit noch am Funiculus befestigt bleiben. Die Diasporen zeigen in ihrer strukturellen Organisation keine unmittelbaren Anpassungen an eine spezifische Ausbreitungsweise, zumeist fallen die Samen ohne Einwirkung äußerer Kräfte zu Boden (Semachorie). In den episodisch überfluteten Salzwiesen der Nord- und Ostsee können die auf der Bodenoberfläche befind-

lichen Diasporen zusätzlich durch Wellendynamik ausgebreitet werden (Hydrochorie). Auf den anthropogenen Standorten an den Rändern von Autobahnen besitzt Anemochorie die größte Bedeutung. Durch Wind, insbesondere den Fahrtwind der Autos, werden die leichten Samen der Art aufgewirbelt und weiter ausgebreitet. Dieser Ausbreitungstyp wurde auch bei anderen Straßenrandhalophyten beobachtet (vgl. SCOTT & DAVISON 1985) und ist eine wesentliche Ursache für die erfolgreiche Besiedlung weiter Strecken des mitteleuropäischen Autobahnnetzes. Hier spielt vermutlich auch die ungewollte Ausbreitung mit Bodenmaterial eine Rolle (Rhypochorie). So wird an Autobahnen in Baden-Württemberg im Rahmen der Straßenpflege am Fahrbahnrand angespültes Erdmaterial regelmäßig entfernt und an solchen Autobahnrändern wieder ausgebracht, wo durch Niederschlagswasser Erdmaterial weggespült wurde (BREUNIG, pers. Mitt.). Im Erdsubstrat enthaltene Diasporen können auf diese Weise ausgebreitet werden. Eine andere Ausbreitungsart, die im Kontext des „Halophytenproblems“ generell diskutiert wird (vgl. Kap. 3.2.2), für *C. danica* aber noch nicht belegt wurde, ist Ornithochorie.

7 Experimentelle Befunde zur Keimungsökologie und Juvenilentwicklung

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

Das Dänische Löffelkraut besiedelt in Deutschland ausschließlich salzbeeinflusste Habitate. Um die Bedeutung des Umweltfaktors Salz auf die Samenkeimung zu untersuchen, wurde ein Keimexperiment mit Kochsalzlösungen verschiedener Konzentrationen durchgeführt. Wie aus Abb. 9 ersichtlich ist, wirkt sich ein hoher Kochsalzgehalt hemmend auf die kumulative Keimrate aus. Wie die meisten Halophyten (vgl. WOODELL 1985) ist *C. danica* zur Samenkeimung nicht auf die Anwesenheit von Kochsalz angewiesen, sondern toleriert lediglich ein salzhaltiges Substrat. Damit kann die Art als fakultativer Halophyt bezeichnet werden. Aus Abb. 9 wird die Verzögerung der Samenkeimung mit steigender Salzkonzentration sichtbar. In destilliertem Wasser laufen die Samen relativ schnell auf, die kumulative Keimrate beträgt schon nach 5 Tagen 100%. Eine vollständige Keimung aller Samen wird bei den salzhaltigen Lösungen nicht erreicht; bei Beendigung des Experimentes lag die kumulative Keimrate in der 60 mM Lösung bei

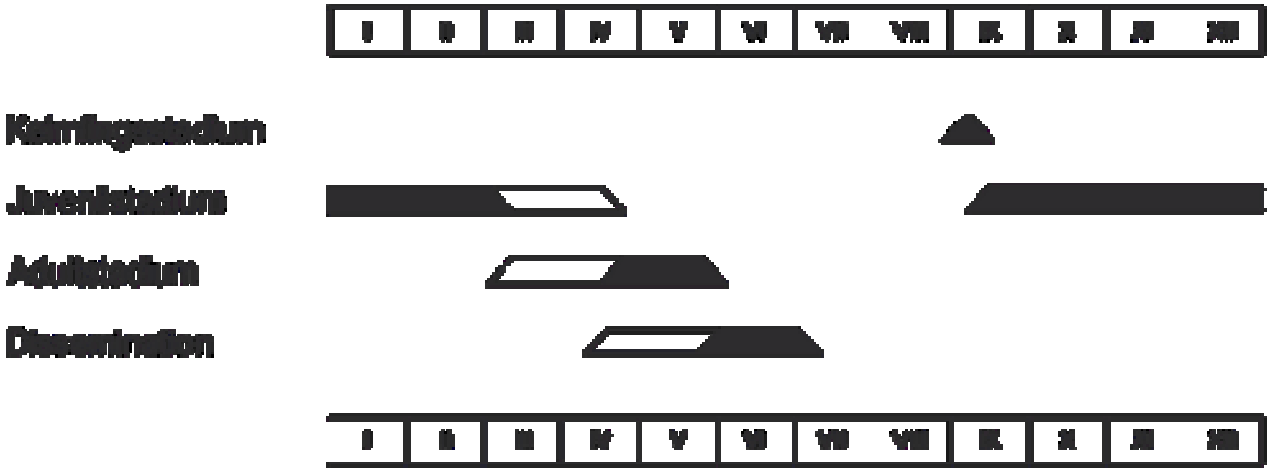


Abb. 10: ahreszeitliche Rhythmik von *C. danica*. Die Phänologie ist standortabhängig, an Autobahnen in Süddeutschland blüht und fruchtet die Art einige Wochen zeitiger als in Küstensalzwiesen der Nord- und Ostsee

94%, in der 240 mM Lösung bei 95% und in der 600 mM Lösung bei 93%. Die Samen des Dänischen Löffelkrauts erreichen also eine hohe Keimrate auch in Kochsalzlösungen, die annähernd der Salzkonzentration von ozeanischem Meerwasser entsprechen. Diese Befunde sagen aber nichts darüber aus, ob sich die aus den Keimlingen hervorgehenden Jungpflanzen unter den entsprechenden Bedingungen in ihren Habitaten auch etablieren könnten. Für ein erfolgreiches Wachstum und das Erreichen des Adultstadium dürfte an den Standorten der Art das Aussüßen durch Niederschlagswasser essenziell sein.

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

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

8 Jahreszeitliche Rhythmik

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

Keimlingsstadium

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

Juvenilstadium

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

Adultstadium

Mit der Anthese der Blüten im Bereich der Hauptfloreszenz wird das Adultstadium er-

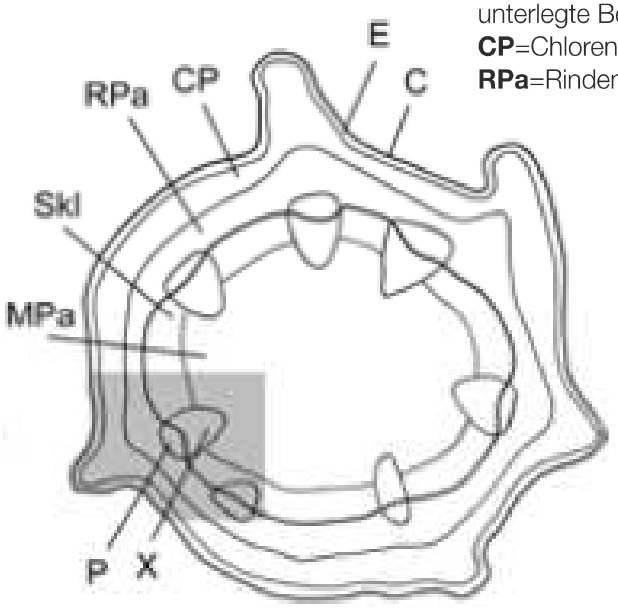
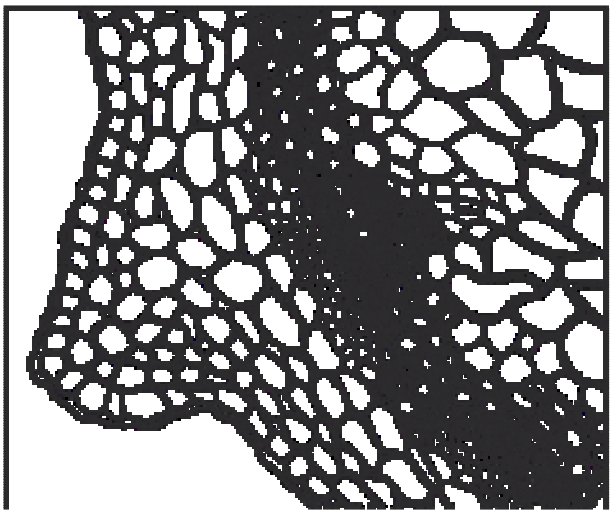


Abb. 11: Sprossquerschnitt, schematische Darstellung. Der grau unterlegte Bereich ist in Abb. 12 detailliert dargestellt. **C**=Cuticula, **CP**=Chlorenchym, **E**=Epidermis, **MPa**=Markparenchym, **P**=Phloem, **RPa**=Rindenparenchym, **Skl**=Sklerenchym. **X**=Xylem. Maßstab: 500 µm.

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

Dissemination

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



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

9 Anatomie und Ultrastruktur

9.1 Anatomische Merkmale

9.1.1 Laubblatt

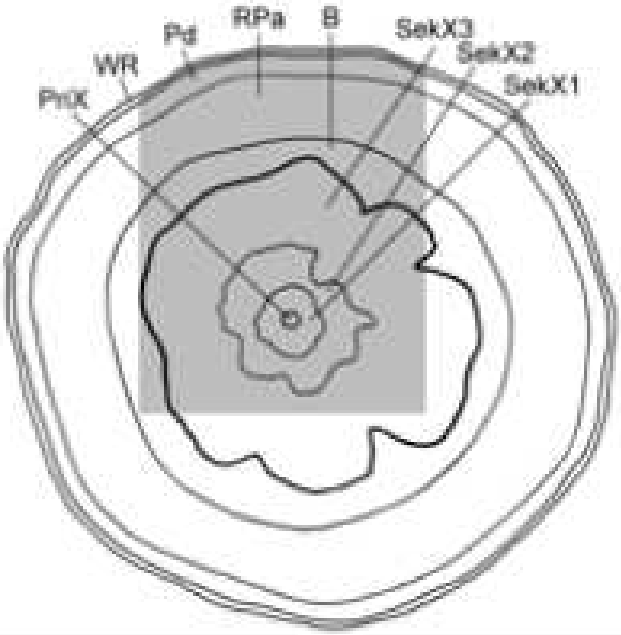
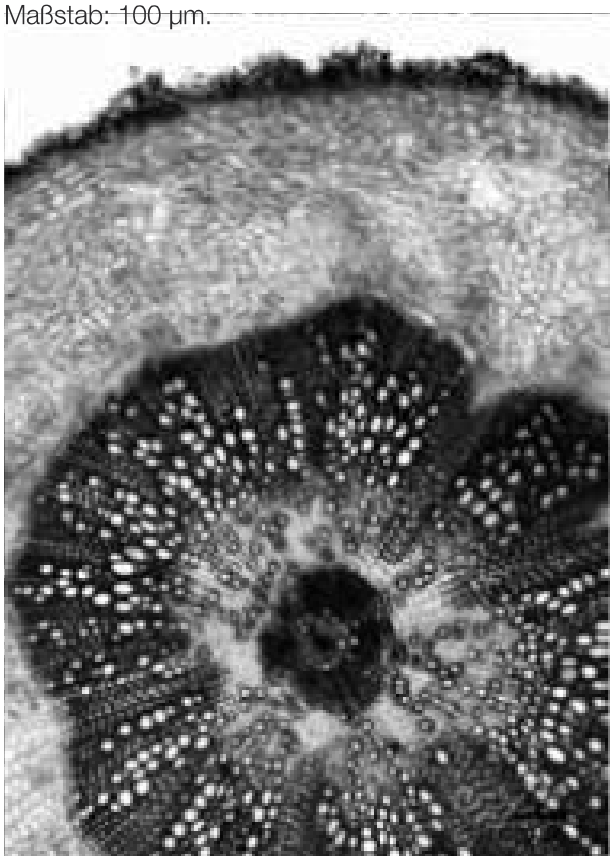


Abb. 13: Wurzelquerschnitt, schematische Darstellung. Der grau unterlegte Bereich ist in Abb. 14 detailliert dargestellt. **B**=Bast, **Pd**=Periderm, **PriX**=primäres Xylem, **RPa**=Rindenparenchym, **SekX**=sekundäres Xylem, **WR**=Wurzelrinde. Maßstab: 500 µm.

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



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

9.1.2 Sprossachse

Die Sprossachse ist nicht kreisrund gestaltet, sondern weist im Querschnitt fünf Ausbuchtungen auf (Abb. 11 und Abb. 12). Die äußerste Zellschicht ist die Epidermis, deren Außenwände leicht verdickt sind und der eine Cuticula aufgelagert ist. In unregelmäßigen Abständen befinden sich Stomata, deren Schließzellen mit dem Niveau der Epidermiszellen abschließen. Subepidermal erstreckt sich ein mehrschichtiges Chlorenchym. Die Zellen dieses Assimilationsgewebes weisen häufig eine längsgestreckt-sechseckige Form auf. In zentripetaler Richtung schließt sich das weitgehend chlorophyllfreie Gewebe des primären Rindenparenchyms an, auf das der Leitbündelring folgt. Dieser besteht aus zumeist acht offen kollateralen Leitbündeln. Lignifizierte Zellen flankieren das Xylem beidseitig. Dieses sklerenchymatische Gewebe lässt sich zum einen als sekundäres Xylem ohne Gefäße, zum anderen als lignifiziertes, medulläres, im interfaszikulären Kambium gebildetes Gewebe interpretieren (vgl. METCALFE & CHALK 1957). Das Markparenchym im Zentrum des Querschnitts ist durch sehr große

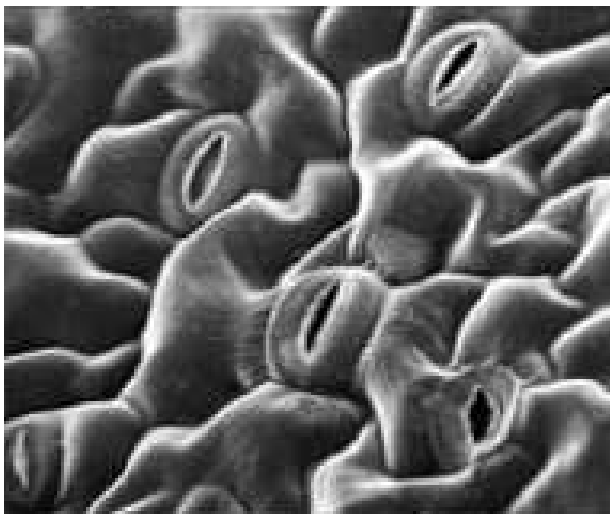


Abb. 15: Blattunterseite von *C. danica,*
REM-Aufnahme. Maßstab: 20 µm.

Zellen mit dünnen, unregelmäßig geformten Wänden charakterisiert. Zellgröße und Anzahl der interzellulären Hohlräume nehmen zur Peripherie hin ab.

9.1.3 Wurzel

In Abbildung 13 ist ein Wurzelquerschnitt schematisch dargestellt, Abbildung 14 zeigt einen Teil des Querschnitts in fotorealistischer Wiedergabe. Das sekundäre Dickenwachstum der dargestellten Wurzel ist bereits fortgeschritten, denn die Rhizodermis ist überwiegend schon abgestoßen. Das Abschlussgewebe bildet ein vier bis fünf Zellreihen mächtiges Periderm, dessen Zellen stark abgeflacht sind. Das Rindenparenchym setzt sich aus zwei Teilen zu-

sammen. Zur Peripherie hin besteht es aus bis zu zehn Schichten locker gepackter Zellen, die teilweise kollabiert sind. An diese schließen sich in zentripetaler Richtung acht bis zehn Reihen Zellen an, die zumeist einen annähernd rechteckigen Grundriss haben und in radialen Reihen angeordnet sind. Der Bast (= sekundäres Phloem) erreicht eine Mächtigkeit von ebenfalls cirka zehn Zelllagen. Innerhalb dieses Gewebes kann zwischen Siebröhren, Geleitzellen und parenchymatischen Zellen unterschieden werden.
Der geschlossene Kambiumzylinder ist bis zu vier Zelllagen mächtig. In einer ungewöhnlichen Gestalt präsentiert sich das Holz (= sekundäres Xylem). Neben dem primären Xylem, das sich ganz im Zentrum des Querschnitts befindet, lassen sich vom Kambium ausgehend

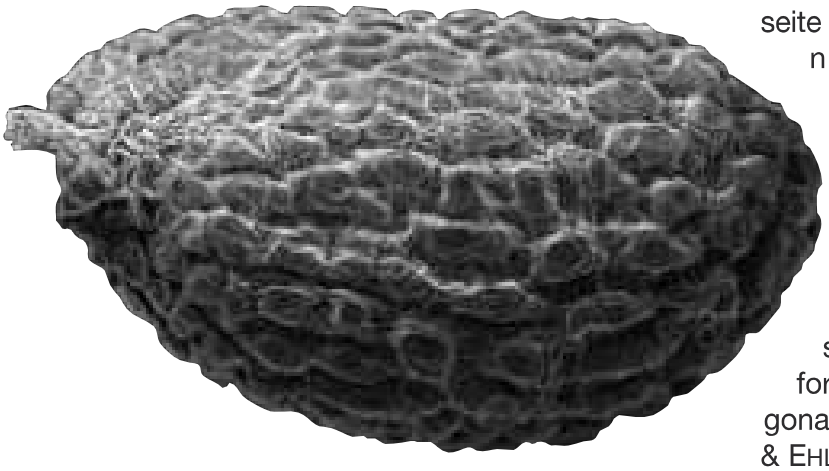


Abb. 16: Samen von *C. danica*, REM-Aufnahme. Maßstab: 200 µm.

nach innen vier Geweberinge unterscheiden. Das primäre Xylem wird konzentrisch von parenchymatischen Zellen und vereinzelten Gefäßen umgeben (SekX 1). Kreisförmig schließen sich mehrere Reihen vollständig lignifizierter Zellen an, zwischen denen ebenfalls einige Gefäße auszumachen sind (SekX 2). Der dritte Gewebering (SekX 3) ist wie der erste Ring durch Gefäße mit begleitenden unverholzten parenchymatischen Zellen charakterisiert, während das zum Kambiumring hin gerichtete Gewebe (SekX 4) wieder vollständig lignifiziert ist. Die Gefäße dieses Geweberinges liegen in radialen Reihen. Eine Interpretation dieser Erscheinung als Jahresringe scheidet aus, da es sich bei *C. danica* um eine winterannuelle Pflanzenart handelt. Möglicherweise wurden die lignifizierten Geweberinge als Reaktion auf Trockenheitsstress gebildet.

9.2 Ultrastrukturelle Merkmale

9.2.1 Laubblattoberfläche

Abbildung 15 zeigt die Aufsicht auf eine Blattunterseite von *C. danica*. Die Epidermiszellen sind eng miteinander verzahnt, ihre Antiklinen sind unregelmäßig verlappt und eingesenkt. Die Periklinalwände sind leicht emporgewölbt. Epicuticulare Wachse treten in Form kleiner Körnchen als Ergebnis lokaler Wachsabscheidungen auf. Die Spaltöffnungen von *C. danica* können, wie andere Vertreter der Familie der Kreuzblütengewächse (vgl. METCALFE & CHALK 1957), dem Brassicaceen-Typ zugeordnet werden. Die Stomatadichte ist auf der Blattunterseite mit durchschnittlich 225,4 ± 39,5 (SD, n = 59) je mm² deutlich höher als auf der Oberseite, wo im Durchschnitt nur 92,9 ± 27,1 (SD, n = 78) Spaltöffnungen je mm² gezählt wurden.

9.2.2 Testaoberfläche

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

10 Naturschutz

Das Dänische Löffelkraut wird in keinem Bundesland als gefährdet betrachtet. Diese Einschätzung dürfte vor allem in Anbetracht der

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

11 Danksagung

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

12 Literatur

ADOLPHY, K. 2004: http://212.227.245.119/kunden/biostation/global/dbin/nachtrag_zur_flora_des_kreises_ mettmann.pdf [Dezember 2006].

AG GEOBOTANIK MECKLENBURG-VORPOMMERN 2005: http://geobot.botanik.uni-greifswald.de/sammlungen/index.htm [November 2006].

AELLEN, E. 1958: Beitrag zur Kenntnis der Ausbreitung binnenländischer Halophyten durch Vögel. – Bauhinia 1: 85-89; Basel.

BAKKER, J. P., DE VRIES, Y. 1992: Germination and early establishment of lower salt-marsh species in grazed and mown salt marsh. – Journal of Vegetation Science 3: 247-252; New York.

BARTHLOTT, W. & EHLER, N. 1977: Raster-Elektronenmikroskopie der Epidermis-Oberfläche von Spermatophyten. – 105 S.; Franz Steiner Verlag, Wiesbaden.

BIOLOGISCHE STATION WESTLICHES RUHRGEBIET e. V. 2004-2006: http://www.bswr.de/Flora/Fruehjahrsblueher/ Fruehjahrsblueher.htm [Januar 2007].

BOTANISCHE ARBEITSGEMEINSCHAFT SÜDWESTDEUTSCHLAND e. V. 2006: http://www.botanik-sw.de/texte/ Belege_adventiv_2005a.pdf [Januar 2007].

BOTANISCHER VEREIN ZU HAMBURG e. V. 2007: Einwanderung neuer Arten: Das Dänische Löffelkraut. – http://www.bg-web.de/botanischerverein/index.htm [Februar 2007].

BREUNIG, T. 2000: Eine weitere Art erobert die Autobahn-Mittelstreifen – auf das Dänische Löffelkraut ist zu achten. – Pflanzenpresse 1: 12; Karlsruhe.

BREUNIG, T. 2007: Das Dänische Löffelkraut (*Cochlearia danica*) – eine Küstenpflanze erobert das Binnenland. – Pflanzenpresse 15: 26-28; Karlsruhe.

BROD, H.-J. 1993: Langzeitwirkung von Streusalz auf die Umwelt. – 165 S.; Wirtschaftsverlag NW, Bergisch Gladbach.

BURTON, R. M. 1996: Danish scurvy-grass *Cochlearia danica* in the London Area. – The London Naturalist 75: 133-135; London.

BÜSCHER, D. 1999: Salztolerante Pflanzen in Mittelwestfalen. – Braunschweiger Geobotan. Arb. 6: 193-200; Braunschweig.

CIARDO, F. & DELARZE, R. 2005: Observations floristiques sur l´autoroute lémanique: espèces nouvelles, halophiles et rares. – Saussurea 35: 83-99; Genève.

CORDES, H. 1999a: Binnensalzstellen im Bremer Raum früher und heute. – Braunschweiger Geobotan. Arb. 6: 221-232; Braunschweig.

CORDES, H. 1999b: Verlauf und erste Ergebnisse der Kartierung der Farn- und Blütenpflanzen im Weser-Elbe-Gebiet mit einer Liste der Gefäßpflanzen des Weser-Elbe-Gebietes. – Abhandl. Naturwiss. Ver. Bremen 44: 257-296; Bremen.

CRANE, M. B. & GAIRDNER, A. E. 1923: Species-crosses in *Cochlearia*, with a preliminary account of their cytology. – Journ. Genetics 13: 187-200; Cambridge.

DUNKEL, F.-G. 1987: Das Dänische Löffelkraut (*Cochlearia danica* L.) als Straßenrandhalophyt in der Bundesrepublik. – Florist. Rundbriefe 21: 39; Bochum.

DUNKEL, F.-G., MEIEROTT, L. & THEISINGER, D. 2001: *Cochlearia danica* L. erreicht Bayern. – Ber. Bayer. Botan. Ges. 71: 159-160; München.

ELSEN, T. 1997: Binnensalzstellen an Rückstandshalden der Kali-Industrie. – Naturschutzreport 12: 63-117; Jena.

EMRICH, P. & SCHNEDLER, W. 1999: *Cochlearia danica L.*, das Dänische Löffelkraut, auch in Hessen in Ausbreitung. – Hess. Florist. Briefe 48: 33-36; Darmstadt.

ETZOLD, H. 1983: Eine kontrastreiche, simultane Mehrfachfärbung für pflanzenanatomische Präparate. – Mikrokosmos 72: 213; Stuttgart.

FEDER, J. 2000: Bemerkenswerte floristische Funde im Landkreis Emsland (1. Fortsetzung). – Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 26: 69-85; Osnabrück.

FOCKE, W. O. 1875: Culturversuche mit Pflanzen der Inseln und der Küste. – Abhandl. Naturwiss. Ver. Bremen 4: 278-282; Bremen.

FOCKE, W. O. 1916: Zur Kenntnis der nordeuropäischen Arten von *Cochlearia*. – Schriften Ver. Naturk. Unterweser 5: 3-16; Bremerhaven.

FRITZSCH K., WÖRZ, A., ENGELHARDT, M, HÖLZER, A. & M. THIV 2005: Aktuelle Verbreitungskarten der Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs (FaBlüBaWü). – www.flora.naturkundemuseum-bw.de. [Februar 2007].

GARVE, E. 1999a: Neu aufgetretene Blütenpflanzen an salzhaltigen Rückstandshalden in Niedersachsen. – Braunschweiger Geobotan. Arb. 6: 171-191; Braunschweig.

GARVE, E. 1999b: Zur Flora der Kalihalden in der Region um Hannover. – Ber. Naturhist. Ges. Hannover 141: 197-218; Hannover.

GARVE, E. 2007: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachsen 43: 1-507; Hannover.

GARVE, E. & GARVE, V. 2000: Halophyten an Kalihalden in Deutschland und Frankreich (Elsass). – Tuexenia 20: 375-417; Göttingen.

GREGOR, T. 1998: Fundmeldungen. Neufunde – Bestätigungen – Verluste. – Bot. Natursch. Hessen 10: 181-183; Frankfurt/Main.

GRIESE, D. 1996: Zur Ausbreitung von *Senecio inaequidens* DC. an Autobahnen in Nordostdeutschland. – Braunschweiger Naturkundl. Schriften 5: 193-204, Braunschweig.

GRIESE, D. 1998: Die viatische Migration einiger neophytischer Pflanzensippen am Beispiel norddeutscher Autobahnen. – Braunschweiger Geobotan. Arb. 5: 263-270; Braunschweig.

GUDER, C., EVERS, C. & BRANDES, D. 1998: Kalihalden als Modellobjekte der kleinräumigen Florendynamik dargestellt an Untersuchungen im nördlichen Harzvorland. – Braunschweiger Naturkundl. Schr. 5: 641-665; Braunschweig.

HAEUPLER, H. 1969: Halophytenfluren in Süd-Niedersachsen insbesondere im südlichen Elm-Vorland. – Florist. Rundbriefe 3: 59-62; Göttingen.

HAEUPLER, H., JAGEL, A. & SCHUMACHER, W. 2003: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Nordrhein-Westfalen. – 616 S.; B.o.s.s. Druck und Medien, Kleve.

HERDAM, H. 1998a: Nachweise zur Flora Sachsen-Anhalts. 2. Mitteilung. – Mitt. florist. Kartier. Sachsen-Anhalt 3: 133-143; Halle/Saale.

HERDAM, H. 1998b: Neufunde und Nachträge zur „Neuen Flora von Halberstadt". 4. Mitteilung. – Abhandl. Ber. Museum Heineanum 4: 21-69; Halberstadt.

HERDAM, H. 2001: Neufunde und Nachträge zur „Neuen Flora von Halberstadt". 5. Mitteilung. – Abhandl. Ber. Museum Heineanum 5: 15-87; Halberstadt.

HULTÉN, E. & FRIES, M. 1986: Atlas of North European Vascular Plants, Vol. 1. – 498 S.; Koeltz, Königstein.

JAGEL, A. 1999: Beiträge zur Flora Westfalens. – Florist. Rundbriefe 33: 27-54; Bochum.

JALAS, J., SUOMINEN, J. & LAMPINEN, R. 1996: Atlas Florae Europaeae, Vol. 11. – 310 S.; Helsinki University Printing House, Helsinki.

JOHN, H. 2000: Zur Ausbreitung von Halophyten und salztoleranten Pflanzen in der Umgebung von Kali-Rückstandshalden am Beispiel des FND „Salzstelle bei Teutschenthal-Bahnhof". – Mitt. florist. Kartier. Sachsen-Anhalt 5: 175-197; Halle/Saale.

JUNG, K.-D. 2004: Neuere bemerkenswerte Funde aus der Flora des Darmstadter Raumes. 14. Folge. – Hess. Florist. Briefe 53: 66-69; Darmstadt.

KAISER, T. 1999: Flora der Salzstandorte des Landkreises Celle in Vergangenheit und Gegenwart. – Braunschweiger Geobotan. Arb. 6: 237-244; Braunschweig.

KAISER, T., ELLERMANN, G. & LANGBEHN, H. 1996: Bemerkenswerte floristische Funde und Bestätigungen im Landkreis Celle. – Florist. Not. Lüneburger Heide 4: 3-12; Beedenbostel.

KASPEREK, G. 1999: Beiträge zur Flora des Rur-Tales (Großlandschaften Eifel, Niederrheinische Bucht und Niederrheinisches Tiefland). Folge 2. – Decheniana 152: 29-35; Bonn.

KAUERS, M. & THEUNERT, R. 1994: Die Flora von Peine. – Ökologieconsult-Schriften 2: 1-372; Peine.

KLEMM, G. 2004: Bemerkenswerte Gefäßpflanzenfunde im Vereinsgebiet (III). – Verhandl. Botan. Ver. Berlin Brandenburg 137: 397-436; Berlin.

KOCH, M. 1996: Zur Ausbreitung des Dänischen Löffelkrauts (*Cochlearia danica* L.) als Küstensippe in das Niedersächsische Binnenland. – Florist. Rundbriefe 30: 20-23; Bochum.

KOCH, M. 1997: Kurznotiz zur südlichen Ausbreitung des Dänischen Löffelkrauts (*Cochlearia danica* L.) in Nordrhein-Westfalen. – Florist. Rundbriefe 31: 136-138; Bochum.

KORSCH, H., WESTHUS, W. & ZÜNDORF, H.-J. 2002: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Thüringens. – 419 S.; Weissdorn-Verlag, Jena.

KORSCH, H. & KOHL, M. 2007: Straßenränder als Einwanderungsrouten für Pflanzenarten. – Inform. Florist. Kartier. Thüringen 26: 25-29; Jena.

KULBROCK, G. & KULBROCK, P. 1995: Das Dänische Löffelkraut (*Cochlearia danica* L.) jetzt auch in Ostwestfalen. – Natur und Heimat 55: 63-64; Münster.

KUMMER, V. 2002: *Cochlearia danica* nun auch in Brandenburg. – Verhandl. Botan. Ver. Berlin Brandenburg 135: 17-23; Berlin.

KUMMER, V. 2003: Beitrag zur Flora des Potsdamer Stadtgebietes. – Verhandl. Botan. Ver. Berlin Brandenburg 136: 153-202; Berlin.

LIENENBECKER, H. 2000: Das Dänische Löffelkraut (*Cochlearia danica* L.) nicht nur an Autobahnen. – Natur und Heimat 60: 127-130; Münster

MENNEMA, J. 1986: *Cochlearia danica* L. op weg naar de binnenlanden van België en West-Duitsland. – Dumortiera 34/35: 139-142; Meise.

METCALFE, C. R. & CHALK, L. 1957: Anatomy of the Dicotyledons. Vol. 1. – 724 S.; Claredon Press, Oxford.

MULLER, F. M. 1978: Seedlings of the northwestern European lowland. – 644 S.; Junk, Den Haag.

MÜLLER, W. 1995: Zur Flora und Vegetation sekundärer Salzstandorte bei Diekholzen, Landkreis Hildesheim. – Naturkundl. Mitt. Ornithol. Ver. Hildesheim 16: 45-56; Hildesheim.

NOWACK, R. 1993: Massenvorkommen von *Dittrichia graveolens* (L.) GREUT. (Klebriger Alant) an Autobahnen in Süddeutschland. – Florist. Rundbriefe 27: 38–40; Bochum.

PUSCH, J., BARTHEL, K.-J. & WESTHUS, W. 1997: Naturnahe Binnensalzstellen in Thüringen. – Naturschutzreport 12: 9-62; Jena.

RAABE, E. W. 1987: Atlas der Flora Schleswig-Holsteins und Hamburgs. – 654 S.; Wachholtz, Neumünster.

RAABE, U. 1997: Fundmeldungen. Neufunde – Bestätigungen – Verluste. – Bot. Natursch. Hessen 9: 172; Frankfurt/Main.

RIECKEN, U., RIES, U. & SSYMANK, A. 1994: Rote Liste der gefährdeten Biotoptypen der Bundesrepublik Deutschland. – Schriftenreihe Landschaftspflege Naturschutz 41: 5-184; Bonn, Bad Godesberg.

SCHREI, J. & GENUIT-LEIPOLD, H. 1994: Zur Flora des Naturschutzgebietes „Heerter See“ in Salzgitter. – Naturschutz Nachrichten 15: 6-19; Salzgitter.

SCHUBERT, R., HILBIG, W. & KLOTZ, S. 2001: Bestimmungsbuch der Pflanzengesellschaften Deutschlands. – 472 S.; Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin.

SCHULTZE-MOTEL, W. 1986: Gustav Hegi – Illustrierte Flora von Mitteleuropa 4/1, 3. Aufl. – 598 S.; Paul Parey, Berlin, Hamburg.

SCOTT, N. E. & DAVISON, A. W. 1985: The distribution and ecology of coastal species on roadsides. – Vegetatio 62: 433-440; Vaduz.

SEYBOLD, S. 1973: Der Salzschwaden (*Puccinellia distans* (JACQ.) PARL.) an Bundesstraßen und Autobahnen. – Florist. Rundbr. 7: 70-72; Göttingen.

STOTTELE, T. 1995: Vegetation und Flora am Straßennetz Westdeutschlands. – Dissertationes Botanicae 248: 1-360; Cramer, Berlin, Stuttgart.

TROLL, W. 1964: Die Infloreszenzen 1. – 615 S.; Fischer, Jena.

WATKINSON, A. R. & DAVY, A. J. 1985: Population biology of salt marsh and sand dune annuals. – Vegetatio 62: 487-497; Vaduz.

WEBER, H. E. 1987: Das Dänische Löffelkraut (*Cochlearia danica* L.) dringt neuerdings ins Binnenland vor. – Natur und Heimat 47: 86-87; Münster.

WEBER, H. E. 1995: Flora von Südwest-Niedersachsen und dem benachbarten Westfalen. – 770 S.; Wenner, Osnabrück.

WEICHERDING, F.-J. 2006: Das Dänische Löffelkraut (*Cochlearia danica* L.), eine Küstensippe, neu im Saarland und in Lothringen. – Abhandl. Delattinia 32: 157-169; Saarbrücken.

WEIHE, K. 1972: Illustrierte Flora. Deutschland und angrenzende Gebiete, 23. Aufl. – 1607 S.; Parey, Hamburg, Berlin.

WELCH, D. 2001: Colonisation by *Cochlearia danica* L. along trunk roads in central Scotland from 1996 to 2000. – Watsonia 23: 446-449; London.

WERNICKE, U. 2004: Fundmeldungen. Neufunde – Bestätigungen – Verluste. – Bot. Natursch. Hessen 17: 145-146; Frankfurt/Main.

WESTHUS, W.; PUSCH, J.; VAN ELSEN, T. 1997: Binnensalzstellen und Salzpflanzen in Thüringen – Versuch einer Bilanz. – Naturschutzreport 12: 163-169; Jena.

WOLFF, P.; LANG, W. 2000: Neunte Nachträge zur „Flora der Pfalz – Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen für die Pfalz und ihre Randgebiete. – Mitt. Pollichia 87: 125-136; Bad Dürkheim.

WOLFF, P.; LANG, W. 2002: Zehnte Nachträge zur „Flora der Pfalz – Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen für die Pfalz und ihre Randgebiete. – Mitt. Pollichia 89: 85-98; Bad Dürkheim.

WOLFF, P.; LANG, W. 2003: Elfte Nachträge zur „Flora der Pfalz – Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen für die Pfalz und ihre Randgebiete. – Mitt. Pollichia 90: 245-256; Bad Dürkheim.

WOODELL, S.R.J. 1985: Salinity and seed germination patterns in coastal plants. – Vegetatio 61: 223-229; Vaduz.

Anschrift der Verfasserinnen:

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

Inga Statsmann
Westring 341
D-24118 Kiel