

# Copyright ©

---

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

# Die geomorphologischen Grundlagen der Meeresküsten- Ökologie und ihre Bedeutung für die räumliche Anordnung der Spinnen-Lebensgemeinschaften

Von Willi KNÜLLE

## Einleitung

Die Lebensräume der Meeresküste sind durch die zerstörende und aufbauende Tätigkeit des Meeres und des Windes ständigen Veränderungen unterworfen. Ihre Umordnung durch das Meer ist im überwiegenden Maße auf die Wintermonate beschränkt. Die im Sommer von den Tieren besiedelten Lebensräume werden im Winter oft erst aufgebaut. Hochfluten schütten Sandstrandwälle auf. Geröllanhäufungen und vegetationsfreie Kliffs entstehen durch die Brandung. Vorjährige Lebensräume werden umgeordnet. Durch Flugsandeinwirkung einer Düne auf einen vorgelagerten Sandstrand geht dieser unter der sandfangenden Wirkung eines Ammophiletum in eine Düne über. Synchron hiermit läuft eine sukzessive Verdrängung der Sandstrand-Lebensgemeinschaft durch spezifische Dünenarten. Durch fortschreitende Einsandung von benachbarten Dünengebieten kann eine Salzwiese übersandet werden. Psammophile Tiere zeigen in den sandbeeinflussten Gebieten der Salzwiesen die Richtung der Veränderung ihrer Assoziation an. Durch eine Aufhöhung an Festlandvorsprüngen vorgeschütteter Sandzungen entstehen an ihrer Stillwasserseite auf dem Sandboden Salzwiesen. Mit wachsender Sandzunge rückt auch die Vegetationsdecke der Stillwasserseite zur sandigen Nehrungsspitze vor. Salzwiesenarten lösen die Sandbewohner, die auf den seeseitigen brandungsexponierten Strand der Sandzunge beschränkt bleiben, ab. Extreme winterliche Sturmflutwirkungen führen zu einer vollständigen Vernichtung vorjähriger Lebensräume. Dünen können durch Hochfluten kurzfristig in einen Sandstrand abgebaut werden.

Die ständige geologische Beanspruchung der Küstenlebensräume bedingt eine Labilität und Inkonstanz ihrer Lebensgemeinschaften. Aufbau, Konstanz, Umordnung und Abbau von Lebensräumen und ihren Lebensgemeinschaften sind an Gesetzmäßigkeiten gebunden. Die zeitliche Konstanz der thalassischen Lebensgemeinschaften oder ihr gesetzmäßiger und richtungsbestimmter Übergang in eine andere Assoziation (Biosukzession) ist an der Meeresküste primär von lebensraum-erhaltenden oder lebensraumverändernden geologischen Faktoren abhängig (Geosukzession). An der Meeresküste wie auch an anderen geologisch beanspruchten Lebensräumen (z. B. Erosions- und Deflationsgebiete) müssen demnach geostrukturelle Kriterien das sukzessive Ablösen von Artenkombinationen kausal erklären können. Es reicht darum nicht aus, tiersoziologische Veränderungen in Beziehung zu gleichsinnig gerichteten Pflanzensukzessionen<sup>1)</sup> zu setzen und diese als gegeben zu betrachten. Über sie hinaus muß auf die ursächlichen Bedingungen pflanzensoziologischer Einheiten zurückgegangen werden. Diese wirken nicht nur mittelbar über eine Pflanzengesellschaft auf das Tier, sondern oft auch direkt (Einsandung, Bodenverfestigung des Sandstrandes durch Gezeitenauflauf). Es resultiert eine korrelatives Gefüge von der Landschaftsstruktur über die Pflanzengesellschaften zu den tierischen Lebensgemeinschaften.

<sup>1)</sup> Dabei braucht es sich nicht um eine Veränderung systematischer Einheiten zu handeln. Stratifikations-Sozialitäts- und Vitalitätsänderungen besitzen oft größere Bedeutung.

Es wäre aber falsch, wollte man bei ökodynamischen Betrachtungen die geo- und phytostrukturellen Eigenarten eines Lebensraumes (als Ausdruck der Umweltbedingungen) nur als Bezugsmöglichkeit gleichsinnig gerichteter Zoosukzessionen gebrauchen. Auf diese Weise wird niemals ein ursächliches Verständnis der topischen Anordnung von Lebensgemeinschaften erreicht werden können und gerade sie ist entscheidend für die Lage und ökologische Art der zwischen zwei Lebensgemeinschaften vermittelnden Mosaik-<sup>2)</sup> und Übergangsbiotope und an der Meeresküste das einzige Kriterium für eine Voraussage von Art und Richtung einer Sukzession. Die Entwicklungsrichtung einer Lebensgemeinschaft ist durch lokale oder regionale Kopplung morphogenetisch korrelierter Lebensräume bestimmt, z. B. schiebt sich eine im Brandungsschutz einer Sandzunge entstandene Salzwiese synchron mit wachsender Sandzunge auf ihrer Stillwasserseite gegen die Nehrungsspitze vor. Die seewärtigen älteren Teile des Sandrucksens erfahren häufig eine Flugsandauflagerung, die auch spitzenwärts fortschreitet. Die Salzwiese gerät in den Flugsandbereich der vortrückenden Düne und geht mit fortschreitender Flugsandauflagerung unter Vermittlung einer distal ständig weiter vorrückenden Kampfzone von Flugsand und Vegetation sukzessive in eine Dünenformation über. Ist dagegen eine Salzwiese an flachen geschützten Ufern des Festlandes ausgebildet, fehlt eine gerichtete Beeinflussung. Mit ihrer erstmaligen Bildung ist zugleich ihre Entwicklung abgeschlossen und damit ihre Besiedlung konstant.

Um die Entwicklungsrichtung einer Lebensgemeinschaft beurteilen zu können, ist es an der Meeresküste nötig, sie über pflanzensoziologische auf geostrukturelle Kopplungen zurückzuführen. Am Binnengewässer reicht die Kenntnis pflanzensoziologischer Kopplungen aus. Hier wird die Richtung einer Entwicklung (Röhricht — Großseggenwiese — Erlenbruch) durch botanische Faktoren bestimmt.

Die durch die räumliche Kopplung von Lebensräumen bestimmte Entwicklungsrichtung einer Lebensgemeinschaft zeigt am Festlandufer andere Gesetzmäßigkeiten als am Nehrungsufer.

#### I. Das Festlandufer

Das Festlandufer wird seewärts vom Meer und auf der Landseite von der diluvialen Moräne begrenzt. Die Lage im Einflußbereich mariner und terrestrischer Kräfte bedingen die Struktur der Lebensräume und die Kopplung ihrer Lebensgemeinschaften. Sie sind primär von dem Relief der rückwärtigen Moräne abhängig.

Fällt die Grundmoräne mit einem geologisch beanspruchten Kliff direkt oder mit einem schmalen Vorstrand zum Meer ab, können die Brandungswellen nicht ungehindert auslaufen und greifen das Kliff an. Die Geschiebe werden aus der Moräne ausgewaschen und am Fuß des Kliffs angereichert. Geröllstrand und nacktes Kliff sind als gekoppelte Lebensräume an die Abbruchküste gebunden (Abb. 1).

##### A. Die Lebensgemeinschaften der Abbruchküste

Der Geröllstrand entsteht nur an solchen Orten, wo die Wassertiefe vor dem Kliff schnell zunimmt, das geologische Gefüge den Zerfall begünstigt und wo es sich derart erstreckt, daß die stärksten Winde und damit die Brandungswellen voll gegen die Küste prallen. Die Moräne ist als Absatz des Inlandeises aus Geschiebemergel, Sand, Kies oder Ton aufgebaut, wobei der mehr oder weniger

<sup>2)</sup> TISCHLERS (1951) Mosaikbiotop entspricht REMANES (1940) Mischbiotop.

steinreiche Geschiebemergel überwiegt und somit auch am häufigsten vom Meer im Kliff angegriffen wird. Die Brandung wäscht die Geschiebe aus, Küstenstrom und Küstenversetzung führen das feinere Material fort. Die groben Bestandteile werden nur im beschränkten Maße seitwärts abtransportiert und von der Brandung am Fuß des Kliffs zu einem Geröllstrandwall aufgeworfen. Hier erreichen *Lycosa arenicola fucicola* Dahl und *Erigone arctica* White ihren Verbreitungsschwerpunkt. An den deutschen Küsten sind beide Arten für geröllreiche Strandzonen charakteristisch. *Erigone arctica* besiedelt im Gebiet der Flußmündungen und an der Meeresküste außerdem chlorophyteenreiche Glaux-Rasen in der unmittelbaren Wasserlinie (vgl. S. 119). *Erigone arctica* tritt besonders zahlreich im wassernahen Geröll auf und legt ihre Netze zwischen Steinen an. In kleinen Wasseransammlungen der ufernahen Geröllzone findet man sie nicht selten unter der Wasseroberfläche. Andere Arten treten nicht auf. Als brandungsbedingte Bildung fehlt der Geröllstrandwall und seine Besiedlung den geschützten Buchten. Ist der Geschiebemergel steinarm und erlaubt die Klifflage auch im Sommer keine Ausbildung eines Sandstrandes, entsteht auf nackter Abrasionsfläche ein Geschiebemergelstrand. Er ist unbesiedelt.

Rückwärtig ist der Geröllstrand an ein vegetationsfreies Geschiebemergelkliff gebunden. Es wird im Sommer nur selten von der Brandung angegriffen. Seine Temperaturen erreichen bei direkter Sonnenbestrahlung und Südlage mit 42° fast die Höhe von Wüstentemperaturen (LEICK u. PROPP 1931). Das warme nackte Kliff bietet den wärmeliebenden Salticiden *Attulus cinereus* Westr., *Salticus scenicus* L. und *Sitticus truncorum* L. optimale Lebensbedingungen. Sie kommen in den Sommermonaten mit hoher Individuenabundanz am Kliff vor (Insel Poel bei Wismar, Fehmarn, Hiddensee). Sie sind nicht an die Meeresküste gebunden und wurden auch an unbewachsenen Steilwänden im Binnenland gefunden (Lauenburg a. d. Elbe). *Salticus scenicus* und *Sitticus truncorum* sind an sonnenbeschienenen Häuserwänden zahlreich.

Wo die Küstenlinie zurückweicht, gerät der Strand in eine Schutzlage und die Küstenströmung streicht an der Uferlinie vorbei. Durch die Verbreiterung des Strömungsquerschnittes nimmt die Geschwindigkeit und damit die Transportleistung des Küstenstromes ab. Er lagert vor dem Kliff einen mehr oder weniger breiten schützenden Sandstrand ab (Abb. 2), dessen landwärtige Partien häufig eine Flugsandauflagerung erfahren und eine Embryonaldüne bilden. Das Kliff ist bewachsen und wird nur noch von seltenen hohen Winterfluten erreicht oder es fehlt ganz. Die Grundmoräne tritt dann sanft geneigt ans Meer. Sandstrand, Embryonaldüne und bewachsenes Kliff sind an der Aufbauküste aneinander gekoppelt (Abb. 1).

#### B. Die Lebensgemeinschaften der Aufbauküste

Die häufigste Aufbauform des Sandstrandes ist der Strandwall. Er wird in den Wintermonaten von der Brandung im Bereich höherer Wasserstände aufge-

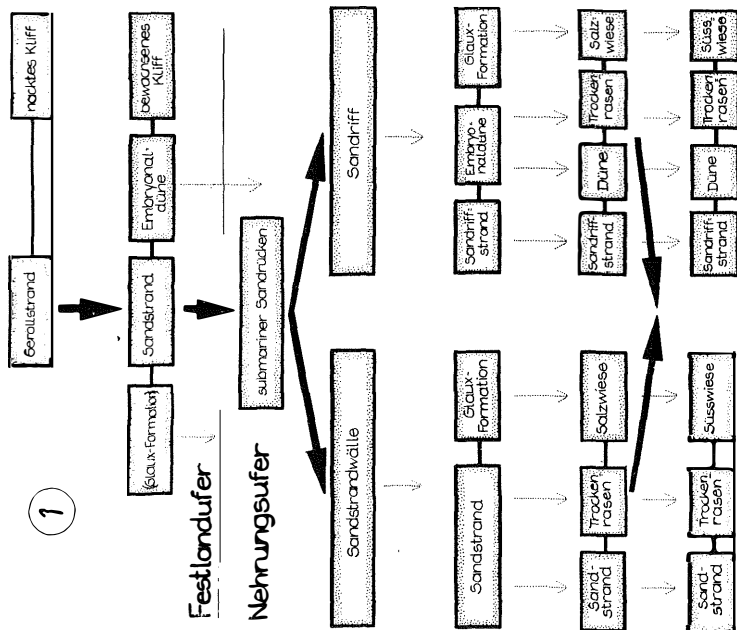
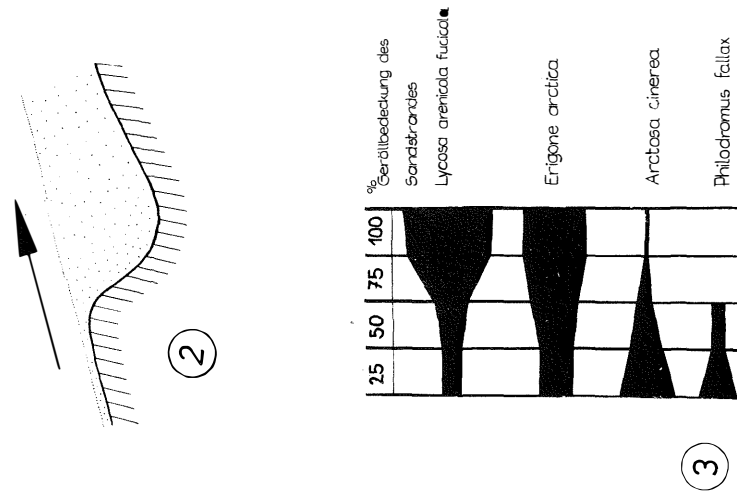
---

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Taf. 22).

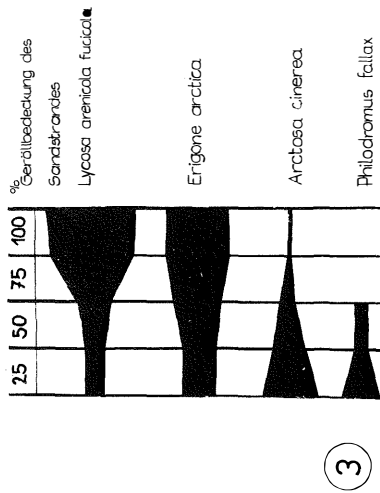
Abb. 1: Kopplungsschema und Entwicklungstendenzen der Meeresküsten-Lebensräume.

Abb. 2: Verbreiterung des Sandstrandes bei Schutzlage der Küste.

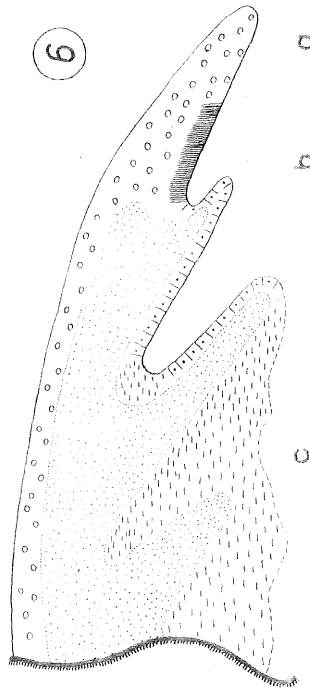
Abb. 3: Abhängigkeit der Strandwallarten von der Geröllbedeckung des Sandstrandes.



Tafel 22

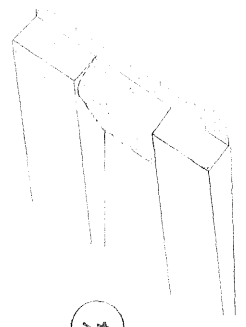


6

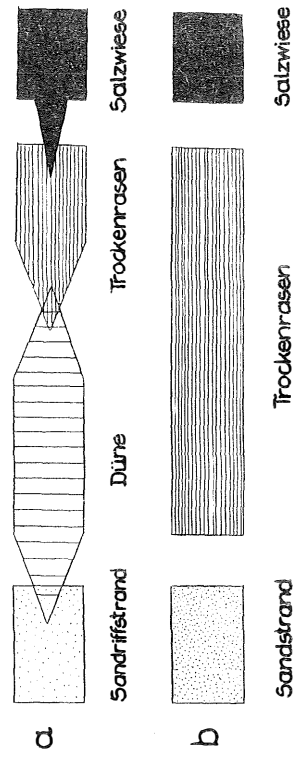
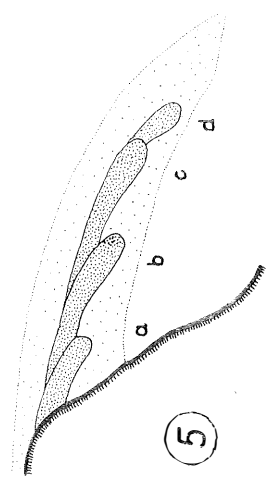


○ Kies  
 ▨ *Staux maritima*  
 ▤ Trockenrasen  
 ▧ Scirpetum-Juncetum  
 ▩ Salzwiese  
 ▫ Gürtel

4



5



a: Sandriffnehrung  
 b: Strandwallnehrung

7

schüttet, besteht aus Sand und Geröll und besitzt eine land- und seewärtige Böschung von etwa 5 Grad. Selten tritt der Strandwall in der Einzahl auf. Meist entsteht vor der Moräne eine typische Wallreihe. Das winterliche Hochwasser schafft die höchsten am weitesten landwärts befindlichen Wälle. Sie sind nur den Winterfluten zugänglich und in ihrem Korn gröber als die ihnen vorgelagerten Sommerwälle. Vor den Sommerwällen gibt ein mehr oder weniger breiter Streifen von veralgtem Geröll die Mittelwasserlinie an. Die Besiedlung des Sandstrandwalls ist mit der des Geröllstrandes sukzessive verbunden und zeigt keine scharfe Abgrenzung. Die Geröllkomponente des Strandes nimmt mit zunehmender Entfernung vom materialliefernden Kliff ständig ab. Mit ihr gehen die Individuenabundanzen der petrophilen Arten *Lycosa arenicola fucicola* Dahl und *Erigone arctica* White zurück. In gleichem Maße nehmen die Individuenabundanzen der psammophilen Strandarten *Arctosa cinerea* F. und *Philodromus fallax* Sund. zu (Abb. 3, Tab. 1). Im Schutze der Sommerwälle lagert sich häufig auf dem Sandstrand eine Anwurfzone ab<sup>1)</sup>. Nur dort, wo der Anwurf in Grundwassernähe liegt, wirkt die Bodenfeuchtigkeit auf seine Unterseite ein und schafft die für die Anwurfarten *Erigone arctica* und *Erigone atra* erforderliche Existenzbedingungen<sup>2)</sup>. An stärker geneigten Ufern zeigen die rückwärtigen, grundwasserfernen Anwurfzonen keine Spinnenbesiedlung. Auf Fehmarn (Ostküste) ist dem Sandstrand feuchter eozäner Ton (Tarras) untergelagert. Er ist am rückwärtigen Kliff aufgeschlossen und auch an heißen Sommertagen durch hohen Wassergehalt ausgezeichnet. Durch den Bodenfeuchtigkeitseinfluß sind hier auch die von der Wasserlinie weiter entfernten Anwurfzonen am Fuße des Kliffs von *Erigone arctica* und *Erigone atra* besiedelt.

Tab. 1. Abhängigkeit der Individuenabundanz von der Geröllbedeckung des Sandstrandes

Geröllbedeckung in %	25	50	75	100
<i>Lycosa arenicola fucicola</i>	12	20	58	60
<i>Erigone arctica</i>	21	35	42	40
<i>Arctosa cinerea</i>	38	24	10	2
<i>Philodromus fallax</i>	29	11		

Die Individuenabundanzen sind in durchschnittlichen Werten von Zeitfängen ausgedrückt.

Die Winterwälle erfahren häufig eine Flugsandauflagerung. Mit der sandfangenden Wirkung des *Ammophiletum* entwickelt sich eine *Embryonaldüne*. Auf solchen Winterwällen werden die Sandstrandarten von Dünenarten verdrängt.

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Taf. 23).

- Abb. 4: Ausfüllung einer Steiluferlücke durch eine Düne.  
 Abb. 5: Schema einer Nehrungsformation mit Einzeichnung von Strandwallnehrung (eng punktiert) und Sandriffnehrung (weit punktiert).  
 Abb. 6: Struktur einer Strandwallnehrung  
 a) Kies-Formation, b) Glaux-Formation, c) Trockenrasen-Formation.  
 Abb. 7: Grenzen der Lebensgemeinschaften an Sandriffnehrung und Strandwallnehrung.

<sup>1)</sup> Das *Cakiletum mariimae* wird vom *Atriplicetum litoralis* abgelöst.

<sup>2)</sup> Im norddeutschen Binnenland ist *Erigone atra* eine Charakterart des grundwassernahen Grünlandes.

Die Assoziationsfragmente der Dünenlebensgemeinschaft (v. BOCHMANN 1942) *Arctosa perita* Latr., *Clubiona similis* L. Koch und *Thanatus striatus* C. L. Koch treten besonders hervor (Insel Poel bei Wismar, Wustrow auf dem Fischland, Wendorf bei Wismar, Stenodde auf Amrum, Morsum auf Sylt, Wittsum auf Föhr). Diese Fragmentgesellschaft, die in Abhängigkeit von dem Hinterland (Wiese, Kliff) mehr oder weniger starke Einschläge fremder Arten zeigt, ist als Initialgemeinschaft der Dünenbiozönose aufzufassen und kann sich an geeigneten Orten in diese umwandeln (Abb. 1). Doch besitzt die für das Nehrungsufer wichtige Sukzession am Festlandufer nur untergeordnete Bedeutung. Ausgedehnte Dünen sind am Festland nur bei Weißenhaus in der Hohwacher Bucht entwickelt. Die am Festlandufer vorhandene Potenz zur Dünenbildung wird häufig durch die Steilküste gestört. Die Ausfüllung einer Steiluferlücke durch eine Düne, bedingt durch eine ans Meer tretende Grundmoränensenke, zeigt die Verhinderung einer Dünenbildung durch das Kliff deutlich (Abb. 4, Usedom, Kolpinsee). Auf der Mehrzahl der Strandwälle des Festlandufers bleibt die Dünenlebensgemeinschaft auf ihrem Initialstadium stehen und entwickelt sich nicht weiter. Selten wird das Ammophiletum durch Hippophae-Bestände verdrängt (Nordostecke der Insel Poel). In ihrem Windschutz treten an die Stelle von Dünenarten euryöke Krautschichtarten (*Meta reticulata* L., *Stemonyphantes lineatus* L., *Linyphia hortensis* Sund., *Linyphia clathrata* Sund. u. a.)

Landwärts ist die Embryonaldüne häufig mit einem bewachsenen Kliff gekoppelt (Abb. 1). Durch die Pflanzendecke tritt eine Temperaturniedrigung ein. Das bewachsene Kliff kann kaum als selbständiger Lebensraum aufgefaßt werden. Es ist vielmehr als Randbezirk des Lebensraumes zu betrachten, der sich an seiner Oberkante befindet. Seine Besiedlung ist daher uneinheitlich. Wo der Wald an das Kliff vordringt (Usedom) wird es von schattenliebenden Arten besiedelt (*Linyphia clathrata* Sund., *Lycosa chelata* O. F. Müll., *Zora spinimana* Sund., *Lepthyphantes angulipalpis* Westr. Spezifische Kliffarten treten nicht auf. Die euryöken Krautschichtarten *Stemonyphantes lineatus* L. *Bathyphantes concolor* Wid. und die im Detritus überall verbreitete *Micryphantes rurestris* C. L. Koch sind regelmäßig vertreten. Wo das Kliff über 10 m aufragt, wirkt das Bodenwasser auf den Geschiebemergel ein. Er ist in der Lage, bis zu 90% seines Gewichtes an Wasser aufzunehmen. Bei starken Niederschlägen fließt der Geschiebemergel mit einem oft breiten Schlammstrom auf den Strand. Durch den aufgeweichten Boden rutschen große Schollen auf den Strand und karrenartige Hohlformen entstehen am Kliff. Die Karrenbildung verhindert das freie Austreten des Grundwassers aus dem Kliff. Es sammelt sich in den Hohlformen an und fließt zum Strande ab. An solchen Orten siedeln sich bald *Phragmites*-Bestände, *Eupatorium cannabinum* und *Equisetum palustre* auf der durch den Abgleitvorgang schwach geböschten Klifffläche an und dringen bis auf den Sandstrand vor (Insel Poel, Nordküste, Hohwacher Bucht). Wenn eozäne Tone das Kliff aufbauen, tritt bei ihrer ständigen Durchfeuchtung die gleiche Erscheinung auf. Durchfeuchtung und Schilfbestände am Sandstrand bedingen ein Eindringen von Assoziationsfragmenten ortsfremder Lebensgemeinschaften in die Lebensgemeinschaft des Sandstrandes. Neben *Bathyphantes gracilis* (Blackw.) ist besonders *Lycosa saccata* L. Koch zu nennen. Die Arten sind im *Phragmitetum* der Binnengewässer verbreitet, aber nicht für dieses spezifisch (vgl. KNULLE 1951). *Lycosa saccata* kommt bei Grundwasseraustritten aus dem Kliff regelmäßig in der Sandstrandlebensgemeinschaft mit hoher Individuenabundanz vor. Besonders ungünstig ist die lokale Beeinflussung



für die Sandstrandart *Lycosa arenicola fucicola*. Sie gehört dem gleichen Lebensformentyp wie *Lycosa saccata* an. Dieser Fauneneinschlag fehlt dem Sandstrand, wenn er einer flach ans Meer geneigten Grundmoräne vorgelagert ist.

Während sich an brandungsungeschützten Ufern vor den Sommerwällen in der Wasserlinie Geröll ablagert, bilden sich an brandungsgeschützten Ufern flacher Buchten (Wohlenberger Wiek bei Wismar, Golwitz und Vorwerk auf Poell) die Primärstadien von Salzwiesen. An der Uferlinie entsteht durch den sandtoleranten Salzwiesenpionier *Glaux maritima* eine eigenartige Uferformation, in der Bodenunebenheiten durch Grünalgenfilze übersponnen sind (Abb. 1). Die einartige Gesellschaft stellt analog der Embryonaldüne pflanzensoziologisch die Initialassoziation der Salzwiese dar und wandelt sich am Nehrungsufer in diese um. Im Gegensatz zur Embryonaldüne ist die *Glaux*-Formation tiersoziologisch nicht durch Assoziationsfragmente der Salzwiese ausgezeichnet und kann daher nicht als ihre Initialgesellschaft gelten (Abb. 1). Die *Glaux*zone ist gekennzeichnet durch eine Massenentwicklung der Sandstrandart *Erigone arctica*<sup>1)</sup>.

## II. Das Nehrungsufer.

Nehrungen sind an Festlandsvorsprüngen „aufgehängte“ alluviale Küstenbildungen. Die am Kliff abgetragenen Sand- und Geröllmassen werden von der Küstenströmung seitwärts abtransportiert. Durch ein Zurückweichen der Küstenlinie rückt die Strömung vom Ufer ab und lagert das bewegte Material in Fortsetzung des Festlandvorsprunges ab (Abb. 1,5). Es können zwei Aufschüttungsformen unterschieden werden. Stehen dem Meer zum Aufbau einer Nehrungsformation nur geringe Sandmengen zur Verfügung, wird das bewegte Material in Form einer Strandwallnehrung abgelagert (Abb. 5). Es entsteht ein gekrümmter, gegen das Innere des Haffs gerichteter Strandwall, der sich bei haffwärtig abnehmender Transportkraft des Küstenstromes nicht weit in das Haff hinein erstreckt (Abb. 5,a). Der Endpunkt der Stranddrift rückt so vom Festlandvorsprung ab. Jeder neu entstehende Hakenstrandwall ist am nächstälteren aufgehängt (Abb. 5,b—d). Zwischen den Hakenstrandwällen erstrecken sich haffseitig Senken. Die Strandwallnehrung wächst durch Entstehung neuer Haken aus Sand und Geröll an der Nehrungsspitze ständig weiter. Werden von der Küstenströmung größere Sandmassen zur Ablagerung gebracht, entsteht bei offener Küste eine Sandriffnehrung. Der Sand wird in Form eines oft 3—4 km breiten flachen Riffs abgelagert, eine Hakenstruktur tritt nicht auf (Abb. 5). Beide Nehrungstypen zeigen in ihrer Weiterentwicklung unterschiedliche Kopplungen von Lebensräumen, eigene Entwicklungsrichtungen ihrer Lebensgemeinschaften und eine verschiedene geographische Verbreitung in Nord- und Ostsee.

### A. Die Lebensgemeinschaften der Strandwallnehrung

Der Entstehung einer Strandwallnehrung entsprechend finden sich die jüngsten Hakenstrandwälle an der Nehrungsspitze (Abb. 5). Der Boden wird durch Wind und hohe Wasserstände dauernd umgelagert. Eine geschlossene Pflanzendecke kann sich nicht ausbilden. Seeseite, Rücken und Haffseite der Nehrung sind durch vegetationsfreie Sand- und Kiesflächen gekennzeichnet (Abb. 1, 6a). Das *Cakiletum maritimae* erreicht nur einen geringen Deckungsgrad und erstreckt sich von der Seeseite der Nehrung über den Rücken, wo die höheren Partien des Kies-

<sup>1)</sup> Die Art kommt mit hoher Präsenz und Individuenabundanz unter Chlorophyceenfilzen der Bodenauskoklungen vor.

bodens lockere Bestände von *Cirsium arvense* und *Rumex crispus* tragen, bis an die Haftsseite des Hakens. Der Haken ist in seiner ganzen Breite von der Sandstrand-Lebensgemeinschaft mit den Arten *Lycosa arenicola*, *Erigone arctica*, *Arctosa cinerea* und *Philodromus fallax* besiedelt. Die meist größere Entfernung von einem materialliefernden Kliff bedingt ein Vorherrschen der psammophilen Arten *Arctosa cinerea* und *Philodromus fallax* (Tab. 2).

Tab. 2. Die Lebensgemeinschaften der Strandwallnehrung.

	I	II	III	IV	V		
<i>Arctosa cinerea</i>	13 11	13 5	3	3 2	33 11	Sandstrand	
<i>Philodromus fallax</i>	5 9	2 4	1 5	4 4	5 3		
<i>Lycosa arenicola</i> fuc.	1		2	6 3	1		
<i>Erigone arctica</i>	1	2	2	3 7			
<i>Arctosa perita</i>	1	1		2 1			
<i>Stylothorax fusca</i>		1		6 6		Anwurf	
<i>Erigone atra</i>	1		2	5 6			
<i>Erigone longipalpis</i>				7 3			
<i>Erigone dentipalpis</i>				1 1			
<i>Bathyphantes gracilis</i>				8 5			
<i>Stylothorax apicata</i>				15 7			
<i>Enoplognatha maritima</i>				1			
<i>Xysticus kochii</i>				1			
<i>Thanatus striatus</i>				1			
<i>Erigone arctica</i>	33 19	13 9	4 16	23 35	3 1	Glaux-formation	
<i>Stylothorax fusca</i>		1	3		4		
<i>Aranea foliata</i>	3 5	4		6 9			
<i>Erigone longipalpis</i>	1			1	4 2		
<i>Stylothorax apicata</i>		2	3		1 3		
<i>Lycosa monticola</i>	5 3	21 16	2 9	50 23	2	Trockenrasen	
<i>Xysticus kochii</i>	7 11	9 2	1 4	32 7	3 6		
<i>Phlegra fasciata</i>		1 3	2 1	3 3	2		
<i>Zelotes electus</i>	1	4	5	9 7			
<i>Erigone dentipalpis</i>			1	2 1			
<i>Bathyphantes gracilis</i>		2		3			
<i>Enoplognatha maritima</i>				1			
<i>Pachygnatha clerckii</i>			1	1			
<i>Attulus saltator</i>				4	5 7		
<i>Lycosa purbeckensis</i>		1		4 1			
<i>Tarentula barpipes</i>				1			
<i>Tarentula pulverulenta</i>				1			
<i>Erigone longipalpis</i>	3 4	2 11	3	7 34	2 5		Salzwiese
<i>Lycosa purbeckensis</i>	4 3	7	9 2	18 11	24 21		
<i>Pachygnatha clerckii</i>	1 3	1	1 4	1 11	1 3		
<i>Stylothorax retusa</i>		5	1	3 5	29 39		
<i>Pirata piraticus</i>	4 3	11 3	9 2	13 25	4 1		
<i>Bathyphantes gracilis</i>	1 6	4	2 1	4 11			
<i>Stylothorax fusca</i>	3	1	1	2 16	3 2		
<i>Pachygnatha degeerii</i>		2	1	1			
<i>Erigone atra</i>		1	1	4 3			
<i>Centromerita bicolor</i>		3			7		
<i>Stylothorax apicata</i>			1	6 1			
<i>Trochosa ruricula</i>				1			
<i>Stemonyphantes lineatus</i>				1			
<i>Tetragnatha extensa</i>				1			
<i>Clubiona phragmitis</i>					1		
<i>Erigone arctica</i>					3 2		
<i>Xysticus viaticus</i>					1		
<i>Erigone dentipalpis</i>					3 5		
<i>Micryphant. rurestris</i>					1		
<i>Tiso vagans</i>					1		
<i>Enoplognatha maritima</i>					1 2		
<i>Savignia crassiceps</i>					1		
<i>Clubiona stagnatilis</i>					2		
<i>Hypomma bituberculata</i>					1		

I: Hiddensee  
 II: Langenwerder  
 III: Heiligenhafen  
 IV: Schleimünde  
 V: Bottsand

Zeitfänge 30 Min.

Bei größerem Abstand von der in Umlagerung befindlichen Nehrungsspitze entsteht am Haffufer der jüngsten Hakenwälle im Brandungsschutz eine *Glaux maritima*-Formation. Der *Glaux*-Rasen kann starke Einsandung vertragen und löst sich zur Nehrungsspitze langsam auf, um hier in den Sandstrand überzugehen. Er wird häufig von einem *Scirpetum maritimi* begleitet. An den grünalgenüberspannten Ufern des *Glaux*-Rasens werden die Sandstrandarten von *Erigone arctica* abgelöst, die in der *Glaux*-Formation eine Massenentwicklung zeigt (Tab. 2). Die einheitliche Sand-Lebensgemeinschaft der Nehrungsspitze differenziert sich mit zunehmendem Alter der Nehrung in die Sandstrand-Lebensgemeinschaft der Seeseite und des Rückens und in die *Glaux*-Assoziation der Haffseite (Abb. 1, 6b; Alt-Bessin auf Hiddensee, Heiligenhafen bei Fehmarn, Langenwerder bei Wismar, Bottsand bei Kiel, Schleimünde).

Bei größerer Entfernung von der Nehrungsspitze wird der Rücken durch Winterfluten und Flugsand aufgehöhht und dadurch dem unmittelbaren Einfluß der Brandung entzogen. Die vorrückende Vegetationsdecke bildet auf dem Rücken der Nehrung einen geschlossenen Trockenrasen (*Festucetum ovinae*, *Galium verum*-Assoziation). Die von der Sandstrand-Lebensgemeinschaft besiedelte Ampfer-Distel-Zone des jungen Nehrungsrückens wird an älteren aufgehöhhten Rücken durch eine Trockenrasen-Lebensgemeinschaft verdrängt (Abb. 1, Tab. 2). Synchron mit der Entwicklung eines Trockenrasens wird auch die *Glaux*-Formation der Stillwasserseite durch Verlandung des haffwärtigen Sandufers von einer Salzwiese (*Puccinellietum maritimae*, *Juncetum gerardi*, *Festucetum rubrae litoralis*) ersetzt (Abb. 1, 6c). Die *Glaux*-Komponente der Salzwiese nimmt bis zur Entwicklung eines reinen *Glaux*-Rasens gegen die jüngeren Nehrungsteile zu. Die Übergänge sind pflanzensoziologisch gleitend, dagegen erfolgt der Ersatz der *Glaux*-Assoziation durch die Salzwiesen-Lebensgemeinschaft infolge scharfer Begrenzung der Chlorophyceenzone unvermittelt (Tab. 2). Der Sandstrand und seine Lebensgemeinschaft bleibt auf die bewegte Seeseite der Nehrung beschränkt (Abb. 1). Sandstrand, Trockenrasen, Salzwiese und ihre Lebensgemeinschaften sind an älteren Nehrungsteilen aneinander gebunden (Alt-Bessin auf Hiddensee, Heiligenhafen bei Fehmarn, Langenwerder bei Wismar, Fauler See der Insel Poel bei Wismar, Schleimünde).

Der nur lückenhaft mit einem *Cakiletum maritimae* bewachsene Sandstrand weist die höchsten Temperaturen auf. Feiner Sand erwärmt sich stärker als Grobkies und dieser zeigt höhere Temperaturen als lockere Steinpackungen (LEICK und PROPP 1931). Der Grund liegt in der verschiedenen Luftwehigkeit der Böden. Der Sandstrand ist durch große Temperaturschwankungen ausgezeichnet. Starke Abkühlung in der Nacht wechseln mit hohen Temperaturen während des Tages. Er ist besiedelt von der spezifischen Meeresküsten-Assoziation mit den Arten *Lycosa arenicola fucicola* Dahl, *Philodromus fallax* Sund., *Arctosa cinerea* und *Erigone arctica* White (Tab. 2). Sie sind auf die Seeseite der Nehrung beschränkt.

Rückwärtig ist der Sandstrand gegen den Trockenrasen scharf abgegrenzt (Abb. 6). Durch die geschlossene Vegetationsdecke wird die Bodentemperatur erniedrigt. Der Pflanzenwuchs wirkt einer schnellen Erwärmung, als auch einer schnellen Abkühlung des Bodens entgegen. Die geschlossene Vegetationsdecke des Trockenrasens mindert als guter Wärmepuffer die Extreme der Erwärmung und der Abkühlung (Sandstrand) weitgehend herab. Je älter die Haken sind, um so geschlossener und abgegrenzter ist die Trockenrasenzone entwickelt. Sie ist durch *Lycosa monticola* Clerck, *Xysticus kochii* Thor., *Phlegra fasciata* Hahn, *Attu-*

lus saltator Sim. und Zelotes electus C. L. Koch gekennzeichnet (Tab. 2). Alle Arten wurden von trockenen und sandigen Stellen des Binnenlandes nachgewiesen. Ihre Konzentration auf eine schmale, gegen Sandstrand und Salzwiese scharf abgegrenzte Zone, ist eine ökologische Eigenart der Meeresküste. Attulus saltator bevorzugt im Festucetum ovinae kiesige Flächen (Corynephorretum). Bei geringer Breite und scharfer Beweidung des Trockenrasens fällt seine Lebensgemeinschaft aus. Salzwiese und Sandstrand sind durch einen ökologischen Leerraum verbunden (Fauler See). Die Trockenrasen-Lebensgemeinschaft fällt auch dort weg, wo die Zone dicht mit Hippophae rhamnoides und Rosa canina bestanden ist. An ihre Stelle treten dann die euryöken Krautschichtarten Meta reticulata, Bathyphantes dorsalis, Linyphia montana und Stemonyphantes lineatus (Alt-Bessin auf Hiddensee).

Pflanzen- und tiersoziologisch ist der Trockenrasen scharf gegen die Salzwiese abgegrenzt. In der Salzwiese wird die Temperatur noch weiter erniedrigt. Sie bleibt um 5—6° hinter der Temperatur des Sandstrandes zurück. Die Bodenfeuchtigkeit nimmt stark zu. Die Verlandung geht bei allen untersuchten Nehrungen der Ostsee auf sandigem Boden vor sich. Die Salzwiese ist durch die Arten Lycosa purbeckensis F. Cambr., Erigone longipalpis Sund., Pachygnatha clerckii Sund. Stylothorax retusa Westr., Pirata piraticus Oliv. Bathyphantes gracilis Blackw. u. Stylothorax fusca Blackw. charakterisiert (Tab. 2)<sup>1)</sup>. Mit Lycosa arenicola fucicola (Sandstrand), Lycosa monticola (Trockenrasen) und Lycosa purbeckensis (Salzwiese) treten charakteristische Vikarianten in den gekoppelten Lebensräumen auf. Die in die Salzwiese eingreifende Hakenstruktur (Abb. 6) bedingt eine nach dem Stadium der Verlandung unterschiedliche Anordnung der Salzwiesen-Lebensgemeinschaft. Ist die Verlandung noch nicht weit fortgeschritten, umsäumt ein schmales Scirpetum maritimi die Senken zwischen den Hakenwällen. Bei steigendem Gelände geht es in ein Juncetum maritimi über<sup>2)</sup>. Hier sind den Trockenrasen-Lebensgemeinschaften der Hakenwälle die Ufer-Lebensgemeinschaften der Salzwiese zwischengelagert (Abb. 6). Der Scirpetum-Verlandungsgürtel dringt langsam vor. Nur die innersten Winkel zwischen den Trockenrasen-Hakenwällen zeigen bereits eine vollständig geschlossene Vegetationsdecke mit dem Vorkommen der Salzwiesen-Lebensgemeinschaft (Abb. 6). Geht die distale Verlandung dabei schneller vor sich als die proximale, werden kleine Seen abgeschnürt, an denen es zur Ausbildung eines sekundären Scirpetum kommen kann (Vorwerk auf Poel, Schleimünde). Mit steigender Verlandung werden auch die Senken zwischen den Wällen vollständig von der vorrückenden Vegetationsdecke geschlossen und die Salzwiesen-Lebensgemeinschaft nimmt das ganze Areal ein. Schließlich rückt die Verlandungsfläche haffwärts über die Hakenwälle vor und entfernt sich immer weiter von der Trockenrasenzone. Durch dieses haffwärtige Vordringen der Verlandungsdecke über die trennenden Hakenwälle treten die Salzwiesen-Lebensgemeinschaften der Hakensenken miteinander in Verbindung und bilden ein geschlossenes Areal (Abb. 6). Die gegen den Nehrungsrücken gelegenen Partien der Salzwiese grenzen mit einer Buchtenlinie, die der Hakenstruktur der Strandwall ebene entspricht, gegen die Trockenrasen-Lebensgemeinschaft. Der Abfall des Trockenrasens zur Salzwiese ist scharf.

<sup>1)</sup> Lycosa purbeckensis und Erigone longipalpis sind spezifische Salzwiesenbewohner und fehlen im Binnenland. Die restlichen Arten sind Assoziationsmitglieder grundwassernaher Süßwiesen des Binnenlandes (KNÜLLE, 1951).

<sup>2)</sup> Beide Zonen sind von besonderen quantitativen Modalitäten der Salzwiesen-Lebensgemeinschaft besiedelt (KNÜLLE, 1951).

Die Salzwiesen-Lebensgemeinschaft ist nicht homogen verteilt. Die oft auf unebenem Sandboden vor sich gehende Verlandung bedingt Niveau-Unterschiede in der Salzwiese. Hierdurch sind starke Bodenfeuchtigkeits- und Salzgehaltsunterschiede verursacht, die sich auch in der Beschaffenheit der Pflanzendecke ausdrücken. Bodenfeuchtigkeit und Salzgehalt schwanken innerhalb weniger Quadratmeter. Eine Erhebung des Bodens um einige Dezimeter reicht aus, um den Wasser- und Salzgehalt des Bodens um das Sechsfache herabzusetzen. GESSNER (1931) stellt an der Strandwallebene bei Vitte auf Hiddensee in einer Mulde einen Salzgehalt von 20 ‰ fest. Bei einer Bodenerhebung von ½ m ist kein Salz mehr nachweisbar. Die großen Unterschiede im Salz- und Wassergehalt des Bodens bei sehr geringen Höhendifferenzen haben ihren Grund in dem hohen Sandgehalt des Bodens, der den schnellen Abfluß des Regenwassers bedingt (Verlandung auf Sand). Die scharfe Abgrenzung der Salzwiesen-Lebensgemeinschaft gegen die des Trockenrasens wird so verständlich. Sobald kleine Sandaufhäufungen in der Salzwiese den Boden über das Niveau des Grundwasserspiegels erheben, ändert sich die Vegetation schlagartig. Salzwiesenarten werden durch *Ononis spinosa*, *Convolvulus arvensis*, *Achillea millefolium*, *Rumex acetosella* u. a. verdrängt. Diese aufgehöhten Zonen werden nicht von Spinnen der Salzwiesen-Biozönose besiedelt.

Mit der Abtragung ihres „Aufhängepunktes“ verlagert sich auch die Nehrung allmählich haffwärts. Ihr Hauptstamm rückt in das Gebiet der Hakenwälle hinein. Hierdurch und durch Flugsandaufwehungen kann die räumliche Anordnung der Trockenrasen- und Salzwiesen-Lebensgemeinschaft Abänderungen erfahren.

Schließt sich die wachsende Nehrung wieder an einen Festlandvorsprung an, wird das Haff vom Meer abgeschnürt und verlandet langsam biogen. Die Verlandungsnehrung bildet das morphogenetische Klimaxstadium, dem sowohl Strandwall- und Sandriffnehrung zustreben (Abb. 1). Im Haff höht sich der Boden mehr und mehr auf und überschreitet schließlich den Grundwasserspiegel. Durch ständige Aussüßung wird die Salzwiese durch eine Süßwiese verdrängt (Abb. 1, Nordwestecke der Insel Poel). Mit *Lycosa pullata* Clerck, *Lycosa saccata* L. Koch und *Tarentula pulverulenta* Clerck. treten charakteristische salzmeidende Süßwiesenarten auf (KNÜLLE 1952).

#### B. Die Lebensgemeinschaft der Sandriffnehrung.

Die zu Beginn der Flandrischen Transgression im Innern der Deutschen Bucht angehäuften Sandmassen gestatten im Zusammenhang mit der offenen Lage der Nordsee einen Aufbau von Sandriffnehrungen größten Ausmaßes. Der weit vordringende Festlandrest des alten „Westlandes“, der nach der Flandrischen Transgression als Insel aufragende Diluvialkern von Sylt, wird zum Aufhängepunkt der gesamten Nehrungsinselreihe der Nordsee (GRIPP 1944). Durch die vom Sylter Diluvialkern sich in einen nordwärts und einen südwärts gerichteten Küstenstrom teilende Meeresströmung sind an ihm zwei Nehrungsinselreihen aufgehängt. Die nordwärts gerichtete ist voll ausgebildet (Listland bis Blavans-Huk). Gegen Süden ist sie erst in Bildung begriffen. In der Nordsee können sich keine geschlossenen Nehrungen bilden, da Durchlässe — die Gatts zwischen den Inseln — zum Ausgleich des Wasserstandes dazwischen geschaltet sein müssen (GRIPP 1944).

Die Sandriffnehrung ist die dominierende Küstenformation der Nordsee. Dem Festlandufer sind Marschen vorgelagert und es ist nur an den Diluvialkernen von Sylt, Amrum und Föhr erhalten. An der Ostsee dagegen wird die Küstenausbil-

dung durch das Festlandufer bestimmt. Die an ihm aufgehängten Strandwallnehrungen sind nicht unterbrochen. Strandwallnehrungen sind auf die Ostsee beschränkt und bilden eine durch zahlreiche Festlandvorsprünge häufige, aber im Vergleich zum Festlandufer nur wenig in Erscheinung tretende Küstenformation. Sandriffnehrungen treten nur lokal bei größeren Sandwanderungen auf (Gellensand bei Hiddensee, Bottsand bei Kiel). Der unterschiedlichen Verbreitung der drei Küstentypen in Nord- und Ostsee entspricht die regionale Häufigkeit der an sie gebundenen Lebensgemeinschaften und ihrer Entwicklungsrichtungen.

Das erste Entwicklungsstadium der Sandriffnehrung ist das Sandriff (Abb. 1). In Abhängigkeit von seiner Höhenlage liegt es nur bei ablandigen Winden oder nur während der Sommermonate für längere Zeit trocken (Kniepsand auf Amrum, Gellensand bei Hiddensee, Bottsand bei Kiel). Es wird von keiner konstanten Spinnen-Lebensgemeinschaft besiedelt. In den Sommermonaten wird dem Riff häufig eine Anwurfzone aufgelagert. Der Boden des Sandriffs ist feucht und der Anwurf wasserdurchtränkt. Durch geringe Schwankungen des Wasserstandes wird ständig neuer Anwurf angeschwemmt und älterer fortgenommen. Frischer Anwurf ist durch *Gammarus locusta* charakterisiert. Er wird von *Erigone atra* und individuenschwach auch von *Erigone dentipalpis* besiedelt. Beide Arten besitzen durch Flugfäden eine hohe Verbreitungsintensität. Bei ablandigen Winden gelangen sie auf die mehr oder weniger weit von der Festlandküste entfernten Sandriffe. Ihre Dominanz im Anwurf der Riffe und das Fehlen der sie für gewöhnlich begleitenden Arten (*Bathyphantes gracilis*, *Stylothorax apicata*, *Stylothorax fusca*) wird durch ihre Verbreitungsmöglichkeit durch Flugfäden erklärt. So ist es auch verständlich, daß frisch gebildete Anwurfzonen eines kurzfristig trockenfallenden Sandriffs bereits nach zwei Tagen von *Erigone atra* und *Erigone dentipalpis* besiedelt waren (etwa 5 qm großes Sandriff bei Stein in der Kieler Außenförde, etwa 500 m entfernt von der Küste). *Erigone atra* und *Erigone dentipalpis* schweben an ihren Flugfäden als reife Tiere durch die Luft, *Pachygnatha*-Arten nur als inadulte. *Erigone dentipalpis* wurde in der südlichen Nordsee bei einer Entfernung von 120 Meilen von der Küste auf einem Schiff gefangen (BRISTOWE 1939).

Der ältere Rücken des Sandriffs erfährt eine Flugsandauflagerung. Es bildet sich eine Embryonaldüne (Abb. 1). Ihr Wachstum aus flachen, feuchten Sandriffen läßt sich besonders eindrucksvoll an Nehrungsspitzen beobachten (Ellenbogen auf Sylt, Norderney, Juist, Darß: Bock, Südspitze von Hiddensee). Die Embryonaldüne des Nehrungsrückens ist von der erwähnten Initialassoziation der Dünenlebensgemeinschaft besiedelt und fällt seewärts sanft geneigt ohne erkennbare Grenze zum unbesiedelten Sandriffstrand ab (Abb. 1). An der Haffseite geht die Embryonaldüne mit schwacher Neigung sukzessive in die Glauz-Formation über (Abb. 1), die im Gegensatz zur Strandwallnehrung ständiger Einsandung unterliegt und nur selten von *Erigone artica* besiedelt ist (Südspitze von Hiddensee). In der östlichen Ostsee (Bock) kann sich bei schwachem Salzgehalt auf dem Sandriffstrand eine *Calamagrostis*-Zone entwickeln. Hier wachsen *Phragmites communis* und *Calamagrostis lanceolata* in lückigen Beständen auf feuchtem Seesand. Die *Calamagrostis*-Zone tritt nur bei schwachem Salzgehalt in der östlichen Ostsee auf. In sie dringen *Tibellus maritimus* Menge, *Thanatus striatus* C. L. Koch und *Stemonyphantes lineatus* L. aus der rückwärtigen Embryonaldüne ein. Im Schutze vorgelagerter Sandriffe treten vor der *Calamagrostis*-Zone kleine Salzwiesen-Vegetationsdecken auf. An solchen Stellen kommen auch ihre Arten in der *Calamagrostis*-Zone vor. Das erste Entwicklungsstadium der Sandriffnehrung

weicht durch das ausschließliche Vorkommen der Initial-Assoziation der Dünenbiozönose und durch das Fehlen der Sandstrand- und Glaux-Rasen-Assoziation von den morphogenetisch gleichwertigen Stadien der Strandwallnehrung ab (Abb. 1).

Verstärkte Flugsandauflagerung läßt die Embryonaldüne in ein typisches Dünen-Ammophiletum übergehen. Der seeseitige Sandriffstrand bleibt bestehen, Haffwärtig ändert sich die Glaux-Formation schrittweise in eine Salzwiese ab, wobei sich zwischen Düne und Salzwiese ein Trockenrasen schieben kann (Abb. 1). In diesem Stadium weicht die Sandriffnehrung der Nordsee grundsätzlich von der Strandwallnehrung der Ostsee ab.

Der geröllfreie, vegetationsleere Sandriffstrand steigt schwach zur Düne an (Sylt, Juist, Norderney). Morphologisch deutlich abgesetzte Strandwälle und das für sie bezeichnende Cakiletum maritimae der Ostsee fehlen oder treten nur ganz vereinzelt auf. Für *Philodromus fallax* fehlen geeignete Unterschlupfmöglichkeiten. Die Art bevorzugt im Cakiletum der Ostsee *Salsola kali*-Bestände. Das Cakiletum wird durch ein von Assoziations-Fragmenten der Dünenbiozönose (*Arctosa perita* Latr.) besiedeltes, salztolerantes *Triticum juncei* vertreten. Die Geröllarmut des Strandes ist bei größerer Entfernung vom Aufhängepunkt (Westerländer Diluvialkern) verständlich und erklärt das Fehlen von *Lycosa arenicola fucicola*. Kleine Kiesansammlungen sanden in kurzer Zeit vor der Düne ein. Für *Arctosa cinerea* fehlt locker gelagerter Sand in Wassernähe. Durch das Auf- und Abfließen der Gezeitenwelle wird der Sandboden verfestigt und bietet der Art keine Möglichkeit zum Eingraben. Auf der geologisch durch Sandverfrachtung beanspruchten Schorre fehlt festes Substrat für die Ausbildung einer submarinen Vegetation. Dem Sandriffstrand fehlt dadurch eine Anwurfzone und ihre Besiedlung. Der Sandriffstrand der Nordsee ist als Folge der Flugsandwirkung durch einen gleitenden Übergang seines *Triticum juncei* in das rückwärtige Ammophiletum der Sekundärdüne ausgezeichnet. Durch den Fortfall der seeseitigen Lebensgemeinschaft der Nehrung entspricht dem topischen Übergang nur ein einseitiges Artengefälle, da die Fauna des Gegenraumes ausfällt. Der Sandriffstrand wird von einer alloctopen Biozönose besiedelt (Abb. 7). An der Strandwallnehrung der Ostsee sind die positionell äquivalenten Räume (Sandstrand und Trockenrasen) von autoctopen Lebensgemeinschaften besiedelt. Ihre Abgrenzung ist aber durch die scharfe Trennung von bewegtem Sand mit geschlossener Vegetationsdecke unvermittelt und ein Artengefälle fehlt.

Die Lebensgemeinschaft der Düne besitzt eine räumlich große Ausdehnung. Durch den Ausfall der Sandstrand-Lebensgemeinschaft stellt sie die erste mehrseitige Assoziation dar. Ihre Lebensgemeinschaft (v. BOCHMANN 1942) klingt schrittweise bis in das *Triticum juncei* des seewärtigen Nehrungsstrandes aus. Scharfe Grenzen fehlen.

Haffseitig löst sich das Ammophiletum der Düne schrittweise auf und geht graduell in eine sich sukzessive schließende Trockenrasenzone über (Königshafen und List auf Sylt, Bottsand an der Kieler Außenförde!). Die Dünenarten *Arctosa perita*, *Attulus cinereus* und *Clubiona similis* kommen gemeinsam mit den Trockenrasenarten *Lycosa monticola*, *Tarentula cursor* Hahn und *Xysticus kochii* in den Randgebieten von Düne und Trockenrasen vor. Die beiden Artengruppen des echten Übergangsbiotop trennen sich mit Annäherung an ihre Optimal-

!) Der Bottsand nimmt eine vermittelnde Stellung zwischen Sandriff und Strandwallnehrung ein.

gebiete und erreichen hier ihre charakteristische Zusammensetzung. Das beidseitige Artengefälle (Abb. 7) ist bedingt durch die Sandtoleranz der Trockenrasenarten und durch die Fähigkeit der genannten Dünenarten, einen gewissen Deckungsgrad der Vegetation zu ertragen. Ähnliche Übergangsbiotope fehlen den typischen Strandwallnehrungen der Ostseeküste durch den Fortfall der Dünenformation. An manchen Orten ist die Trockenrasenzone durch eine Heide ersetzt. Ihre Untersuchung steht noch aus.

Der allmähliche Geländeabfall von der Düne über den Trockenrasen bis zur Salzwiese bedingt eine graduelle Zunahme der Bodenfeuchtigkeit und einen Übergang der Trockenrasen-Assoziation in die Lebensgemeinschaft der Salzwiese (Königshafen auf Sylt, Westküste von Eiderstedt, Abb. 1). In den oberen zur Salzwiese abfallenden Teilen des Trockenrasens tritt die Salzwiesenart *Lycosa pubeckensis* F. Cambr. gemeinsam mit den Trockenrasenarten *Lycosa monticola* Clerck., *Xerolycosa miniata* C. L. Koch und *Tarentula cursor* Hahn auf. Trotz sukzessiver Zunahme der Bodenfeuchtigkeit bei langsam abfallendem Gelände erreichen die auf Bodentrockenheit angewiesenen Trockenrasenarten bei einer bestimmten Bodenfeuchtigkeit eine scharfe Grenze, in einem Gebiet, das bereits floristisch den oberen Teilen der Salzwiese nahesteht (part. *Armerietum maritimae*) und es besteht kein Artengefälle (Abb. 7). Die scharfe Grenze ist durch die übereinstimmende enge ökologische Valenz aller Trockenrasenarten gegen Bodenfeuchtigkeit bestimmt. Das einseitige antagonistische Artengefälle von der Salzwiese ist durch die einzige euryhygre Art *Lycosa purbeckensis* (vgl. KNÜLLE 1951) der Salzwiesen-Lebensgemeinschaft verursacht. TISCHLER (1950) stellt ein ähnliches ökologisches Verhalten zwischen Waldrand und Wiese fest. Wenige Wiesentiere erreichen den Waldsaum, während Waldtiere weiter auf die Wiese vordringen. In den mittleren zur Salzwiese abfallenden Teilen treten die Trockenrasenarten nicht mehr auf und *Lycosa purbeckensis* besiedelt als einzige Art mit hoher Individuenabundanz diese Zone (Abb. 7, Kersten-Rimmling im Königshafen auf Sylt). Für die restlichen hygrobionten Salzwiesenarten ist die erforderliche hohe Bodenfeuchtigkeit in dieser Zone noch nicht gegeben. Sie treten, wie auch in allen anderen Salzwiesen der Nord- und Ostseeküste, weiter unten unvermittelt im Bereich der gelegentlich überfluteten Salzwiese (*Juncetum gerardi*, *Puccinellietum maritimae*) auf. Die Trockenrasenarten treten in den oberen Teilen der Salzwiese (*Armerietum maritimae*) nur dann auf, wenn diese rückwärtig in eine Trockenzone übergeht. Sie zeigen im *Armerietum* eine allochtope Verbreitung und können ihren Artenbestand nur durch Einstrahlung aus dem benachbarten Lebensraum halten. Isolierte *Armerietum*-Bestände sind unbesiedelt (Deiche auf Nordstrand, Dithmarschen, Föhr, Vorland bei Büsum).

Der durch die Hakenstruktur bedingte hohe Feuchtigkeitsunterschied zwischen Salzwiese und Trockenrasen verursacht an den Strandwallnehrungen der Ostsee eine scharfe Abgrenzung beider Lebensgemeinschaften gegeneinander (Abb. 7). Oft geht die Salzwiese rückwärtig ohne Zwischenschaltung eines Trockenrasens in eine Düne über. An solchen Orten (Hörnnum-Haken der Insel Sylt, List auf Sylt) treten *Arctosa perita*, *Thanatus striatus* und bei Vorhandensein von Krautschichten auch *Tibellus maritimus* regelmäßig in der sandbeeinflussten Salzwiese auf.

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen verbreiteten Übergangsbiotopen treten Mischbiotope selten auf, z. B. schiebt sich an der Westküste von Eiderstedt zwischen Düne und Salzwiese eine von Gräben durchzogene, nur bei winterlichen Hochfluten überspülte Vorlandsheide ein. Sie ist durch charakteristische Asso-



ziations-Fragmente aus der typischen Heide, Süßwiese, Süßwasserröhricht (an Gräben) und Düne ausgezeichnet (KNÜLLE 1951).

Die Salzwiesen der Sandriffnehrung der Nordsee unterscheiden sich mit Ausnahme der Westküste von Eiderstedt, wo durch die auf Sandboden stattfindende Verlandung Struktur und Artenbestand des Lebensraumes den Ostsee-Salzwiesen ähneln, grundsätzlich von diesen. Die durch Verlandung auf ebenem Schlickboden auftretenden Pflanzenformationen (*Puccinellietum maritimae*) entsprechen in ihrer Höhenlage der Andelzone der Sandbodenverlandung. Im Gegensatz zu dieser (Verlandung auf unebenem Sandboden), fehlen den Schlicksalzwiesen Niveauunterschiede und alle höher gelegenen Pflanzenformationen und Lebensbezirke. Die Schlicksalzwiesen sind nur von den Assoziationsfragmenten der Salzwiese *Lycosa punbeckensis* und *Erigone longipalpis* besiedelt<sup>1</sup>. Diese Fragmentgesellschaft erreicht eine große räumliche Ausdehnung, im Gegensatz zum Sandboden, bei dem durch einen schnellen Bodenanstieg die gleiche Zone nur schmal ist und daher bald von höheren Zonen der Salzwiese (*Juncetum gerardi*, *Festucetum rubrae litoralis*) mit ihren Besiedlungen abgelöst wird (KNÜLLE 1951).

Auch die Sandriffnehrung strebt dem Klimaxstadium der Verlandungsnehrung zu (Niederlande).

#### Z u s a m m e n f a s s u n g

1. Die zeitliche Konstanz der thalassischen Lebensgemeinschaften oder ihr gesetzmäßiger und richtungsbestimmter Übergang in eine andere Assoziation (Biosukzession) ist primär von lebensraumerhaltenden oder lebensraumverändernden geologischen Faktoren abhängig (Geosukzession). Es besteht ein ökodynamisches Gefüge von der geostrukturellen über die phytostrukturelle Eigenart des Lebensraumes zu den tierischen Lebensgemeinschaften.
2. Die Entwicklungsrichtung einer Lebensgemeinschaft ist durch lokale oder regionale Kopplung morphogenetisch korrelierter Lebensräume bestimmt.
3. Die ökologische Art der zwischen zwei Lebensräumen und ihren Lebensgemeinschaften vermittelnden Übergangsgebiete ist durch nebeneinander auftretende oder sich gegenseitig ausschließende Lebensräume geologisch festgelegt.

#### L i t e r a t u r v e r z e i c h n i s

- v. BOCHMANN, G., 1942: Die Spinnenfauna der Strandhaferdünen an den deutschen Küsten. — Kieler Meeresforsch. 4.  
BRISTOWE, W. S., 1939: The Comity of Spiders. — Ray Society 126. London.  
GESSNER, F., 1931: Ökologische Untersuchungen an Salzwiesen. — Mitt. Natw. Ver. Neuorp. und Rügen 57.  
GRIPP, K., 1944: Entstehung und künftige Entwicklung der Deutschen Bucht. — Arch. dtsh. Seewarte u. Marineobservat. 63.  
KNÜLLE, W., 1952: Die Bedeutung natürlicher Faktorengelälle für tierökologische Untersuchungen demonstriert an der Verbreitung der Spinnen. — Verhandlg. Dtsch. Zoologen Wilhelmshaven 1951 (Zool. Anz. 16 Suppl.).  
KNÜLLE, W., 1951: Zur Ökologie der Spinnen an Ufern und Küsten (im Druck).  
LEICK, E. u. PROPP, G., 1931: Bodentemperatur und Pflanzenwuchs in ihren wechselseitigen Beziehungen auf der Insel Hiddensee. — Mitt. Natw. Ver. Neuorp. u. Rügen 58.  
REMANE, A., 1940: Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. — Tierwelt der Nord- und Ostsee 1.  
TISCHLER, W., 1950: Vergleichend-biozönotische Untersuchungen an Waldrand und Feldhecke. — Zool. Anz. (Klattfestschrift).  
TISCHLER, W., 1951: Zur Synthese Biozönotischer Forschung. — Acta Biotheor. 9.

<sup>1</sup>) Nur sie erreichen hohe Präsenz und Individuenabundanz.