

## KLIWAS Schriftenreihe KLIWAS-26/2014

KLIWAS-Projekt 3.09

Analyse abiotischer und biotischer Treiber  
der Röhrchententwicklung im tidebeeinflussten  
Bereich der Elbe

Entwicklung und Parametrisierung eines  
mechanistischen Wachstumsmodells

Koblenz, im Dezember 2014



KLIWAS



Foto: Jana Carus

## KLIWAS Schriftenreihe KLIWAS-26/2014

Abschlussbericht  
KLIWAS-Projekt 3.09

Analyse abiotischer und biotischer Treiber  
der Röhrichtentwicklung im tidebeeinflussten  
Bereich der Elbe  
Entwicklung und Parametrisierung eines  
mechanistischen Wachstumsmodells

Autoren:

Jana Carus,  
Boris Schröder



*Zitiervorschlag:*

CARUS, J., SCHRÖDER, B. (2014): Analyse abiotischer und biotischer Treiber der Röhrichtentwicklung im tidebeeinflussten Bereich der Elbe - Entwicklung und Parametrisierung eines mechanistischen Wachstumsmodells. Abschlussbericht. KLIWAS-Schriftenreihe 26/2014. BfG (Hrsg.), Koblenz. DOI: 10.5675/KLIWAS\_26\_2014\_Roehrichtwachstum  
URL: [http://dx.doi.org/10.5675/KLIWAS\\_26\\_2014\\_Roehrichtwachstum](http://dx.doi.org/10.5675/KLIWAS_26_2014_Roehrichtwachstum)



Seite

Kapitel

## Inhaltsverzeichnis

01		<b>ZUSAMMENFASSUNG</b>
03	1	<b>EINLEITUNG</b>
04	1.1	<b>VEGETATION</b>
04	1.1.1	LONGITUDINALE ZONIERUNG
05	1.1.2	VERTIKALE ZONIERUNG
06	1.1.3	PFLANZENARTEN
09	1.1.4	KLONALES WACHSTUM
10	1.2	<b>STANDORTFAKTOREN</b>
12	1.3	<b>METHODISCHE LÖSUNGSANSÄTZE UND FORSCHUNGSFRAGEN</b>
15	2	<b>METHODEN</b>
15	2.1	<b>FELDMETHODEN</b>
15	2.1.1	WAHL DER UNTERSUCHUNGSGBIETE
16	2.1.2	AUFNAHMEDESIGN
18	2.1.3	MESSUNG DER BIOTISCHEN PARAMETER
20	2.1.4	MESSUNG DER ABIOTISCHEN PARAMETER
25	2.2	<b>DATENANALYSE</b>
25	2.2.1	ZWEIFAKTORIELLE ANOVA
26	2.2.2	MANN-WHITNEY U-TEST
26	2.2.3	BERECHNUNG DES ABSTANDS ZUM MITTLEREN TIDE- HOCHWASSER MIT GIS
26	2.3	<b>MODELLIERUNG</b>
26	2.3.1	MODELLSTRUKTUR
27	2.3.2	STANDORTFAKTOREN
29	2.3.3	TRANSFERFUNKTIONEN UND HABITATQUALITÄT
32	2.3.4	VEGETATIONSDYNAMIK
35	2.3.5	RAUMZEITLICHE SKALA
36	2.3.6	ANFANGSBEDINGUNGEN
36	2.3.7	MUSTER DER RAUM-ZEITLICHEN VEGETATIONSDYNAMIK

Seite

Kapitel

## Inhaltsverzeichnis

37	2.3.8	MODELLANALYSE
39	2.3.9	EINFLUSS DER HABITATFAKTOREN AUF MUSTER DER RAUM-ZEITLICHEN VEGETATIONSDYNAMIK
41	3	<b>ERGEBNISSE</b>
41	3.1	<b>BEZIEHUNG ZWISCHEN PFLANZENHÖHE UND PFLANZENMASSE</b>
43	3.2	<b>DER EINFLUSS DER GEMESSENE STANDORTFAKTOREN AUF DIE BIOMASSEPRODUKTION</b>
46	3.2.1	EINFLUSS VERTIKALER STANDORTGRADIENTEN AUF DIE BIOMASSEPRODUKTION DER RÖHRICHTE
49	3.2.2	GEGENSEITIGE BEEINFLUSSUNG VON VEGETATION UND STRÖMUNGSGESCHWINDIGKEIT IM <i>BOLBOSCHOENUS MARITIMUS</i> -GÜRTEL
54	3.3	<b>MUSTER DER RAUM-ZEITLICHEN VEGETATIONSDYNAMIK</b>
58	3.4	<b>MODELLIERUNG DER STANDORTFAKTOREN</b>
58	3.4.1	ÜBERFLUTUNGSHÖHE UND ÜBERFLUTUNGSDAUER
60	3.4.2	STRÖMUNGSGESCHWINDIGKEIT
60	3.4.3	ÄNDERUNG DER GELÄNDEHÖHE
61	3.4.4	SALINITÄT DES BODENWASSERS
61	3.5	<b>TRANSFERFUNKTIONEN UND HABITATQUALITÄT</b>
61	3.5.1	EFFEKTFUNKTION
61	3.5.2	ANTWORTFUNKTIONEN
64	3.6	<b>MODELLANALYSE</b>
64	3.6.1	VORANALYSEN
64	3.6.2	MODELL PARAMETRISIERUNG (KALIBRIERUNG)
65	3.6.3	MODELLGÜTE
69	3.6.4	MODELLÜBERTRAGBARKEIT
73	3.7	<b>EINFLUSS DER HABITATFAKTOREN AUF MUSTER DER RAUM-ZEITLICHEN VEGETATIONSDYNAMIK</b>

Seite

Kapitel

## Inhaltsverzeichnis

<b>75</b>	<b>4</b>	<b>DISKUSSION</b>
<b>75</b>	<b>4.1</b>	<b>EINFLUSS DER STRESSGRADIENTEN AUF DAS WACHSTUM UND DIE VITALITÄT DER RÖHRICHTE</b>
<b>77</b>	<b>4.2</b>	<b>EINFLUSS DER WACHSTUMSPROZESSE AUF DIE RÄUMLICHEN MUSTER DER RÖHRICHTVEGETATION</b>
<b>78</b>	<b>4.3</b>	<b>EINFLUSS DES HYDRODYNAMISCHE GEZEITENREGIMES AUF DIE VERBREITUNG, DIE AUSBREITUNG UND DAS WACHSTUM DER RÖHRICHTE</b>
<b>78</b>	<b>4.4</b>	<b>MODELLIERUNG</b>
<b>78</b>	4.4.1	MUSTER DER RAUM-ZEITLICHEN VEGETATIONSDYNAMIK
<b>79</b>	4.4.2	MODELLIERUNG DER STANDORTFAKTOREN
<b>79</b>	4.4.3	TRANSFERFUNKTIONEN UND HABITATQUALITÄT
<b>80</b>	4.4.4	MODELLANALYSE
<b>81</b>	4.4.5	EINFLUSS DER HABITATFAKTOREN AUF MUSTER DER RAUM-ZEITLICHEN VEGETATIONSDYNAMIK
<b>83</b>	<b>5</b>	<b>KERNAUSSAGEN UND FAZIT</b>
<b>85</b>	<b>6</b>	<b>DANKSAGUNG</b>
<b>87</b>	<b>7</b>	<b>LITERATUR</b>



## Zusammenfassung

Die natürliche Ufervegetation an gezeitenbeeinflussten Gewässern liefert wichtige Ökosystemfunktionen und -dienstleistungen. Durch die globale Erwärmung können die Dynamik der Ufer- und Vorlandvegetation beeinflusst und die Röhrichtgürtel verschmälert oder fragmentiert werden. Ob und inwieweit es zu Änderungen der Vegetation und ihrer Funktionsfähigkeit kommen wird, ist aufgrund der hohen Dynamik des Systems und einer Änderung der maßgeblichen Prozesse schwer vorherzusagen. Um ein besseres Verständnis für die kausalen Wirkungszusammenhänge zwischen der Vegetation und dem hydrodynamischen Gezeitenregime zu entwickeln, wurde die Ausbreitung, das Wachstum und die Vitalität zweier Röhrichtarten (Meer-Strandsimse *Bolboschoenus maritimus* und Schilf *Phragmites australis*) in zwei Untersuchungsgebieten entlang der Elbe untersucht. Darüber hinaus haben wir Temperatur, Lichtintensität, Strömungsgeschwindigkeit in und außerhalb der Vegetation, Überflutungshöhe, -dauer und -häufigkeit sowie den Salzgehalt des Bodenwassers gemessen. Aus den Geländedaten wurden mit Hilfe statistischer Analysen Beziehungen und mögliche Rückkopplungen zwischen Vegetation und den abiotischen Standortfaktoren ermittelt. Die Kopplung von hydrodynamischer und mechanistischer Vegetationsmodellierung bot die Möglichkeit herauszufinden, welche Prozesse die räumlichen Muster der Röhrichtvegetation erklären und Informationen über die kausalen Wirkungszusammenhänge der Vegetationszonierung und -dynamik im Vorland zu erhalten. Die Sensitivitätsanalyse der Modellparameter zeigte, dass der wichtigste Wachstumsprozess für die Ausbreitung der beiden klonalen Pflanzenarten das Wachstum der Rhizome ist. Die Modellergebnisse zeigen, dass das Vorkommen der beiden Arten stark vom hydrodynamischen Gezeitenregime (d. h. Strömungsgeschwindigkeit, Überflutungshöhe und -dauer) abhängt. Von diesen Faktoren beeinflusst die Strömungsgeschwindigkeit beide Arten am stärksten. Die sehr guten Ergebnisse der Modellvalidierung erlauben eine Verknüpfung des Vegetationsmodells mit Szenarien für die Entwicklung der hydrologischen und klimatischen Bedingungen und damit die Berechnung der Verteilung sowie der unter- und oberirdischen Biomasse der zwei Zielarten unter veränderten Standortbedingungen. Hierdurch können Aussagen über Veränderungen der Dynamik, Struktur und Vitalität der Vorlandvegetation getroffen und Bereiche identifiziert werden, die besonders empfindlich auf vorhergesagte zukünftige Klimaentwicklungen oder geplante Maßnahmen reagieren könnten.



# 1 Einleitung

Das Elbeästuar ist mit einer Länge von ungefähr 150 km das längste Ästuar der deutschen Küste. Vom Wehr in Geesthacht (Strom-km 586) bis zur Mündung in Cuxhaven (Strom-km 727) wird die Elbe von der Tide beeinflusst. In diesem Tideelbe genannten Abschnitt werden die Uferbereiche in regelmäßigen Abständen sowohl von dem bei Flut in die Elbmündung einströmenden Wasser überflutet, als auch infolge des bei Ebbe in Richtung Meer ausströmenden Wassers trockengelegt. Die Tideelbe besitzt eine wichtige ökologische und wasserwirtschaftliche Bedeutung. Sie ist seit langem eine viel befahrene Wasserstraße für Gütertransporte, so dass anthropogene Einflüsse die Tidedynamik schon in der Vergangenheit verändert haben (Fickert & Strotmann 2007). Durch vielfache Fahrrinnenbegradigungen und -vertiefungen wirken veränderte Strömungsbedingungen und Sedimentverlagerungen auf die Ufer (Wolf 1988). Außerdem nimmt die Fähigkeit des Elbeästuars, die Flutwelle abzdämpfen, ab, da die Eigenschaften eines naturnahen Ästuars mit seinem vielfältigen, breiten und sich ständig verändernden Strombett immer weiter verloren gehen (Dücker et al. 2006). Die wasserbaulichen Maßnahmen haben so zu einer Vergrößerung des Tidenhubs und zu einer Verschiebung der Salinitätszonen stromaufwärts geführt (Fickert und Strotmann 2007).

Die Röhrichtbestände der Ufervegetation der Tideelbe liefern wichtige Ökosystemfunktionen und -dienstleistungen; sie dienen als Lebensraum, filtern feste und gelöste Stoffe aus dem Wasser und stellen einen Erosionsschutz für die Flussufer dar (Mitch & Gosselink 2000, Ostendorp 1989). Wie in vielen anderen Flüssen gefährdet neben Wasserbau und Wasserwirtschaft auch die Landwirtschaft die Struktur, Artenzusammensetzung und Funktionalität der Marschvegetation. Die globale Erwärmung könnte zusätzliche Risiken, wie zum Beispiel eine Änderung des Wasserspiegels, eine noch stärkere Vergrößerung des Tidenhubs und eine daraus resultierende weitere Verschiebung der Salinitätszonen beinhalten (Engels & Jensen 2010). Hierdurch kann die Dynamik der Ufer- und Vorlandvegetation beeinflusst und die Röhrichtgürtel können verschmälert oder fragmentiert werden. Durch anthropogene Einwirkungen reduzieren sich die Röhrichtbestände schon seit Mitte des letzten Jahrhunderts (Preisinger 2005, Fickert & Strothmann 2007). Vereinzelt kam es aber auch zu Zunahmen der Röhrichtflächen im Deichvorland (BfG 2004). Ursache hierfür könnten eine verstärkte Sedimentation, Nutzungsänderungen und die Ausbildung strö-

mungsberuhigter Bereiche in den Elbenebenarmen sein. Die Verschiebungen, Verluste und Zunahmen der Röhrichtvegetation können nicht einzelnen abiotischen oder biotischen Faktoren zugeordnet werden. Um die generellen Muster von Vegetationsausbreitung und -rückgang zu verstehen und Prognosen über Veränderungen zu ermöglichen, ist es deshalb notwendig, die zugrundeliegenden Prozesse zu quantifizieren und somit das Systemverständnis zu verbessern.

## 1.1 Vegetation

Die tidebeeinflusste Elbe ist durch longitudinale und vertikale abiotische Gradienten charakterisiert. Aufgrund von Unterschieden der Pflanzenarten in ihrer Stresstoleranz und Konkurrenzstärke und durch unterschiedliche Kombinationen der lokalen Standortfaktoren kommt es zu einer charakteristischen Vegetationszonierung. Longitudinal wird diese Zonierung anhand der mittleren Salinität des Wasserkörpers definiert (Jensen 2007, Scholle et al. 2006, Wolf 1988). Die vertikale Zonierung, die sich in allen Marschtypen wiederfinden lässt, ist dagegen abhängig von der Dauer, Häufigkeit und Höhe der Überflutung (Jensen 2007) sowie der Wasserbewegung, der Bodenbeschaffenheit und dem Beweidungsdruck (Härdtle & Vestergaard 1996).

### 1.1.1 Longitudinale Zonierung

Die in den verschiedenen Salinitätszonen auftretenden Arten der Elbufervegetation sind in ihrer Verbreitung durch ihre physiologische Nische begrenzt (Adams 1963, Cooper 1982). Flussaufwärts sinkt der Salzgehalt (Odum 1988), was mit einer Zunahme des Artenspektrums einhergeht (Engels & Jensen 2009, Wolf 1988). Die salztoleranteste Art an der Unterelbe ist die Meer-Strandsimse *Bolboschoenus maritimus*, die noch am weitesten in Richtung Elbmündung zu finden ist (Wolf 1988) und deren Bestände sich in der Regel die komplette Unterelbe entlang ziehen. Typischerweise folgt diesem vorgelagerten Strandsimsengürtel eine natürliche Monokultur aus Schilf. Mit sinkendem Salzgehalt schließen sich Arten wie z. B. die Brunnenkresse (*Nasturtium officinale*), die Stromschmiele (*Deschampsia wibelliana*) u. a., bis hin zu Glykophyten wie z. B. die Teichsimse (*Schoenoplectus lacustris s. str*) dem Artenspektrum an. Abhängig vom Salzgehalt des Bodens am Ufer und der sich daran angepassten ausbildenden Vegetationszusammensetzung unterscheidet man zwischen Salz-, Brack- und Süßwassermarschen. An der Tideelbe findet man von Cuxhaven bis Neufeld Salzmar-

schen vor, daran angrenzend bis Glückstadt Brackmarschen und schließlich Süßwassermarschen flussaufwärts bis Geesthacht.

### 1.1.2 Vertikale Zonierung

Zusätzlich zur longitudinalen Zonierung entlang des Flussverlaufs haben auch vertikale Gradienten (landeinwärts) Auswirkungen auf die Pflanzenbestände. An der Unterelbe findet sich die typische vertikale Vegetationsstruktur, wie sie von Wolf (1988) beschrieben wird. Schwimmblattpflanzen und untergetauchte Pflanzen fehlen hier komplett, so dass die Vegetation der Makrophyten erst ab 1,50 m bis 2 m unter dem mittleren Tidehochwasser (MThw) beginnt. Die ersten Pflanzen, die in dieser Tiefe vorkommen und längeren Überflutungen trotzen können, sind *Schoenoplectus*-Arten. Ihre



**Abbildung 1 Typische Vegetationszonierung entlang der Tideelbe: Meer-Strandsimse in der Pionierzone und Schilf in der unteren und mittleren Marsch.**

Standorte sind aufgrund der Deichbaumaßnahmen jedoch stark dezimiert (Giersch 2002). In Richtung MThw treten die röhrichtbildenden Arten *Bolboschoenus maritimus* (Meer-Strandsimse), *Phragmites australis* (Schilf), *Phalaris arundinacea* (Rohr-Glanzgras), *Typha angustifolia* (Schmalblättriger Rohrkolben), *Typha latifolia* (Breitblättriger Rohrkolben) und *Glyceria maxima* (Wasserschwaden) auf. Ab einer bestimmten Höhe bilden diese Arten geschlossene Röhrichtgürtel, in denen meist je eine Art dominiert. In der typischen Vegetationsstruktur aus vorgelagertem Meer-Strandsimsengürtel (*Bolboschoenus maritimus*) und anschließendem Schilfgürtel (*Phragmites australis*) (Abbildung 1), können auch die anderen oben genannten Arten vereinzelt vorkommen (Wolf 1988).

Odum (1988) untergliedert die Marschen der Unterelbe in drei Zonen: Die Pionierzone, untere Marsch und obere Marsch. Nach Raabe (1986) werden diese Zonen nach der Überflutungshäufigkeit definiert. Danach wird die Pionierzone zweimal täglich, die untere Marsch im Frühjahr zweimal monatlich und die obere Marsch nur bei Sturmfluten überflutet (Bockelmann & Neuhaus 1999). Im Brackwasserbereich der Unterelbe liegt die Grenze zwischen der von *Bolboschoenus maritimus* dominierten Pionierzone und der Unteren Marsch (vorherrschende Art ist hier *Phragmites australis*) bei ca. einem halben Meter unter MThw (Jensen 2007).

### 1.1.3 Pflanzenarten

Im Mittelpunkt dieser Arbeit stehen die Röhrichtarten Meer-Strandsimse (*Bolboschoenus maritimus*) und Schilf (*Phragmites australis*). Sie bilden an Uferbereichen brackwasserbeeinflusster Fließgewässer die sogenannten Brackwasserröhrichtgesellschaften (Drachenfels 2004). Für die Entwicklung solch einer Pflanzengesellschaft müssen bestimmte Bedingungen gegeben sein. Dazu gehören ein nährstoffreicher Boden, ein gewisser Wassergehalt des Bodens und ein Flachufer (Wiegleb 1979). Trotz ihrer Artenarmut ist die Biomasseproduktion bezogen auf natürliche Pflanzengesellschaften sehr hoch (Grosser et al. 1997). Beide Arten kommen weltweit vor und besiedeln die Uferbereiche von stehenden und fließenden Gewässern – so auch die brackwasserbeeinflussten Standorte des Flussästuars der Elbe. In tidebeeinflussten Gebieten von Flüssen koexistieren sie oft. Sie spielen eine wichtige ökologische Rolle für Gewässer, da sie ihre Selbstreinigungskraft verstärken (Wolf 1988). Daneben bieten sie vielen Arten wie manchen Vögeln, Fischen und Insekten wertvolles Habitat (Ostendorp 1989). Des Weiteren fungieren sie durch ihre feste Verwurzelung im Boden als Erosionsschutz gegenüber ständigem Wellengang und starken Strömungen (Schwoerbel 1999). Aufgrund des ständigen Eindringens von Wasser in die Bestände und deren umliegenden Flächen findet die Ausbreitung zum größten Teil vegetativ über Rhizome statt (Bartley & Spence 1987).

#### Meer-Strandsimse (*Bolboschoenus maritimus*)

Die Art *Bolboschoenus maritimus* (L.) PALLA l.s., Meer-Strandsimse aus der Gattung der *Bolboschoenus* (Strandsimsen), gehört zur Familie der Cyperaceae (Riedgrasgewächse). Es handelt sich um eine sommergrüne, ausdauernde Pflanze mit kriechendem, stark verzweigtem Wurzelsystem (Hroudová et al. 2007). Die Gewöhnliche Strandsimse kann eine Höhe von 30-120 cm erreichen, teilweise auch 150 cm. Ihr Stängel ist dreikantig

(Rothmaler 2005) und wechselständig beblättert; die Blätter sind linealisch, Blattrand und Mittelnerv sind rau. Die Strandsimse blüht zwischen Juni und August und ihre Blüten sind gedrängt, kopfig oder aus gestielten Köpfen zusammengesetzt (Rothmaler 2005). *Bolboschoenus maritimus* kann innerhalb einer Vegetationsperiode viele Rhizome, Knollen und Wurzeln ausbilden und breitet sich vegetativ sehr schnell aus (Dykyjová 1986). Am Ende jeder Wachstumsperiode sterben die oberirdischen Pflanzenteile vollständig ab (Lillebø et al. 2003), und nur die unterirdischen Überdauerungsorgane überleben (Charpentier & Stuefer 1999). Nach Rothmaler (2005) kommt die Strandsimse hauptsächlich in Salz- und Brackwasser und nur vereinzelt im Süßwasser vor. Krüger & Kirst (1991) beschreiben die Gewöhnlichen Strandsimse als einen fakultativen Halophyten, deren physiologisches und ökologisches Optimum nicht identisch sind. Bei erhöhten Salinitätswerten sind Wachstum (Hootsmans & Wiegman 1998) und Ausbreitung reduziert. Bei einer zu hohen Salinität im Boden kann sich keine Strandsimsenpopulation etablieren (Lieffers & Shay 1982a, b). Auf oligohalinen Standorten ist die Meer-Strandsimse im Vergleich deutlich vitaler (Krüger & Kirst 1991). Die Art kommt an Ufern von brackigen Gewässern und in tidebeeinflussten Bereichen größerer Flüsse vor. Sie kann bis zu einer Tiefe von 1,20 m unter MThw gedeihen (Ellenberg 1996). Gegenüber mechanischem Stress ist die Meer-Strandsimse resistenter als das Schilf, da sie durch ihre dreikantige Stängelmorphologie eine geringere Angriffsfläche bietet (Kötter 1961). Somit ist die Strandsimse die charakteristische Art der Pionierzone einer Brackwassermarsch an der Tideelbe.

#### Schilf (*Phragmites australis*)

*Phragmites australis* (CAV.) STEUD., Gewöhnliches Schilf, gehört zur Gattung der *Phragmites* (Schilf); in der Familie der Poaceae (Süßgräser) steht sie in der Ordnung der Poales (Süßgrasartigen). Das Schilfrohr kann eine Höhe von bis zu 4 m erreichen. Der Stängel von *Phragmites australis* ist hohl und wird durch mehrere Nodien in Internodien untergliedert. Die Blätter sind lanzettlich und von blaugrüner Färbung. Das Blatthütchen (Ligula) ist durch einen Haarkranz ersetzt (Rothmaler 2005), was ein Hauptunterscheidungsmerkmal des Schilfrohrs zum Rohrglanzgras (*Phalaris arundinacea*) darstellt. *Phragmites australis*, dessen Rispe 30-50 cm lang werden kann, blüht zwischen Juni und September. Jede Blüte bildet zwischen 20.000 und 50.000 Samen, deren Mehrheit nicht keimfähig ist (Grosser et al. 1997). Außerdem reagieren die Samenkeimlinge sehr empfindlich auf Überschwemmungen, weshalb die meisten Keimlinge schon zu Beginn

der Wachstumsphase absterben (Holsten et al. 2011). Die Vermehrung findet deshalb hauptsächlich vegetativ über Rhizome und/ oder Legehalme statt (Rodewald-Rudescu 1958). Das Schilf ist ein Wurzelkriech- und Verlandungspionier, dessen Rhizom sehr konkurrenzstark ist und den Boden so stark versiegelt, dass nahezu Reinbestände entstehen (Kurz & Küver 1991). Bei milden Temperaturen wachsen und erneuern sich die Rhizomabschnitte auch im Herbst und Winter ständig (Rodewald-Rudescu 1958). Sie werden am Ende einer Wachstumsperiode mit den Nährstoffen der absterbenden Stängel- und Blattteile versorgt. Während der Kälteperiode im Winter nutzen die unterirdischen Pflanzenorgane die Althalme als Belüftungssystem (Holsten et al. 2011). Gesunde Bestände können Wurzeln bis in eine Tiefe von 1,2 m und teilweise sogar bis zwei Metern in die Tiefe ausbilden (Holsten et al. 2011). Unter normalen Witterungsbedingungen beginnt die Vegetationsperiode der oberirdischen Biomasse im europäischen Raum im April (Grosser et al. 1997). Um möglichst schnell photosynthetisch aktiv werden zu können, ist das Wachstum am Anfang der Vegetationsperiode am stärksten. Nach vier bis fünf Monaten ist die standorttypische Höhe erreicht (Grosser et al. 1997). Ellenberg (1996) bezeichnet Schilf als eine „nicht salzertragende“ Pflanze. Es wächst sowohl auf Schlick wie auch auf Sand (Heinrich & Mühlner 1981) und hat damit keine ausgeprägten Bodenansprüche. Es meidet jedoch nach Schnell (1988) stark verdichtete, felsige und nährstoffarme Böden. Die Halme des Schilfes sind einjährig, während das Rhizom drei bis zehn Jahre überdauern kann. Die jährliche wasserseitige Ausbreitung der Schilffront hängt von den Pegelständen ab. In Niedrigwasserjahren, Jahren mit relativ niedrigem höchstem Wasserstand im Frühjahr, kann sich das Schilf stärker ausbreiten als in Jahren mit höheren Wasserständen. Die Geschwindigkeit des Vordringens wird zusätzlich durch das Ausmaß der mechanischen Belastung gesteuert (Ostendorp 1989, Krummscheid-Plankert & Schöllhorn 1993), da Schilf an ruhiges Wasser gebunden ist. *Phragmites australis* zeigt sich relativ tolerant gegenüber schwankenden Wasserständen (Deegan et al. 2006), ist aber nur bis zu 0,8 m unter mittlerem Tidehochwasser lebensfähig (Claus et al. 1992), weil es täglich Phasen von mehreren Stunden benötigt, in denen das Wasser nicht bis in die Bestände reicht (Ellenberg 1996). Aus diesem Grund können sich Arten ansiedeln, die einer längeren Überflutungsdauer standhalten wie z. B. die Meerstrandsimse, die dem Schilf vorgelagert ist.

### 1.1.4 Klonales Wachstum

Die beiden oben beschriebenen Pflanzenarten breiten sich vor allem vegetativ durch das Wachstum der Rhizome aus (Abbildung 2), was bedeutet, dass



**Abbildung 2 Rhizome und Wurzel von Meer-Strandsimse (links) und Schilf (rechts).**

Änderungen in der Abundanz und Verteilung hauptsächlich durch das Muster des klonalen Wachstums bestimmt werden (De Kroon & Visser 2003).

Wichtige Faktoren des klonalen Wachstums sind:

#### Adaptive/morphologische Plastizität

Die klonale Vermehrung ermöglicht den Röhrichtarten, durch morphologische Plastizität auf Habitatbedingungen zu „reagieren“. Es ist der Pflanze so möglich, die Rametendichte in günstigeren Habitatpatches einer heterogenen Umwelt zu erhöhen (De Kroon & Hutchings 1995). So reagieren z. B. manche Arten mit häufigerer Verzweigung auf gute und mit längeren Rhizomen auf schlechte Habitate.

#### Physiologische Integration

So genannte klonale oder physiologische Integration kann dazu führen, dass Teile einer Röhrichtpopulation an Orten mit an sich ungünstigen Habitatbedingungen z. B. aufgrund von Stress vorkommen (Amsberry 2000). Mit Hilfe klonaler Integration können diese Habitate besiedelt werden, indem Rameten, die physiologisch harsche Habitate kolonisieren, von Rameten in günstigeren Habitaten durch Nährstoffe und Wasser unterstützt werden (Amsberry 2000).

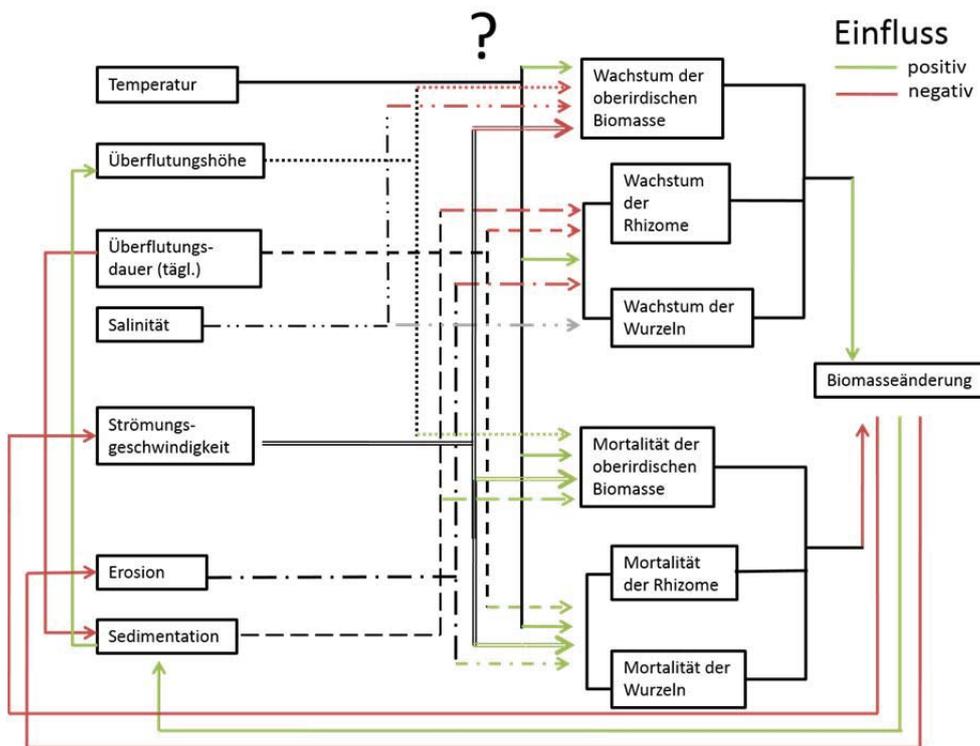
#### Genetische Variabilität

Ein Röhrichtbestand besteht meist aus mehreren Geneten, die sich in Hinsicht ihrer Toleranz gegenüber Umweltfaktoren unterscheiden. Eine hohe

genetische Variabilität in Röhrichtbeständen ermöglicht somit eine hohe Anpassungsfähigkeit an eine sich verändernde Umwelt.

## 1.2 Standortfaktoren

Wie schon in den Artbeschreibungen deutlich wird, beeinflusst eine Vielzahl abiotischer Standortfaktoren die Verbreitung und die Vitalität der Röhrichtarten. Da auch die Vegetation einen Einfluss auf verschiedene abiotische Faktoren hat, kommt es zu Wechselwirkungen. Das konzeptionelle Modell in Abbildung 3 zeigt vermutete Zusammenhänge auf; deren Stärke und teilweise Richtung bleibt jedoch unklar.



**Abbildung 3** Modellschema zur gegenseitigen Beeinflussung der wichtigsten Standortfaktoren und des Wachstums der beiden Röhrichtarten.

Die Ufervegetation, die in Flussnähe hauptsächlich aus einem geschlossenen Gürtel von Meer-Strandsimse landwärts gefolgt von Schilf besteht, wird stark von der vorherrschenden Salinität und dem Überflutungsregime beeinflusst (Jensen 2007). Mehrere Studien belegen, dass die Wassertiefe, in der eine Pflanze vorkommt, Auswirkungen auf die unterirdischen Organe hat, da – je nach Tiefe – Energie eher ins Wachstum oder eher in die Speicherung von Nährstoffen in den Überdauerungsorganen investiert wird (Coops et al. 1996, Karagatzides & Hutchinson 1991, Squires & Valks 1992). Nach Coops et al. (1996) nimmt die unterirdische Biomasse mit ansteigender

Wassertiefe ab. Der Abstand zum mittleren Tidehochwasser und die damit verbundene Überflutungsdauer sind ein für die Existenz beider Arten begrenzender Faktor, da diese die Verfügbarkeit von atmosphärischem Kohlenstoff (Cizková-Koncalová et al. 1992) und Sauerstoff (Yamasaki 1984) kontrollieren. Demnach bestimmt der vertikale Gradient der Wassertiefe die Ansiedlung von Pflanzengesellschaften (Spence 1982, Welling et al. 1988a, b). Eine Studie von Dykyjová (1986) besagt, dass sich die im flacheren Wasser wachsenden Individuen von *Bolboschoenus maritimus* morphologisch von denen in tieferen Standorten unterscheiden. Photosynthese kann von der Meer-Strandsimse nur oberhalb der Wasseroberfläche betrieben werden, wodurch im tieferen Wasser die Pflanzen sehr lang sind und nur wenige Blätter an der Spitze ausbilden. Im flacheren Wasser sind die Individuen kleiner, haben viele Blätter und bilden Blüten. Strandsimsen können sich bis zu einem relativen Abstand von 1,2 m und Schilf bis 0,8 m unterhalb des mittleren Tidehochwassers ansiedeln (Ellenberg 1996).

Die Bodenwassersalinität ist ein weiterer Stressfaktor für alle Marschpflanzen. Die Höhe des Salzgehalts im Boden bestimmt somit die Ansiedlung von Pflanzengesellschaften (Wolf 1988). Mit dem sinkenden Salzgehalt des Tidewassers stromaufwärts erhöht sich die durchschnittliche Biomasse der Meer-Strandsimse (Lillebø 2003). Lissner & Schierup (1997) stellten fest, dass ein Salzgehalt des Bodens von 0 - 5 ppt keinen Effekt auf die Produktivität von Schilf hat. Allerdings gibt es in der Literatur auch Widersprüche zur genauen Wirkung der Salinität auf das Wachstum der beiden hier untersuchten Pflanzenarten. Zum Beispiel zeigen Mauchamp & Mesleard (2001) in ihren Untersuchungen, dass eine erhöhte Salinität zur Abnahme des Verhältnisses von unterirdischer zu oberirdischer Biomasse führt, wohingegen Lissner et al. (1999) in ihrem Experiment das Gegenteil gefunden haben. Bei ihnen nahm die unterirdische Biomasse mit zunehmender Salinität zu, und die oberirdische Biomasse nahm ab oder blieb konstant.

Die Vegetation und die Strömungsgeschwindigkeit des Deichvorlandes beeinflussen sich gegenseitig (Leonard & Luther 1995, Nepf 1999). Die Geschwindigkeit, mit der das Wasser in die Vegetation eindringt, wird durch den Widerstand der Pflanzenstängel gebremst (Leonard & Luther 1995, Nepf 1999). Auf der anderen Seite stellt Wasserbewegung eine mechanische Belastung für die Pflanzen dar und kann somit sowohl einen Einfluss darauf haben, welche Art vorkommt (Hrivnák et al. 2012, Schneider-Binder 2011), als auch die Vitalität der Individuen beeinflussen. Nach Hellings und Gal-

lagher (1992) reagiert Schilf empfindlicher auf mechanische Belastungen als die Meer-Strandsimse.

Eine weitere wichtige Wechselwirkung findet im Marschvorland zwischen der Vegetation und der Erosion bzw. Sedimentation des Ufers statt (Coops 1996). Das Sediment wird durch Wurzeln und Rhizome stabilisiert und so vor Erosion geschützt (Thome 1990); die oberirdische Vegetation dient als Sedimentfalle und fördert so Ufersedimentation (Stumpf 1983, Yang 1999). Auf der anderen Seite wird die Vegetation negativ von der Erosion des Sediments beeinflusst.

### 1.3 Methodische Lösungsansätze und Forschungsfragen

Um ein besseres Verständnis für die kausalen Wirkungszusammenhänge zwischen der Vegetation und dem hydrodynamischen Gezeitenregime zu entwickeln, wurden das Wachstum und die Vitalität zweier Röhrichtarten (Meer-Strandsimse *Bolboschoenus maritimus* und Schilf *Phragmites australis*) in zwei Untersuchungsgebieten entlang der Elbe untersucht.

Im Vergleich zu Feldexperimenten kann die Umwelt in einem Modell manipuliert werden, um Umweltfaktoren zu kontrollieren, genügend Replikate durchzuführen und das Problem eines limitierten Zeitrahmens zu überwinden (Grimm et al. 2005). Hierdurch ist es nicht nur möglich, ein besseres Prozessverständnis zu erlangen, sondern auch Szenarien zu simulieren und neue Hypothesen zu generieren. Um genaue Ursache-Wirkungsbeziehungen bezüglich des Einflusses von veränderten Tidekennwerten auf die Röhrichtdynamik festzustellen, ist es notwendig, Prozesse in die Modellierung zu integrieren. Mechanistische Modelle haben sich als gutes Werkzeug erwiesen, die ökologischen Prozesse zu untersuchen, die den Verbreitungsmustern von Tier- und Pflanzenarten zugrunde liegen (Grimm 2005), da sie transiente Dynamiken erlauben und verschiedene Mechanismen, wie Ausbreitungslimitierung (Hovestadt & Poethke 2005, Schurr et al. 2007) oder biotische Interaktionen (e.g. Berger et al. 2004, Grimm et al., 2005) und Rückkopplungen (Rastetter et al. 2003) explizit berücksichtigen (Schröder 2008). Prozessbasierte Modelle sind besonders nützlich, wenn die Fragestellung ein Verständnis der zugrundeliegenden Prozesse erfordert, die für korrelative Habitatmodelle vorausgesetzten Bedingungen wie Gleichgewicht nicht eingehalten werden oder extrapolierte Vorhersagen (Klimawandel) getroffen werden sollen (Kearney & Porter 2009). Aus diesen Gründen wurde für die Modellierung der Röhrichtentwicklung die rasterbasierte räumlich explizite mechanistische Modellierung gewählt.

---

In dieser Arbeit beschäftigen wir uns mit den folgenden Forschungsfragen:

1. Inwiefern beeinflussen abiotische Stressgradienten das Wachstum und die Vitalität der zwei Röhrichtarten *Phragmites australis* und *Bolboschoenus maritimus* an der Tideelbe?
2. Welche Wachstumsprozesse erklären die räumlichen Muster der Röhrichtvegetation?
3. Wie beeinflusst das hydrodynamische Gezeitenregime die Verbreitung, die Ausbreitung und das Wachstum der zwei Tideröhrichtarten?

KLIWAS-Projekt 3.09

Universität Potsdam  
TU Braunschweig

Abiotische und  
biotische Treiber  
der Röhrichtentwicklung

Dezember 2014

Seite 13



## 2 Methoden

Zur Beantwortung der oben genannten Forschungsfragen wurde ein gekoppelter Ansatz gewählt. Eine intensive Feldkampagne diente zum einen der Ermittlung der Zusammenhänge zwischen Parametern der Marschvegetation und den vorherrschenden abiotischen Bedingungen, zum anderen der Parametrisierung und Validierung des mechanistischen Vegetationsmodells, das genutzt wird, um die Prozesse zu identifizieren und zu quantifizieren, welche die räumlichen Muster der Röhrichtvegetation erklären.

### 2.1 Feldmethoden

In der Vegetationsperiode 2012 wurden hierzu Geländeuntersuchungen auf zwei auf der niedersächsischen Seite der Elbe liegenden Untersuchungsflächen vorgenommen. Die Datenerhebung begann kurz nach Beginn des Vegetationswachstums am 14.04.2012 und erfolgte dann einmal im Monat bis zum Ende der Wachstumsperiode der oberirdischen Biomasse sowie ein weiteres Mal im November 2012 (Tabelle 1).

**Tabelle 1 Übersicht über die Messzeitpunkte im Jahr 2012**

Messzeitpunkt	Datum
1	14.04. - 17.04.
2	07.05. - 10.05.
3	04.06. - 07.06.
4	04.07. - 07.07.
5	24.07. - 02.08.
6	12.11. - 16.11.

#### 2.1.1 Wahl der Untersuchungsgebiete

Für die Wahl der Untersuchungsgebiete war von besonderer Wichtigkeit, dass sie sowohl eine naturraumtypische Vegetation, als auch Gradienten in den relevanten Standortparametern aufweisen. Des Weiteren ist es für die Untersuchung eines tidebeeinflussten Ökosystems von großer Bedeutung, dass der Tideeinfluss im vollen Maße gegeben und nicht durch z. B. Baumaßnahmen abgeschwächt ist. Aus diesen Kriterien ergab sich die Wahl der beiden Untersuchungsgebiete (Abbildung 4). Eine der Flächen liegt nördlich des Ortes Balje im Naturschutzgebiet „Außendeich Nordkehdingen“ (Stromkilometer 695-699, UG Nordkehdingen). Das zweite Untersuchungsgebiet befindet sich auf der Elbhalbinsel Krautsand, zwischen Wischhafen



**Abbildung 4 Räumliche Einordnung der Untersuchungsgebiete.**

und Drochtersen (Stromkilometer 672-676, UG Krautsand). In diesem Abschnitt führt die Elbe oligohalines Brackwasser mit einem Salzgehalt zwischen 0,5 und 5 ppt (Lucht 2011). Die typische Vegetation ist also in beiden Gebieten die einer Brackwassermarsch mit *Bolboschoenus maritimus* und *Phragmites australis*.

### 2.1.2 Aufnahmedesign

Für die Felduntersuchung war es wichtig, dass das Design der Probenahme zum einen ermöglicht, Gradienten in den Standortfaktoren zu erfassen, zum anderen aber auch einen Überblick über das Referenzgebiet liefert. Aus diesen Anforderungen ergab sich das folgende Design:

Alle Messungen erfolgten auf vier vertikal zum Ufer liegenden Transekten je Untersuchungsgebiet (Abbildung 5). Die Lage dieser Transekte orientierte sich an der Lage der semiterrestrischen Vermessungstransekte der Wasser- und Schifffahrtsämter (WSÄ) Hamburg und Cuxhaven. Diese Vermessungen der WSÄ erfolgten auf Transekten mit einem Abstand von ca. 200 m entlang der gesamten Unterelbe.



**Abbildung 5** Umriss der Untersuchungsflächen , links: Nordkehdingen, rechts: Krautsand. Lage der Transekte dargestellt als blaue Balken.

Auf jedem der insgesamt acht Transekte wurden an bis zu neun Plots (die Anzahl war abhängig von der Breite des Vegetationsgürtels) Messungen durchgeführt. Da mit Hilfe der Feldarbeit die Muster der Vegetationsverbreitung erfasst werden sollten, orientierte sich die Positionierung der Plots an der Lage der Vegetationsgürtel. Daher wurde je eine Messstelle auf der vorjährigen wasserseitigen Grenze des Strandsimsengürtels (0Bo) und eine auf der Grenze zwischen Strandsimsen- und Schilfgürtel (0Ph) positioniert.

**Tabelle 2** Zusammenfassung der durchgeführten Messungen

		Zeit	Plots	Transekte	Anzahl
biotik	Oberirdische Pflanzenparameter	vierwöchentlich	0Bo,15 Bo, 0 Ph,15Ph	alle	1/3*
		August	alle	alle	3
	Unterirdische Pflanzenparameter	August	alle	2, 6	3
abiotik	Temperatur und Lichtintensität	kontinuierlich	0Bo,15 Bo, 0 Ph,15Ph	2, 6	1
	Bodenwasser-salinität	vierwöchentlich	0Bo,15 Bo, 0 Ph,15Ph	alle	1
	Strömungs-geschwindigkeit	vierwöchentlich	-5Bo,0Bo,5Bo, 15 Bo	2, 4, 6	1
	Überflutungshöhe	vierwöchentlich	-5Bo,0Bo,5Bo, 15 Bo	2, 4, 6	1
	Bodenparameter	August	alle	alle	1

\* die Messung der oberirdischen Biomasse erfolgte auf den Transekten 2 und 6 mit drei Wiederholungen.

Die anderen Messstellen befanden sich in einem vordefinierten Abstand von diesen Referenzpunkten. Die Messpunkte im Schilfgürtel (Ph) hatten in allen Transekten die gleiche Abfolge (0Ph, 5Ph, 15Ph, 35Ph). Im Strandsim-

sengürtel hing die Zahl der Messstellen von der Breite des Vegetationsgürtels ab (die Messstellen 35Bo und 75Bo waren nicht immer vorhanden). Die Zahl vor dem Kürzel der jeweiligen vorherrschenden Art gibt den Abstand in Metern vom Rand des Vegetationsgürtels (Referenzpunkte 0Bo und 0Ph) zu Beginn der Wachstumsperiode an. Ein Transekt mit allen Plots, hat folgenden Aufbau: -35Bo, -15Bo, -5Bo, 0Bo, 5Bo, 15Bo, 35Bo, 75Bo, 0Ph, 5Ph, 15Ph, 35Ph (Tabelle 2).

### 2.1.3 Messung der biotischen Parameter

#### Oberirdische Pflanzenparameter

Für die Vegetationsaufnahmen verwendeten wir einen  $50 \times 50 \text{ cm}^2$  Holzrahmen, der in jedem Transekt identisch ausgerichtet wurde (Abbildung 6). Innerhalb dieser Fläche wurde die Höhe jeder Pflanze mit einem Zollstock gemessen (in mm und auf 5 mm-Schritte gerundet) sowie die Blüten und Blätter gezählt. Besonderheiten – wie andere Arten oder Sedimentation – wurden ebenfalls notiert, um in der Auswertung eventuell besonders niedrige oder hohe Biomassewerte erklären oder diskutieren zu können. Bei der Vegetationsaufnahme wurden nur die lebenden Bestandteile der Pflanzen berücksichtigt, d. h. tote Blätter oder Halmabschnitte wurden nicht vermessen. Zusätzlich haben wir über 200 Einzelpflanzen verschiedener Höhen pro Untersuchungsgebiet in der Nähe der Plots vermessen und geerntet. Nach einer 48-stündigen Trocknung bei  $105 \text{ }^\circ\text{C}$  wurde das Trockengewicht der im Feld gesammelten und gemessenen Pflanzen ermittelt. Aus den ermittelten Daten wurde eine Kalibrierungskurve für den Zusammenhang zwischen Trockengewicht und Höhe individueller Sprosse erstellt und anhand der im Feld gemessenen Pflanzenhöhen die Biomasse pro Quadratmeter berechnet



(Thursby 2002). Alle oberirdischen Pflanzenparameter wurden ab Mitte April vierwöchentlich an den Messstellen 0Bo, 15Bo, 0Ph und 15Ph erhoben. Auf den Transekten 2 und 6 erfolgten zusätzlich zwei Wiederholungsmessungen je Plot im Abstand von 5 m in beiden Richtungen parallel zum Fluss. Ende Juli bis Anfang August wurden die oberirdischen Pflanzenparameter zusätzlich an allen Messstellen mit je drei Wiederholungen gemessen.

**Abbildung 6 Ausrichtung des Messrahmens an der Markierung**

## Unterirdische Pflanzenparameter

An allen Plots auf den Transekten 2, 4, 6 und 8 wurde im April 2013 die unterirdische Biomasse beprobt. Die Entnahme der unterirdischen Biomasse erfolgte in zwei Tiefen: 0-30 und 30-60 cm. Wo möglich (generell nur im Schilfgürtel) wurde ein Wurzelbohrer (Durchmesser: 80 mm) zur Probenahme genutzt (Abbildung 7). Dies war nicht möglich, wenn der Boden zu feucht war, da die Probe dann aus dem Wurzelbohrer floss. In diesem Fall wurden PVC Rohre (Tabelle 3) zur Probenahme genutzt (Abbildung 7). Sie waren unten angespitzt und oben mit einem Seil umwickelt. Die Rohre wurden ins Sediment eingeschlagen und vor dem Herausziehen mit einem Gum-



mistopfen verschlossen, um einen Unterdruck zu erzeugen. Um eine Aussage über die unterirdische Biomasse auf 1 m<sup>2</sup> machen zu können, mussten viele Proben sowohl unter als auch neben den Pflanzen genommen werden. Aus diesem Grund wurde entschieden, mindestens vier Proben auf ¼ m<sup>2</sup> zu nehmen. Um das beprobte Volumen möglichst gleich zu halten, wurden vier Proben bei Gebrauch des Wurzelbohrers und sechs Proben bei Gebrauch des PVC-Rohrs genommen. Das dünnere PVC-Rohr wurde nur in der Tiefe 30-60 cm angewendet, wenn eine Probenahme anders nicht möglich war.

**Abbildung 7 Wurzelbohrer der Firma Eijelkamp (links) und PVC Rohr (rechts)**

Vor der Probenahme wurden alle Pflanzen(-reste) abgeschnitten und das Sediment von Blättern befreit. Die Bohrungen erfolgten anhand eines definierten Gitters (Abbildung 8) unabhängig davon, ob an der Stelle zuvor eine Pflanze gestanden hatte oder nicht.

**Tabelle 3 Durchmesser und Volumen der Bohrer**

Bohrer	Durchmesser [cm]	Volumen bei h = 30cm [ml]
Wurzelbohrer	8	1508
Dickes Rohr	6,78	1083
Dünnes Rohr	5,36	677



**Abbildung 8 Wurzelbohrung in einem vordefinierten Gitter.**

Die Proben werden durch Auswaschen (Abbildung 9) und Sieben durch 1 mm-Rundsiebe vom Sediment befreit (Analysesieb mit einer Maschen-



weite von  $630\ \mu\text{m}$ ). Anschließend wurden Wurzeln und Rhizome getrennt. Augenscheinlich tote Biomasse wurde aussortiert. Nach einer Trocknung in Trockenofen bei  $105^\circ\text{C}$  wurden die Proben gewogen und die Trockenbiomasse auf einen  $\text{m}^2$  hochgerechnet.

**Abbildung 9 Das Auswaschen der Wurzelproben.**

## 2.1.4 Messung der abiotischen Parameter

### Temperatur und Lichtintensität

Die Messung der Temperatur und der Lichtintensität erfolgte an je einem Transekt pro Untersuchungsgebiet. Auf den Transekten 2 und 6 wurden an den Messstellen 0Bo, 15Bo, 0Ph und 15Ph je ein „HOBO Pendant® Temperature/Light Data Logger“ der Marke Onset in 5 cm Höhe angebracht (Abbildung 10). Diese zeichneten alle fünf Minuten die Temperatur und die Lichtintensität auf.



**Abbildung 10 HOBO Pendant® Temperature/Light Data Logger**  
Salinität des Bodenwassers

Die Salinität des Bodenwassers wurde mit einem Leitfähigkeits-Messgerät (Cond 340i) gemessen. Die Messungen erfolgten in gelöcherten und mit Strumpfhosen überzogenen HTEM Rohren in 5 bis 25 cm Tiefe an den Plots 0Bo, 15Bo, 0Ph und 15Ph (Abbildung 11). Nach der Einbringung dieser „Filterrohre“ in den Boden wurde vor der Messung gewartet, bis sich eine für die Messung ausreichende Menge gefilterten Wassers in ihnen gesammelt hatte.



**Abbildung 11 Messung der Leitfähigkeit, links: Leitfähigkeitsmessgerät (Cond 340i), rechts: „Filterrohre“**

### Strömungsgeschwindigkeit

Die Messung der Strömungsgeschwindigkeit erfolgte mittels vier akustischer Fließgeschwindigkeitsmessgeräte des Typs Nortec Vector (Abbildung 12), die von der Bundesanstalt für Wasserbau (BAW) zur Verfügung gestellt wurden. Die Strömungssensoren wurden in einer Höhe von 10 cm angebracht und die Fließgeschwindigkeit sowohl in Fließrichtung als auch vertikal zur Fließrichtung in Bodennähe gemessen. Aufgezeichnet wurden die Daten mit einer Frequenz von vier Hertz bei einem vorhergesagten Hochwasserstand von mindestens 1,6 m über NN am nächsten Pegel.



**Abbildung 12 Strömungsgeschwindigkeitsmessgerät Vector der Firma Nortek**

Diese Messungen erfolgten ab Mai monatlich neben den Transekten 2, 4 und 6 an den Plots-5Bo, 0Bo, 5Bo und 15Bo sowie im August einmalig vor der Vegetation (-5Bo) aller Transekte. Im Zuge der Strömungsmessungen wurden hier auch alle oberirdischen Pflanzenparameter gemessen.

### Überflutungshöhe und Überflutungshäufigkeit

In beiden Untersuchungsgebieten wurden je vier Datensammler des Typs Ecolog (OTT Hydromet) zur Messung des Wasserstands und der Leitfähigkeit installiert (Abbildung 13). Hierfür wurden je drei Ecolog500 zur Messung des Wasserstands und ein Ecolog800 zur zusätzlichen Messung der Leitfähigkeit genutzt. Die Montage erfolgte auf jedem der acht Transekte an der wasserseitigen Grenze der Strandsimsenvegetation des Vorjahres (0Bo).



**Abbildung 13 Messung des Wasserstandes, links: Ecolog500 (Bildquelle: OTT), rechts: Montage der Brunnenfilter**

Die Messgeräte wurden in Brunnenfilter mit einer Länge von 2 m eingehängt, welche oben mit einer Brunnenklappe verschlossen wurden. Die

Länge der Sonden wurde so angepasst, dass der Sensor 1 cm über Rohrunterkante hängt. Diese Brunnenfilter wurden an zwei Holzlatten 5 cm oberhalb der Sedimentoberfläche auf Winkeln angebracht und mit Kabelbindern an diesen befestigt. Eine der Holzlatten wurde 50 und eine 70 cm tief ins Sediment eingeschlagen.

### Bodenproben

Zur späteren Bestimmung des Kohlenstoffgehalts, der Korngrößenverteilung, der elektrische Leitfähigkeit des Bodenwassers und des pH-Werts wurden Bodenproben in 5-25 cm Tiefe entnommen. Die Entnahme der Bodenproben erfolgte Anfang August an allen Messstellen mit einem Spaten. Die im Feld genommenen Bodenproben wurden für zwei bis drei Tage im Trockenschrank bei 105°C getrocknet und daraufhin zerkleinert.

### Kohlenstoffgehalt

Zur Bestimmung des Kohlenstoffgehaltes wurden die Proben in Ton- und Keramiktiegel gefüllt und erneut für mehrere Stunden getrocknet und nach dem Abkühlen auf einer Analysewaage gewogen. Anschließend wurden sie für sechs bis acht Stunden im Muffelofen bei 550°C verglüht. Zum Abkühlen wurden die Tiegel in einen Exsikkator gegeben und anschließend gewogen, ausgeleert und das Leergewicht der Tiegel notiert. Die Differenz zwischen dem Gewicht vor und nach dem Muffelofen entspricht dem organischen Kohlenstoffgehalt in der jeweiligen Bodenprobe. Nach einer Division durch die Differenz der Einwaage und der Tiegelmasse und einer anschließenden Multiplikation mit 100 erhält man den Anteil an organischer Substanz an der Probe in Prozent.

### Korngröße

Mittels einer Kombination aus Nasssiegung und Messungen mit einem Laserbeugungsspektrometer (Abbildung 14) wurden die Korngrößen und deren Anteile an den Bodenproben bestimmt. Dazu wurden von den Proben jeweils 10 g abgewogen und mit Leitungswasser versetzt, um die getrockneten Proben aufzuweichen. Anschließend wurde die Probe durch eine Stapelsiebzanlage mit den Siebgrößen 2 mm, 630 µm, 200 µm und 63 µm gespült.



**Abbildung 14 links: Stapelsiebanlage, rechts: Laserbeugungsspektrometer**

Im 2-mm-Sieb verbleibt der Skelett- und Kiesanteil, im 630- $\mu\text{m}$ -Sieb der Grob-, im 200- $\mu\text{m}$ -Sieb der Mittel- und im 63- $\mu\text{m}$ -Sieb der Feinsand. Ton und Schluff, sowie Feinsandreste wurden mit dem Restwasser ausgespült und aufgefangen. Die Siebe, mit den entsprechend ihrer Größe sortierten Siebrückständen, wurden luftgetrocknet und gewogen. Die anschließend gereinigten Siebe wurden rückgewogen und die Differenz ermittelt, um das Gewicht der einzelnen Korngrößenfraktion zu erhalten. Vom Bodensatz des Restwassers wurden vier Proben genommen und in eine automatisierte Nassdispergiereinheit der Firma SYMPATEC gegeben, um die Anteile an Ton und Schluff in der Suspension zu erhalten. Der kombinierte Ton- und Schluff-Anteil wurde ermittelt, indem die summierten Gewichte des Skelettanteils und der Sandfraktionen von den anfänglichen 10 g subtrahiert wurden. Der Laserbeuger lieferte als Ergebnis einen prozentualen Wert für Ton sowie Grob-, Mittel- und Feinschluff als auch Feinsand, der dann mit dem gesamten Gewicht für Ton und Schluff sowie dem Feinsand verrechnet werden musste, um die Einzelmassen und Anteile der Korngrößenfraktionen an der jeweiligen Bodenprobe zu erhalten.

#### Leitfähigkeit und pH-Wert

Ziel der Leitfähigkeitsbestimmung war die Ermittlung der Unterschiede in der Salinität zwischen den Proben. Aus diesem Grund wurde auf die Durchführung nach DIN-Norm verzichtet, nach der Kalium- oder Natriumchlorid für die Lösung verwendet wird. Stattdessen wurden 10 g der jeweiligen Bodenproben mit 50 ml destilliertem Wasser versetzt. Sie wurden anschließend für eine halbe Stunde in einen horizontalen Laborschüttler der Firma IKA Labortechnik (HS 501 D) gegeben, bis sich eine Suspension gebildet hatte. Mit einem Konduktometer der Firma WTW (LF 315) wurde die elektrische Leitfähigkeit und mit einem pH-Meter der Firma Sensortechnik Meinsberg (TM 39) der pH-Wert und die Temperatur gemessen. Da man mit dem zur

Verfügung stehenden Konduktometer nur die Leitfähigkeit bestimmen kann, ist es nötig, diese in die Salinität in ppt umzurechnen. Dafür wurde eine Formel aus der VDLUFA-Methode A 10.1.1 verwendet (HBU 2009). Auch die Tabelle zur Bestimmung des Umrechnungsfaktors befindet sich im Handbuch der Bodenuntersuchung (HBU 2009).

$$Sa = k \times F_t$$

*Sa = Salzgehalt [ppt]*

*k = abgelesener Messwert in  $10^{-4}$  bei der Arbeitstemperatur  $t$*

*F<sub>t</sub> = Umrechnungsfaktor bei Arbeitstemperatur  $t$*

## 2.2 Datenanalyse

Die Datenauswertung und Visualisierung erfolgte mit der Open Source Software R Version 2.15.2 unter Benutzung der graphischen Benutzeroberfläche RStudio Version 0.97.248 und Microsoft Office Excel 2007. Die Erstellung der Karten und die Festlegung der Messpunkte erfolgte mittels des Geoinformationssystems von ESRI ArcGIS Desktop Version 10.0.

### 2.2.1 Zweifaktorielle ANOVA

Um eine Information über die Signifikanz der Unterschiede bezüglich der Salinität, der lebenden Biomasse, der Pflanzenhöhe und der Pflanzendichte zwischen den Untersuchungsgebieten zu erhalten, wurden die jeweiligen Plots zwischen den Untersuchungsgebieten verglichen. Hierfür wurde jeweils eine zweifaktorielle Varianzanalyse (ANOVA) mit den abhängigen Variablen „Gewicht der lebenden Biomasse“, „Pflanzenhöhe“, „Pflanzendichte“ sowie „Salinität“ und den unabhängigen Variablen „Messzeitpunkte“ und „Untersuchungsgebiete“ durchgeführt. Die ANOVA ermöglicht Aussagen über den Einfluss der unabhängigen Variablen Messzeitpunkte und Untersuchungsgebiete auf die genannten abhängigen Variablen. Mithilfe der Varianzanalyse kann demnach bestimmt werden, ob sich die Messwerte zwischen den Untersuchungsgebieten (räumlich) und zwischen den Messzeitpunkten (zeitlich) signifikant voneinander unterscheiden. Voraussetzung für die Anwendung einer ANOVA ist die Normalverteilung des Datensatzes sowie die Homogenität der Varianzen (Fowler et al. 1998). Um die Normalverteilung der vorliegenden Daten zu erreichen, wurden diese logarithmiert.

### **2.2.2 Mann-Whitney U-Test**

Zum Vergleich der Vitalitätsparameter zwischen den Untersuchungsgebieten im August, wurde der nichtparametrische Mann-Whitney U-Test verwendet, bei dem die Mediane zweier ungepaarter Proben verglichen werden (Fowler et al. 1998). Der Test wurde an den nicht transformierten Daten vollzogen.

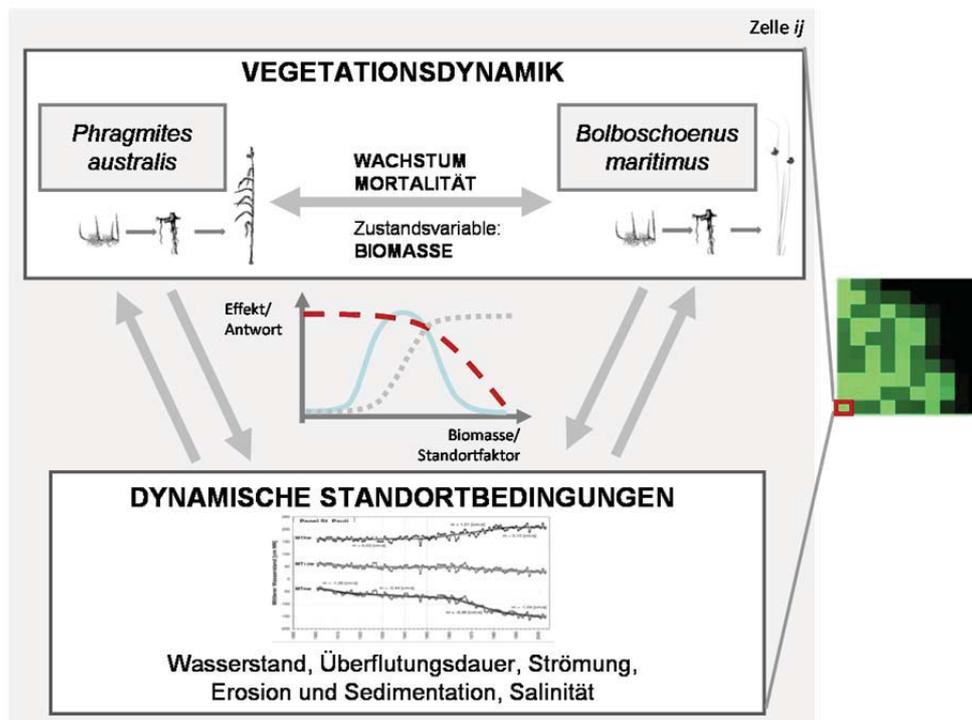
### **2.2.3 Berechnung des Abstands zum mittleren Tidehochwasser mit GIS**

„Das mittlere Tidehochwasser ist der arithmetische Mittelwert sämtlicher in einem betrachteten Zeitraum aufgetretener Tidehochwasser“ und wird in Höhe [cm oder m] über Normal Null angegeben (WSV 2013). Die Abstände zum mittleren Tidehochwasser spiegeln die Entfernung vom digitalen Höhenmodell zum 10-jährigen mittleren Tidehochwasser des Zeitraums 2001-2010 wider. Diese wurden uns von der Bundesanstalt für Gewässerkunde (BfG) als Rasterdatensatz zur Verfügung gestellt und hieraus für jeden Messpunkt ein Abstand zum mittleren Tidehochwasser in Meter berechnet.

## **2.3 Modellierung**

### **2.3.1 Modellstruktur**

Für die Modellierung der Röhrichtdynamik im Elbeästuar wurde ein rasterbasierter, räumlich expliziter Ansatz gewählt (Abbildung 15). Da die Röhrichtdynamik von der vegetativen Ausbreitung der Rameten, von der Konkurrenz mit anderen Arten und von den am Standort vorherrschenden Umweltbedingungen abhängig ist, bot sich die Verknüpfung eines dynamischen Vegetationsmodells mit der raumzeitlichen Dynamik verschiedener Standortfaktoren an. Gekoppelt wurden diese über explizite, auf Grundlage der erhobenen Daten parametrisierte Effekt- und Antwortfunktionen.



**Abbildung 15 Modellkonzept: Kopplung der Vegetationsdynamik mit abiotischen Standortfaktoren über Transferfunktionen.**

Das Vegetationsmodell wurde in der Open Source Software R Version 2.15.2 implementiert. Auch die Verknüpfung mit dem Standortfaktor über Transferfunktionen erfolgte mittels dieser Software.

### 2.3.2 Standortfaktoren

Die im Modell berücksichtigten abiotischen Standortfaktoren werden rasterbasiert in einer räumlichen Auflösung von  $1 \text{ m}^2$  und einer zeitlichen Auflösung von einem Tag in die Modellierung eingebunden, um die Simulation einer dynamischen Umwelt zu ermöglichen.

Die hydrologischen Parameter (Wasserstand und Strömungsgeschwindigkeit) wurden seitens der BfG mit dem hydrodynamischen Modell HAM-SOM (Hein et al. 2014) an diskreten Punkten in beiden Untersuchungsgebieten simuliert (Abbildung 16). Aus diesem Grund erfolgte für diese zunächst eine räumlich Inter- und Extrapolation in die Fläche der Untersuchungsgebiete mittels des inverse distance-Verfahrens.



**Abbildung 16** Darstellung der Modellpunkte der mit HAMSOM simulierten Wasserständen und Strömungsgeschwindigkeiten in Nordkehdingen (links) und Krautsand (rechts).

### Überflutungshöhe

Die maximale tägliche Überflutungshöhe wurde aus den Wasserstandsdaten durch Verschneidung des Tidehochwasserstands mit einem hoch aufgelösten digitalen Geländemodell ( $1 \times 1 \text{ m}^2$ ) generiert.

### Überflutungsdauer

Die tägliche Überflutungsdauer wurde aus 20-minütigen Wasserstandsdaten ermittelt. Um eine zeitliche Auflösung von fünf Minuten zu erhalten, wurden diese zunächst linear interpoliert. Nur bei positivem Wasserstand an einem der Modellpunkte wurde in die Fläche extrapoliert, mit dem Geländemodell verschnitten und in den Zellen mit positivem Wasserstand fünf Minuten zur täglichen Überflutungsdauer hinzuaddiert.

### Strömungsgeschwindigkeit

Von den Ergebnissen der hydrodynamischen Strömungsmodellierung wurden die Tagesmittelwerte zur räumlichen Berechnung der Strömungsgeschwindigkeit genutzt. Da die Simulation der Strömungsgeschwindigkeit in dem hydrodynamischen Modell allerdings ohne Berücksichtigung der Vegetation erfolgte, wurde der Effekt der Vegetation innerhalb des dynamischen Vegetationsmodells einbezogen (2.3.3).

### Änderung der Geländehöhe

Mit Hilfe semiterrestrischer Transektvermessungen der WSÄ konnten Aussagen über die Erosion bzw. die Sedimentation der Vorlandflächen getätigt werden. In den Jahren 2001, 2006 und 2010 wurde auf Transekten, die alle 200 m vertikal zur Fließrichtung angelegt wurden die Geländehöhe vermessen. Die Punktdaten wurden dann in ArcGIS in die Fläche interpoliert und

die so erhaltenen Geländemodelle voneinander subtrahiert, um Höhenunterschiede zu ermitteln.

### Salinität des Bodenwassers

Da die Messungen der Bodenwassersalinität keine signifikanten Unterschiede innerhalb der Untersuchungsgebiete gezeigt haben (siehe Abbildung 30), wurde hier nur ein Wert je Untersuchungsgebiet angenommen. Genutzt wurde der Mittelwert aus allen Messungen.

### **2.3.3 Transferfunktionen und Habitatqualität**

Die berücksichtigten Standortfaktoren werden im Modell über Transferfunktionen mit der Simulation der Vegetationsdynamik gekoppelt. Hierdurch wird zum einen der Effekt der Vegetation auf die Habitatfaktoren (Effektfunktionen; hier nur Strömungsgeschwindigkeit) und zum anderen die Antwort der Vegetation auf die jeweiligen Habitatbedingungen (Antwortfunktion) berücksichtigt.

#### Effektfunktion

Der Einfluss der oberirdischen Biomasse auf die Strömungsgeschwindigkeit wurde durch den Vergleich der Messungen ohne lebende Vegetation (im April) mit den Messungen mit maximaler oberirdischer Biomasse (im August) quantifiziert. Um die Messungen im April mit denen im August zu vergleichen, wurde der Plot vor der Vegetation (-5Bo) als Referenzplot genutzt. Hierfür wurde eine normierte Strömungsgeschwindigkeit berechnet, indem die Strömungsgeschwindigkeit in den Vegetationsplots (0Bo, 5Bo, 15Bo) durch die Strömungsgeschwindigkeit im vegetationsfreien ersten Plot (-5Bo) dividiert wurde. Um den Effekt der lebenden Vegetation zu quantifizieren, wurden die Strömungsgeschwindigkeiten der Messungen mit maximaler lebender Vegetation (August) durch Strömungsgeschwindigkeiten der Messungen ohne lebende Vegetation (April) dividiert und eine Funktion mittels kleinster-Quadrate-Methode an die Daten angepasst. Diese wird im Modell zur Berechnung einer reduzierten Strömungsgeschwindigkeit angewandt.

#### Antwortfunktionen

Im Modell wurde die Reaktion der Vegetation auf die abiotischen Faktoren mittlere Strömungsgeschwindigkeit, maximale Überflutungshöhe und -dauer, Änderung der Geländehöhe zwischen 2006 und 2010 und mittlere Bodenwassersalinität berücksichtigt. Für die Strömungsgeschwindigkeit wurde der Mittelwert der Messung an der wasserseitigen Vegetationsgrenze

(0Bo) verwendet. Die Berechnung der Strömungsgeschwindigkeit in die Vegetation hinein erfolgte dann mithilfe der erstellten Effektfunktion. Zur Berechnung des Einflusses der Überflutungshöhe und -dauer wurden die maximalen Werte der Vegetationsperiode 2012 mittels des integrierten Flussauenmodells INFORM (Fuchs et. al. 2012) berechnet. Hierfür erfolgte zunächst die Berechnung der Wasserstandstatistik für die Pegel mit dem Modul „Tide 1“ unter Nutzung der Zeitreihen „Tidehochwasser (NN-Bezug)“ vom Portal Tideelbe. Nach der Ermittlung der maximalen Werte an den Pegeln wurde die Überflutungshöhe innerhalb der beiden Untersuchungsgebiete mit dem Modul „Tide 2“ berechnet. Zur Berechnung der maximalen Überflutungsdauer wurde der Tag mit der höchsten Überflutungshöhe genutzt. Das Modul Flut 1 wurde angewendet und mithilfe der Wasserstands-Zeitreihen eines Pegelstandortes und den Querprofilflächen die Überflutungsdauer für diesen Tag berechnet. Die Änderung der Geländehöhe zwischen 2006 und 2010 wurde für die gesamten Untersuchungsflächen durch Subtraktion der DGMs der beiden Jahre berechnet. Für alle Plots wurden die Werte der oben genannten Standortfaktoren aus diesen GIS-Datensätzen ermittelt. Da innerhalb der Untersuchungsgebiete keine räumlichen Muster in der Bodenwassersalinität festgestellt werden konnten, wurde der Mittelwert aller Salinitätsmessungen für alle Plots eines Untersuchungsgebietes genutzt.

Da es sich beim Schilf um eine sehr konkurrenzstarke Pflanzenart handelt, die die Strandsimse aus vielen Bereichen verdrängt, wird die Konkurrenz der beiden Röhrichtarten im Modell berücksichtigt, indem für die Meer-Strandsimse auch die Biomasse vom Schilf als Standortfaktor genutzt wird. Aus den im Gelände und mithilfe des GIS ermittelten Daten wurden mittels univariater generalisierter linearer Modelle (GLMs) der Zusammenhang zwischen dem Vorkommen der beiden Arten und den einzelnen Habitatfaktoren quantifiziert.

### Habitatqualität

Die Antwortfunktionen werden im Modell genutzt, um für jeden der implementierten Standortfaktoren täglich die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens jeder Art auf den gesamten Flächen beider Untersuchungsgebiete zu berechnen. Aus den berechneten Vorkommenswahrscheinlichkeiten wird dann eine mit der *explained deviance* gewichtete Summe gebildet, um so einen Indikator für die Habitatqualität zu erhalten ( 1 ).

$$\begin{aligned}
 \varphi[i, j] = & \text{occ. prob Überflutungshöhe } [i, j] \times \frac{\text{dev. expl Überflutungshöhe}}{\text{dev. expl}_{ges}} \\
 & + \text{occ. prob Überflutungsdauer } [i, j] \times \frac{\text{dev. expl Überflutungsdauer}}{\text{dev. expl}_{ges}} \\
 & + \text{occ. prob Strömungsgeschwindigkeit } [i, j] \times \frac{\text{dev. expl Strömungsgeschwindigkeit}}{\text{dev. expl}_{ges}} \\
 & + \text{occ. prob Sedimentation_Erosion } [i, j] \times \frac{\text{dev. expl Sedimentation_Erosion}}{\text{dev. expl}_{ges}} \\
 & + \text{occ. prob Salinität } [i, j] \times \frac{\text{dev. expl Salinität}}{\text{dev. expl}_{ges}} \left( + \text{occ. prob Schilf } [i, j] \times \frac{\text{dev. expl Schilf}}{\text{dev. expl}_{ges}} \right)^*
 \end{aligned} \tag{1}$$

()\* nur für die Meer-Strandsimse

Mit:

$$\begin{aligned}
 \text{dev. expl}_{ges} = & \text{dev. expl Überflutungshöhe} + \text{dev. expl Überflutungsdauer} \\
 & + \text{dev. expl Strömungsgeschwindigkeit} \\
 & + \text{dev. expl Sedimentation_Erosion} \\
 & + \text{dev. expl Salinität} (+ \text{dev. expl Schilf})^*
 \end{aligned} \tag{2}$$

()\* nur für die Meer-Strandsimse

Für jeden Habitatfaktor wird ein optimaler Schwellenwert ( $th$ ) zur Unterteilung der Vorkommenswahrscheinlichkeiten in vorhergesagtes Vorkommen (1) und Nicht-Vorkommen (0) berechnet. Dies geschieht mit Hilfe des R Packages „PresenceAbsence“. Der Schwellenwert wird so gewählt, dass die vorhergesagte Prävalenz der beobachteten Prävalenz entspricht. Auch hier wird die *explained deviance* gewichtete Summe genutzt, um einen gemeinsamen Schwellenwert für alle Habitatfaktoren ( $th_{ges}$ ) zu errechnen ( 3 ).

$$\begin{aligned}
 th_{ges} = & th_{\text{Überflutungshöhe}} \times \frac{\text{dev. expl Überflutungshöhe}}{\text{dev. expl}_{ges}} \\
 & + th_{\text{Überflutungsdauer}} \times \frac{\text{dev. expl Überflutungsdauer}}{\text{dev. expl}_{ges}} \\
 & + th_{\text{Strömungsgeschwindigkeit}} \times \frac{\text{dev. expl Strömungsgeschwindigkeit}}{\text{dev. expl}_{ges}} \\
 & + th_{\text{Sedimentation_Erosion}} \times \frac{\text{dev. expl Sedimentation_Erosion}}{\text{dev. expl}_{ges}} \\
 & + th_{\text{Salinität}} \times \frac{\text{dev. expl Salinität}}{\text{dev. expl}_{ges}} \left( + th_{\text{Schilf}} \times \frac{\text{dev. expl Schilf}}{\text{dev. expl}_{ges}} \right)^*
 \end{aligned} \tag{3}$$

()\* nur für die Meer-Strandsimse

Im Vegetationsmodell wird die Habitatqualität als Faktor in der Berechnung des Wachstums und der Mortalität der Rhizombiomasse und der Vegetationsausbreitung genutzt ( 5 ).

### 2.3.4 Vegetationsdynamik

Als Ansatz für die Modellierung der Vegetationsdynamik wurde ein einfaches rasterbasiertes Modell basierend auf einer Studie von Wortmann et al. (1998) genutzt. In diesem wird in jeder Zelle die zeitliche Dynamik der Biomasse berechnet. Diese ist unterteilt in oberirdische und unterirdische Biomasse, wobei bei der unterirdischen Biomasse vertikale (Wurzeln) und horizontale (Rhizome) Strukturen unterschieden werden (Tabelle 4 und Tabelle 5).

**Tabelle 4 Zustandsgrößen**

Parameter	Abkürzung
oberirdische Biomasse	$N_{\text{Ramets}}$
Rhizombiomasse	$N_{\text{Rhizomes}}$
Wurzelbiomasse	$N_{\text{Roots}}$
Responsefaktor	$\Phi$

**Tabelle 5 Modellparameter**

Parameter	Abkürzung
Schwellenwert für Bildung der Wärmesumme	$t_{\text{min}}^*$
kritischen Schwellenwert der Wärmesumme für Wachstumsbeginn	$t_{\text{crit}}^*$
Ende der Rhizomremobilisierungsphase	$t_2^*$
Ende des Wachstum der oberirdischen Biomasse	$t_3$
Ende der Relokalisierungsphase	$t_4^*$
Multiplikator für die Berechnung des Initiierungsparameters	$ini_{\text{mult}}^*$
Potenz für die Berechnung des Initiierungsparameters	$ini_{\text{power}}^*$
Kapazität der Rhizombiomasse [g/m <sup>2</sup> ]	$K_{\text{Rhizomes}}^*$
Kapazität der Wurzelbiomasse [g/m <sup>2</sup> ]	$K_{\text{Roots}}^*$
Kapazität der oberirdischen Biomasse [g/m <sup>2</sup> ]	$K_{\text{Ramets}}^*$
Wachstumsrate der Rhizombiomasse [g/g/Tag]	$r_{\text{Rhizomes}}^{**}$
Wachstumsrate der Wurzelbiomasse [g/g/Tag]	$r_{\text{Roots}}^{**}$
Wachstumsrate der oberirdischen Biomasse [g/g/Tag]	$r_{\text{Ramets}}^{**}$
Expansionsrate	$e_{\text{Rhizomes}}^{**}$
Anteil der oberirdischen Biomasse der in Rhizombiomasse translokalisiert wird	$trans^{**}$
Mortalitätsrate der Rhizombiomasse	$m_{\text{Rhizomes}}^{**}$
Mortalitätsrate der Wurzelbiomasse	$m_{\text{Roots}}^{**}$
Mortalitätsmultiplikator für potentielle Störungsstellen	$mult_{\text{disturb}}^{**}$

\* vor der Modellierung festgelegt

\*\* während der Kalibrierung festgelegt

Die Änderung der Rhizombiomasse wird durch die Prozesse Wachstum und Mortalität beschrieben; wobei die Mortalität ausschließlich in Abhängigkeit

von den abiotischen Bedingungen in die Berechnung eingeht. Das Wachstum ist zusätzlich dichteabhängig. Die Hauptfunktion der Rhizome als horizontale Pflanzenstruktur ist die Ausbreitung in Nachbarzellen. Diese erfolgt durch gerichtete Expansion der Rhizome (vermehrte Ausbreitung in Richtung von Zellen mit guter Habitatqualität oder geringerer Vegetationsdichte) ( 5 ). Ob die Vegetation sich in eine Zelle ausbreitet, wird durch einen Zufallsfaktor  $f$  bestimmt. Er wird in Abhängigkeit von der Habitatqualität bestimmt, was eine Ausbreitung in gute Habitate wahrscheinlicher macht ( 4 ).

$$f = 0 \text{ wenn } z > \varphi[i, j] \text{ und } f = 1 \text{ wenn } z < \varphi[i, j]; \quad (4)$$

**mit**  $z = \text{Zufallszahl zwischen } 0 \text{ und } 1$

Im Frühjahr findet die Remobilisierung von Nährstoffen aus den Rhizomen für das Wachstum der oberirdischen Biomasse statt. Die Rhizome geben also einen Wachstumsimpuls für die oberirdische Biomasse, wenn diese z. B. im Frühjahr oder nach einer Störung nicht mehr vorhanden ist ( 8 ).

$$\begin{aligned} N_{\text{Rhizomes}}[[i, j][t+1]] &= N_{\text{Rhizomes}}[[i, j][t]] + \frac{K_{\text{Rhizomes}} - N_{\text{Rhizomes}}[[i, j][t]]}{K_{\text{Rhizomes}}} \\ &+ f \times \sum_{i=1}^n \left( \frac{e_{\text{Rhizomes}} \times N_{\text{Rhizomes}}[[i \pm 1, j \pm 1][t]]}{8} \right) \quad (5) \\ &\times \frac{K_{\text{Rhizomes}} - N_{\text{Rhizomes}}[[i, j][t]]}{K_{\text{Rhizomes}}} \times \varphi[i, j] - e_{\text{Rhizomes}} \\ &\times N_{\text{Rhizomes}}[[i, j][t]] - m_{\text{Rhizomes}} \times N_{\text{Rhizomes}}[[i, j][t]] \\ &\times (1 - \varphi[i, j]) \end{aligned}$$

Da neue Wurzelbiomasse sowohl an alten Wurzeln als auch an Rhizomen entstehen kann, trägt die Rhizombiomasse des Weiteren zum Wurzelwachstum bei, welches – wie auch das Wachstum der Rhizombiomasse – dichteabhängig ist. Die Mortalität wird auch bei der Wurzelbiomasse als Rate dargestellt ( 6 ).

$$\begin{aligned} N_{\text{Roots}}[[i, j][t+1]] &= N_{\text{Roots}}[[i, j][t]] + r_{\text{Roots}} \\ &\times (N_{\text{Roots}}[[i, j][t]] + N_{\text{Rhizomes}}[[i, j][t]]) \quad (6) \\ &\times \frac{K_{\text{Roots}} - N_{\text{Roots}}[[i, j][t]]}{K_{\text{Roots}}} - m_{\text{Roots}} \times N_{\text{Roots}}[[i, j][t]] \times (1 - \varphi[i, j]) \end{aligned}$$

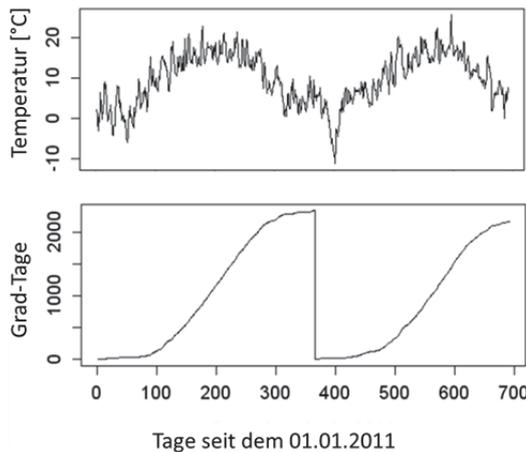
Die vorhandene Wurzelbiomasse limitiert das Wachstum der oberirdischen Biomasse ( 7 ).

$$N_{\text{Ramets}}[[i,j][t+1]] = N_{\text{Ramets}}[[i,j][t]] + r_{\text{Ramets}} \times N_{\text{Ramets}}[[i,j][t]] \times \frac{N_{\text{Ramets}}[[i,j][t]] \times K_{\text{above}}}{K_{\text{above}}} \quad (7)$$

mit:  $K_{\text{above}} = N_{\text{Roots}}[[i,j][t]] * \frac{K_{\text{Ramets}}}{K_{\text{Roots}}}$

Die Implementierung der Phänologie (d. h. im jahreszeitlichen Verlauf unterschiedlicher Wachstumsprozesse) erfolgte in Anlehnung an Soetaert et al (2004) zum einen temperaturabhängig und zum anderen zu festgelegten Zeitpunkten (Abbildung 18). Es werden vier phänologische Ereignisse unterschieden:

- t<sub>1</sub>: Start der Wachstumsperiode
- t<sub>2</sub>: Ende der Rhizom-Remobilisierungsphase
- t<sub>3</sub>: Ende der Wachstumsperiode
- t<sub>4</sub>: Ende der Translokation



**Abbildung 17** Berechnung des Start der Wachstumsperiode nach dem Tag-Grad-Prinzip, oben: Temperaturzeitreihe, unten: Summe der Tagesmitteltemperaturen über 4 °C (nach Soetaert et al. 2004)

Der Beginn der Wachstumsperiode der oberirdischen Biomasse wird anhand der Berechnung von Wärmesummen nach dem Tag-Grad-Prinzip ermittelt (Abbildung 17). Hierfür werden die Temperaturen über einem Schwellenwert ( $t_{\text{min}}$ ) abzüglich des Schwellenwertes addiert. Beginnend mit dem 1. Januar wird der Beginn der Wachstumsperiode ( $t_1$ ) auf den Tag festgelegt, an dem die Wärmesumme einen kritischen Schwellenwert ( $t_{\text{crit}}$ ) überschreitet, welcher für das jeweilige Untersuchungsgebiet kalibriert werden muss. Die anderen Zeitpunkte  $t_2$ ,  $t_3$  und  $t_4$  werden auf ein Datum festgelegt, da davon ausgegangen wird, dass die mit ihnen verknüpften Prozesse durch

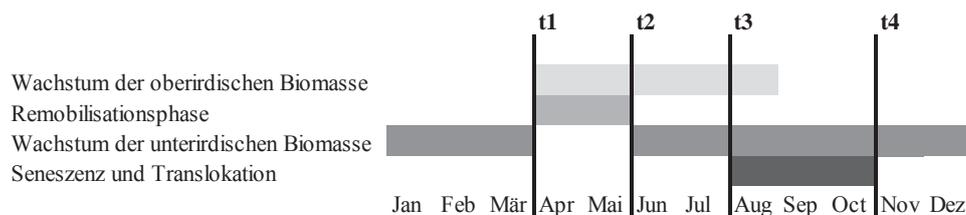
die Tageslänge und nicht durch die Temperatur bestimmt sind (Hay 1990). Zum Zeitpunkt  $t_1$  beginnt das Wachstum der oberirdischen Biomasse. Hierfür werden zunächst in den Rhizomen gespeicherte Nährstoffe genutzt. Mook & van der Toorn (1982) zeigen, dass die Rhizombiomasse im Winter im positiven Zusammenhang mit dem durchschnittlichen Durchmesser der Sprosse steht, woraus Asaeda & Karunaratne (2000) einen positiven Zusammenhang mit der Sprossdicke ableiteten. Es kann also auch ein Zusammenhang mit der initialen Biomasse ( $Ini$ ) angenommen werden. Diese wird im Vegetationsmodell Bezug nehmend auf Asaeda & Karunaratne (2000) wie folgt berechnet:

$$Ini = ini_{mult} \times N_{Rhizomes} [[i,j][t]]^{ini_{power}} \times N_{Rhizomes} [[i,j][t]] \quad (8)$$

Das Wachstum der oberirdischen Biomasse wird während der Remobilisierungsphase (zwischen  $t_1$  und  $t_2$ ) sowohl von schon vorhandener oberirdischer Biomasse als auch von der Rhizombiomasse „gespeist“. Die Rhizombiomasse nimmt in dieser Phase verstärkt ab (Chapin et al. 1990) (9), da sämtliche Energie in das Wachstum der oberirdischen Biomasse geleitet wird.

$$M_{Remob} [[i,j][t+1]] = N_{Rhizomes} [[i,j][t]] \times 2 \times m_{Rhizomes} \quad (9)$$

Aus diesem Grund beginnt auch das Wachstum der unterirdischen Biomasse erst zum Zeitpunkt  $t_2$ . Zum Zeitpunkt  $t_3$  beginnt das Absterben der oberirdischen Biomasse (Seneszenz). Die Wachstumsperiode der oberirdischen Biomasse ist damit beendet.



**Abbildung 18 Schematische Darstellung der Implementierung der phänologischen Phasen.**

Diese einfache Struktur der Kopplung von Wachstumsprozessen dient als Ausgangspunkt für die musterorientierte Modellierung (Grimm et al. 2005) der Vegetationsdynamik.

### 2.3.5 Raumzeitliche Skala

Die Populationsdynamik und die Dynamik der Standortfaktoren werden in einer räumlichen Auflösung von  $1 \text{ m}^2$  und der den jeweiligen Untersuchungsgebieten entsprechenden Ausdehnung simuliert. Die zeitliche Auflö-

sung beträgt einen Tag. Die Simulationszeit für die Systemanalyse beträgt sieben Jahre und umfasst den Zeitraum vom 1.1.2006 bis zum 2.8.2013.

### 2.3.6 Anfangsbedingungen

Zur Ermittlung eines Anfangszustandes für die Modellierung war es nötig, die Biomasseverteilung von Meer-Strandsimse und Schilf im Jahre 2006 abzuschätzen. Hierfür wurde die von NatureConsult 2006 durchgeführte Vegetationskartierung genutzt, aus der die Verbreitung der beiden Pflanzenarten hervorgeht. Die im Gelände erhobenen Daten zeigen einen deutlichen Zusammenhang zwischen der Lage im Vegetationsgürtel und der Biomasse der einzelnen Pflanzenarten. Dieser Zusammenhang wurde genutzt, um aus der Pflanzenverbreitung 2006 auf die Biomasse zu schließen. Hierfür wird zunächst der Abstand von der Vegetationsgrenze berechnet. Mit Hilfe eines linearen Modells für die Beziehung zwischen der Lage und der Biomasse wird dann auf die Biomasse geschlossen.

### 2.3.7 Muster der raum-zeitlichen Vegetationsdynamik

Für die Modellparametrisierung erfolgte die Auswahl unterschiedlicher Muster auf verschiedenen Skalen, die mit dem Modell reproduziert werden sollen (Grimm et al. 1996, Grimm et al. 2005, Kramer-Schadt et al. 2007). Die Muster wurden nach ihrer Wichtigkeit für die Fragestellung sortiert und jedem Muster ein Gütekriterium  $qc$  zugeordnet, das den Erfüllungsgrad quantifiziert. Als wichtigstes Muster wurde die Verbreitung der beiden Röhrichtarten in den Untersuchungsgebieten gewählt. Hierfür wurde die modellierte Verbreitung im Sommer 2010 mit den im gleichen Jahr durchgeführten Kartierungen verglichen ( $qc1$ : *Verbreitung*). Das zweite Muster, die Ausbreitungsdistanz, ist ähnlich, berücksichtigt aber nur die wasserseitigen Änderungen der Verbreitung der beiden Röhrichtarten. Die Ausbreitung bzw. der Rückgang wurden berechnet, indem die Verbreitung im Jahre 2010 von der Verbreitung 2006 subtrahiert wurde ( $qc2$ : *Ausbreitungsdistanz*). Als Zielwerte für die Biomassen (ober- und unterirdisch) wurden die im Feld gemessenen Werte räumlich und zeitlich explizit genutzt, d. h. die Parameter werden innerhalb des Modelllaufs genau für die Punkte in Zeit und Raum kalibriert, zu/ an denen die Messung wirklich stattgefunden hat (Kramer-Schadt et al. 2004). Betrachtet wurde dann der Verlauf der Biomassen entlang der jeweiligen Transekte ( $qc3$ : *Verteilung der oberirdischen Biomasse*,  $qc4$ : *Verteilung der Rhizombiomasse*,  $qc5$ : *Verteilung der Wurzelbiomasse*). Als letztes Muster wurde der saisonale Verlauf der Entwick-

lung der oberirdischen Biomasse an den jeweiligen Messpunkten im Jahr 2012 genutzt (*qc6: Saisonalität*).

### 2.3.8 Modellanalyse

Zum Vergleich beobachteter und vorhergesagter Muster wurden zwei Gütemaße herangezogen: Zum einen nutzten wir die normierte Wurzel der mittleren quadratischen Abweichung (NRMSE), zum anderen Spearmans Rangkorrelationskoeffizient ( $r_s$ ). Der NRMSE berechnet sich aus der Standardabweichung der Unterschiede zwischen den vorhergesagten (S) und den beobachteten Werten (O), geteilt durch den Wertebereich der beobachteten Werte:

$$NRMSE = 100 \sqrt{\frac{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (S_i - O_i)^2}{O_{max} - O_{min}}}$$

Der Spearmans Rangkorrelationskoeffizient, ergibt sich aus der Korrelation der Ränge der vorhergesagten und beobachteten Werte.

$$r_s = \frac{Cov(r_{g_x}, r_{g_y})}{s_{r_{g_x}} s_{r_{g_y}}}$$

$r_{g_x}$  = Ränge von  $x$

$s_{r_{g_x}}$  = Standardabweichung

#### Voranalysen

Zunächst wurden zur Optimierung des Modellsystems, zum Festlegen sinnvoller Parameterspannweiten und zur Ermittlung der Parametersensitivität einige Voranalysen durchgeführt. Zum einen wurden Simulationen mit allen möglichen Kombinationen von Parameterminimum und -maximum gerechnet, um den Range der Parameter möglichst eng zu setzen. Die lokale Sensitivität einzelner Parameter wurde ermittelt, indem für jeden Parameter  $p$  der minimale und der maximale Wert bei mittleren Werten der anderen Parameter zur Simulation genutzt und der Einfluss auf die Änderung aller Gütekriterien  $qc$  berechnet wurde (10). Bei allen Modellläufen wurde die Modellstruktur sukzessiv überprüft und verbessert.

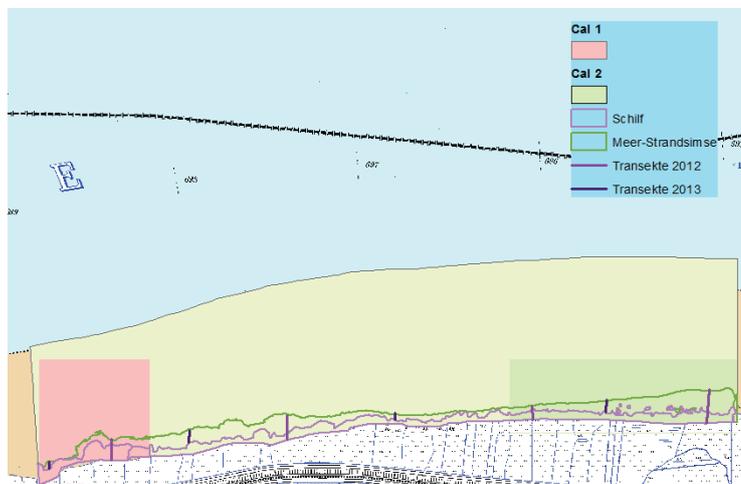
$$Sensitivität = \frac{\Delta qc}{\Delta p} \quad (10)$$

Zusätzlich wurde noch der Einfluss der „Spin-up“-Zeit durch Simulationen mit 1 bis 10 Jahren Vorlaufzeit ermittelt. Der „Spin up“ dient zur Ausbalan-

cierung der Modellbedingungen und damit zur Erstellung realistischer Anfangsbedingungen.

### Modell Parametrisierung (Kalibrierung)

Zur Modellkalibrierung wurden nur zwei Ausschnitte aus dem Untersuchungsgebiet Nordkehdingen verwendet, um die Rechenzeit zu verkürzen. Diese Ausschnitte befinden sich auf der westlichen bzw. östlichen Seite des Untersuchungsgebietes Nordkehdingen und beinhalten die Transekte 1, 2 und 4 (Abbildung 19). Der Ausschnitt Cal 1 zeichnet sich durch einen Rückgang des Meer-Strandsimsen-Gürtels aus, welcher sich im Gegensatz dazu im Ausschnitt Cal 2 stark ausbreitet.



**Abbildung 19** Zur Kalibrierung genutzte Ausschnitte aus dem Untersuchungsgebiet Nordkehdingen.

Zur Parameteridentifikation wurde eine Monte Carlo-Simulation durchgeführt (Doubilet et al. 1984). Für alle Modellparameter wurden die Werte innerhalb des vordefinierten Wertebereichs zufällig variiert. Auf diese Weise wurden Parametersets ermittelt, für die je eine Modellsimulation für den Zeitraum 2006 bis 2013 durchgeführt wurde. Die globale Sensitivität der einzelnen Modellparameter wurde anhand graphischer Auswertung der Ergebnisse ermittelt. Daraufhin wurden die Parameterbereiche neu definiert, was entweder zu einer Verkleinerung oder Verschiebung der Parameterbereiche führte. Diese Prozedur wurde wiederholt, bis für alle Parameter ein optimaler Wert festgestellt wurde.

### Modellgüte

Zur Bewertung der Modellgüte wurden Schwellenwerte zur Klassifizierung der Güteparameter in gute, intermediäre und schlechte Bereiche eingeführt (Tabelle 6).

**Tabelle 6 Schwellenwerte zur Bewertung der Güteparameter**

Güte	Schwellenwert	Güte	Schwellenwert
 gut	$\text{NRMSE} \leq 70$	 gut	$r_s \geq 0,7$
 intermediär	$\text{NRMSE} > 70$ und $\leq 100$	 intermediär	$r_s < 0,7$ und $\geq 0,3$
 schlecht	$\text{NRMSE} > 100$	 schlecht	$r_s < 0,3$

Die Güteparameter wurden für die Modellläufe mit dem ausgewählten Parameterset berechnet und anhand dessen die Modellgüte berechnet.

### Modellübertragbarkeit

Die Überprüfung der Modellübertragbarkeit erfolgte durch eine Modellsimulation mit den in den beiden Kalibrierungsgebieten (Cal 1 und Cal 2) ermittelten Parameterwerten im zweiten Untersuchungsgebiet (Krautsand). Zur Bewertung der Modellübertragbarkeit wurde der Unterschied zwischen der Modellgüte in den Kalibrierungsgebieten und der Modellgüte im Validierungsgebiet berechnet und wiederum Schwellenwerte zur Klassifizierung der Modellübertragbarkeit in gut, intermediär und schlecht eingeführt (Tabelle 7).

**Tabelle 7 Schwellenwerte zur Bewertung der Modellübertragbarkeit**

Übertragbarkeit	Schwellenwert	Übertragbarkeit	Schwellenwert
 gut	$\Delta \text{NRMSE} \leq 10$	 gut	$\Delta r_s \leq 0,1$
 intermediär	$\Delta \text{NRMSE} > 10$ und $\leq 50$	 intermediär	$\Delta r_s > 0,3$ und $< 0,1$
 schlecht	$\Delta \text{NRMSE} > 50$	 schlecht	$\Delta r_s < 0,3$

### **2.3.9 Einfluss der Habitatfaktoren auf Muster der raum-zeitlichen Vegetationsdynamik**

Um den Einfluss der einzelnen Habitatfaktoren auf die Muster der raumzeitlichen Vegetationsdynamik zu testen, wurden Modellläufe durchgeführt, in denen der Einfluss jedes Habitatfaktors einzeln unberücksichtigt gelassen wurde. Durch die Betrachtung der prozentualen Veränderung der Korrelation zwischen dem gemessenen und dem simulierten Muster konnte der Einfluss des jeweiligen Faktors auf alle Muster quantifiziert werden.

Zur Bewertung der Stärke des Einflusses wurde die prozentuale Änderung des Gütemaßes berechnet. Zur Sortierung der Einflüsse der Standortfaktoren

auf jedes einzelne Muster wurde eine Farbskala eingeführt, die auf dem Rang des Einflusses eines jeden Faktors basiert:

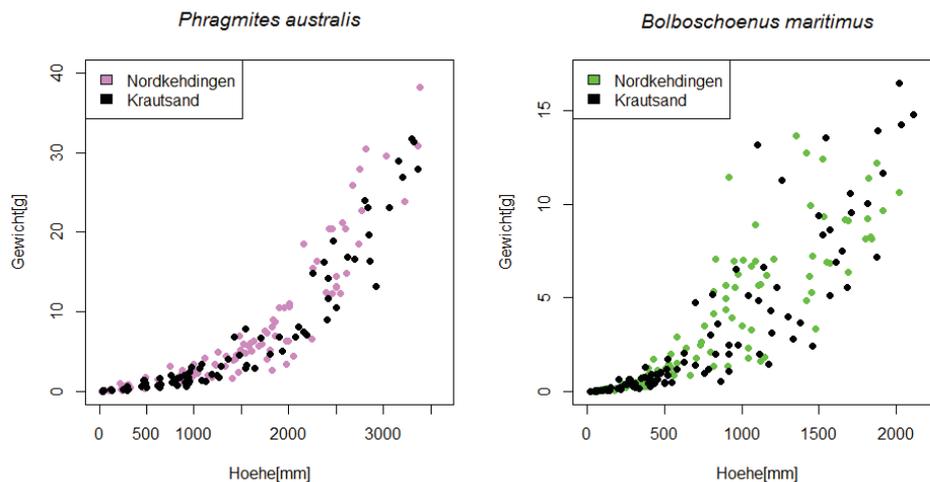
**Tabelle 8 Schwellenwerte zur Bewertung des Einflusses des Habitatfaktors**

Einfluss	Schwellwert
 oberes Drittel	$\geq 67 \%$
 mittleres Drittel	$< 67 \%$ und $\geq 33,3 \%$
 unteres Drittel	$< 33,3 \%$

### 3 Ergebnisse

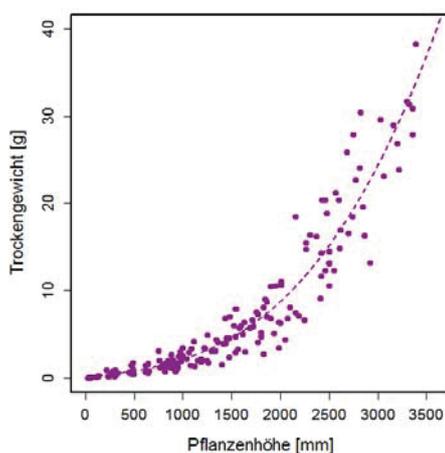
#### 3.1 Beziehung zwischen Pflanzenhöhe und Pflanzenmasse

Die in den beiden Untersuchungsgebieten gesammelten Rameten ermöglichen die Parametrisierung eines Zusammenhangs zwischen der Pflanzenhöhe und dem Trockengewicht von Schilf (*Phragmites australis*) und Meer-Strandsimse (*Bolboschoenus maritimus*). Es stellte sich heraus, dass sich diese Beziehungen für beide Arten zwischen den beiden Untersuchungsgebieten kaum unterscheiden (Abbildung 20), so dass ein gemeinsamer Zusammenhang angenommen werden konnte ( $y = 1,42 \times 10^{-3}x - 1,91 \times 10^{-8}x^2 + 7,5 \times 10^{-10}x^3$ , korrigiertes  $R^2$ : 0,98, p-Wert:  $< 2,2 \times 10^{-16}$  (Abbildung 21).



**Abbildung 20** Beziehung zwischen Höhe und Trockengewicht einzelner Rameten – Unterschied zwischen den Untersuchungsgebieten.

Bei der Meer-Strandsimse hingegen schien dieser Zusammenhang zunächst sehr viel schwächer ausgeprägt zu sein (Abbildung 23, alle Datenpunkte).



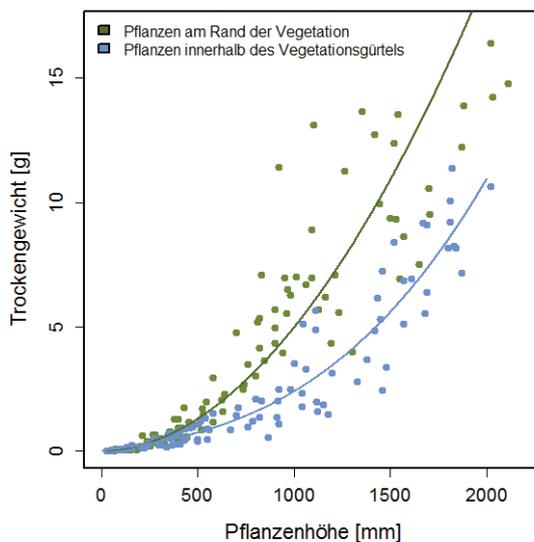
Durch Beobachtungen im Gelände wurde vermutet, dass dies mit dem Vorhandensein zweier unterschiedlicher Wachstumstypen zu tun haben könnte. Die Pflanzen am wasserseitigen Rande des Vegetationsgürtels waren dicker als die Pflanzen innerhalb der Vegetation (Abbildung 22).

**Abbildung 21** Beziehung zwischen Höhe und Trockengewicht von *Phragmites australis*-Rameten.



**Abbildung 22 Die beiden Wachstumsformen der Meer-Strandsimse, links: am Rande des Vegetationsgürtels, rechts: innerhalb des Vegetationsgürtels.**

In Abbildung 23 ist tatsächlich ein deutlicher Unterschied in der Beziehung zwischen der Höhe und dem Trockengewicht am Rande der Vegetation und innerhalb des Vegetationsgürtels zu erkennen. Aus diesem Grund wurden für die zwei Wachstumsformen zwei Funktionen an die Daten angepasst. Eine für die Pflanzen am Rande des Vegetationsgürtels ( $y = e^{-11,8} \times x^{1,94}$ , korrigiertes  $R^2$ : 0,90, p-Wert:  $< 2,2 \times 10^{-16}$ ) und eine für die Pflanzen innerhalb der Vegetation ( $y = 9,67 \times 10^{-4}x + 6,11 \times 10^{-7}x^2 + 8,21 \times 10^{-10}x^3$ , korrigiertes  $R^2$ : 0,98, p:  $< 2,2 \times 10^{-16}$ )



Die Rameten am Rande des Vegetationsgürtels hatten nicht nur einen größeren Durchmesser und damit ein höheres Verhältnis zwischen Trockengewicht und Pflanzenhöhe, sondern auch weniger Blüten als die Pflanzen innerhalb der Vegetation.

**Abbildung 23 Beziehung zwischen Höhe und Trockengewicht einzelner *Bolboschoenus maritimus*-Pflanzen.**

### 3.2 Der Einfluss der gemessene Standortfaktoren auf die Biomasseproduktion

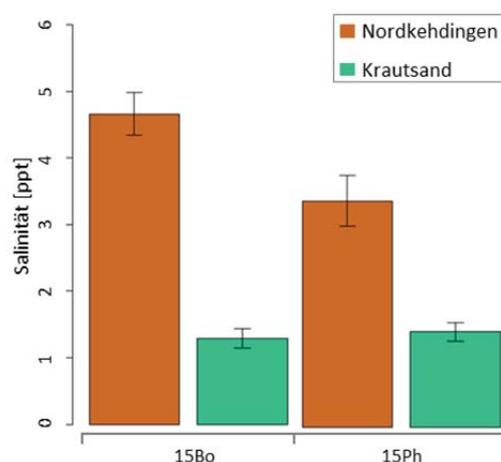
Im Laufe der Analyse stellte sich heraus, dass Transekt 5 im Untersuchungsgebiet Krautsand aufgrund einer stark abweichenden Sedimentationsdynamik nicht mit den restlichen Transekten vergleichbar war. Bei allen Transekten kam es zu einer mehr oder weniger starken Sedimentation. Transekt 5 war allerdings durch eine starke Erosion gekennzeichnet. Aus mangelnder Vergleichbarkeit wurde dieser Transekt in der folgenden Analyse nicht berücksichtigt. Die Messzeitpunkte werden im Folgenden mit den Ziffern 1-5 bezeichnet (Tabelle 1).

#### Longitudinaler Verlauf der Salinität

Die über den gesamten Aufnahmezeitraum gemittelte Salinität unterschied sich signifikant zwischen dem UG Nordkehdingen mit  $4 \pm 0,15$  ppt und dem UG Krautsand mit  $1,2 \pm 0,06$  ppt (Mann-Whitney U-Test,  $p < 0,001$ ) (Abbildung 24). Innerhalb der jeweiligen Untersuchungsgebiete gab es dagegen keine statistisch belegbaren Unterschiede der Salinität. Die höchste Salinität wurde mit  $4,66 \pm 0,32$  ppt in den 15Bo Plots im UG Nordkehdingen gemessen.

#### Einfluss der Salinität auf die Vegetation

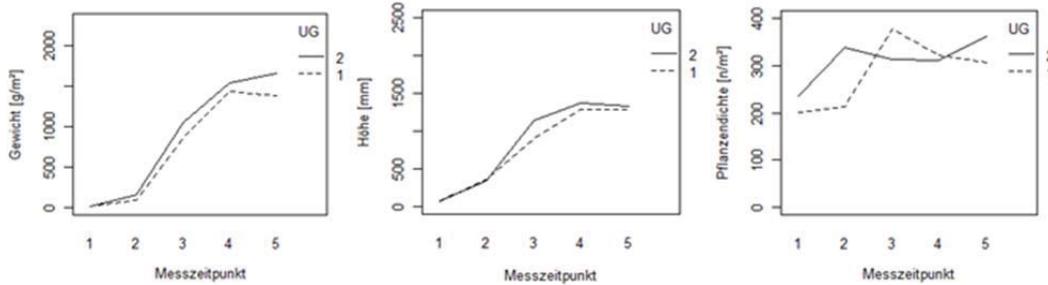
Die Untersuchungsgebiete Nordkehdingen und Krautsand befinden sich beide im oligohalinen Bereich der Unterelbe. Dennoch unterscheiden sich die Salinitäten sowohl im Boden- als auch im Flusswasser stark. Um festzustellen, ob Salinitätsunterschiede in diesem Bereich einen Einfluss auf die Vitalität von *Bolboschoenus maritimus* und *Phragmites australis* haben, werden hier die Ergebnisse der beiden Untersuchungsgebiete miteinander



verglichen. Hierfür wurden ausschließlich die Messstellen verwendet, die innerhalb des jeweiligen Vegetationsgürtels liegen, d. h. die 15Bo und 15Ph Plots, da hier weder eine Ausbreitungs- noch eine Konkurrenzsituation vorlagen.

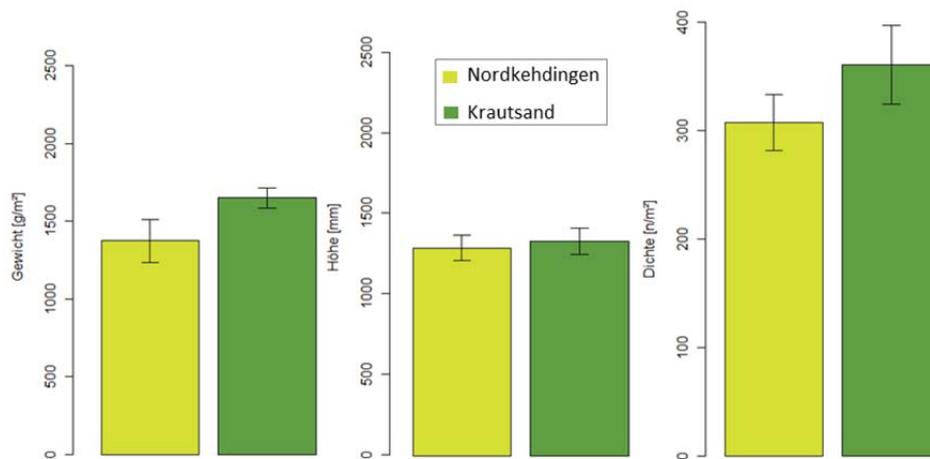
**Abbildung 24** Bodenwassersalinitäten in Nordkehdingen und Krautsand (Fehlerbalken: Standardfehler)

Die Entwicklung der lebenden Biomasse von *Bolboschoenus maritimus* lief in beiden Untersuchungsgebieten sehr ähnlich ab (Abbildung 25, links). In beiden Gebieten kam es 2012 erst ab Mai zu einer stärkeren Zunahme der Biomasse, die bis Juli anhielt. Zwischen Juli und August kam es in Krautsand zu einer weiteren leichten Zunahme, während die Biomasse in Nordkehdingen wieder abnahm. Trotz der leicht höheren Werte in Krautsand konnte mittels ANOVA kein signifikanter Unterschied innerhalb der Vegetationsperiode ermittelt werden ( $p = 0,1966$ ). Auch das Pflanzenwachstum verlief in beiden Gebieten sehr ähnlich (Abbildung 25, Mitte). Im April und Mai konnte kein signifikanter Unterschied in der Höhe ermittelt werden. Nur im Juni waren die Pflanzen in Krautsand etwas höher als in Nordkehdingen. Diese Differenz reduzierte sich allerdings bis zum Juli wieder. Die Pflanzendichte schwankte in beiden Untersuchungsgebieten über den gesamten Messzeitraum (Abbildung 25, rechts). In beiden Untersuchungsgebieten kam es während der Vegetationsperiode zu einer Abnahme der Rametenzahl. Außer im Juni wurde in Krautsand durchgängig eine höhere Pflanzendichte als in Nordkehdingen gemessen. Die Unterschiede der Dichtentwicklung waren allerdings nicht signifikant ( $p = 0,2845$ ).



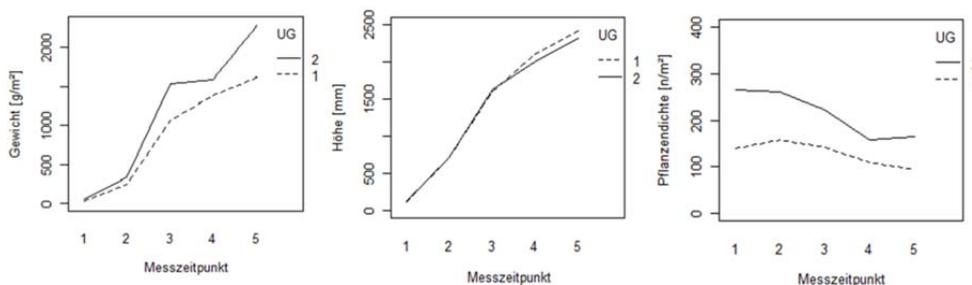
**Abbildung 25** Zeitliche Entwicklung der betrachteten Vitalitätsparameter bei *Bolboschoenus maritimus*, UG 1 = Nordkehdingen, UG 2 = Krautsand.

Ein Vergleich der Vitalitätsparameter von *Bolboschoenus maritimus* im August, also zum Ende der Vegetationsperiode, lässt kaum Unterschiede zwischen den Untersuchungsgebieten erkennen (Abbildung 26). Die Plots in Nordkehdingen weisen eine leicht niedrigere Biomasse, sehr ähnliche Pflanzenhöhen und eine etwas höhere Pflanzendichte auf als die in Krautsand.



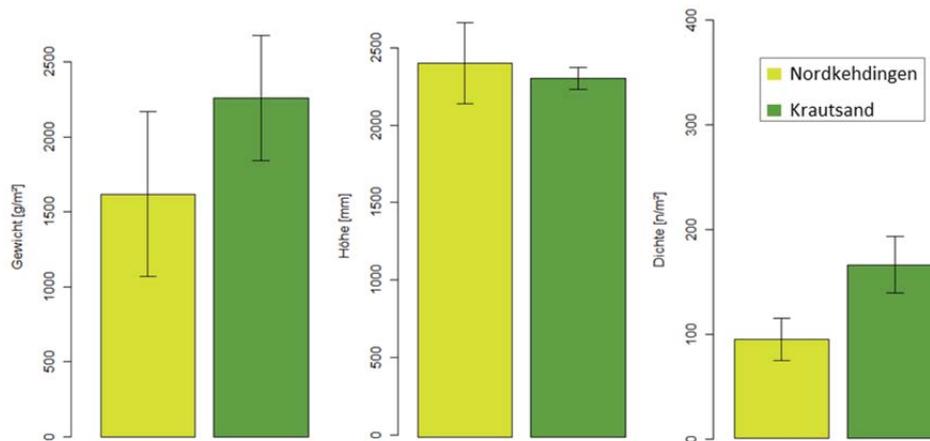
**Abbildung 26** Vergleich der Vitalitätsparameter von *Bolboschoenus maritimus* am Ende der Wachstumsperiode (Fehlerbalken: Standardfehler).

Bei *Phragmites australis* war zwischen April und Mai schon eine deutliche Zunahme der Biomasse in beiden Untersuchungsgebieten erkennbar (Abbildung 27, links). Aber auch hier begann eine starke Biomasseproduktion erst ab Mai und setzte sich bis zum Ende der Datenerfassung fort. Es konnte kein signifikanter Unterschied der Biomassen zwischen den Untersuchungsgebieten ermittelt werden. Das Wachstum der Schilfpflanzen unterschied sich zwischen April und Juni nicht zwischen den Untersuchungsgebieten, die Höhe der Pflanzen nahm stetig von ca. 120 mm auf ca. 1610 mm zu. In Abbildung 27 (rechts) ist auffällig, dass in beiden Untersuchungsgebieten ein abnehmender Trend der Pflanzendichte feststellbar war. Auch ist erkennbar, dass die Dichte in Krautsand deutlich höher war als in Nordkehdingen. Das wird auch durch die ANOVA bestätigt ( $p < 0,01$ ).



**Abbildung 27** Zeitliche Entwicklung der betrachteten Vitalitätsparameter bei *Phragmites australis*.

Auch ein Vergleich der Vitalitätsparameter von *Phragmites australis* im August zeigt nur leichte Unterschiede zwischen den Untersuchungsgebieten (Abbildung 28). Die Plots in Nordkehdingen weisen eine etwas niedrige Biomasse und Pflanzendichte und fast gleiche Pflanzenhöhen auf.



**Abbildung 28** Vergleich der Vitalitätsparameter von *Phragmites australis* am Ende der Wachstumsperiode (Fehlerbalken: Standardfehler).

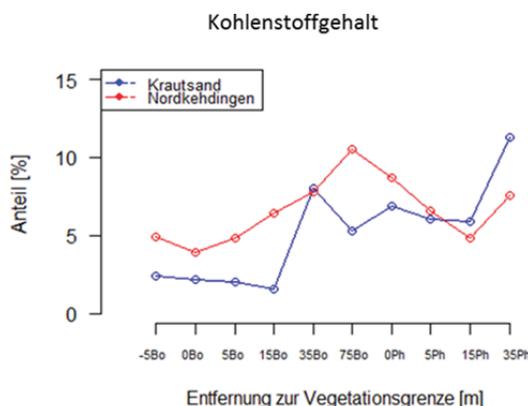
Trotz signifikanter Salinitätsunterschiede zwischen Krautsand und Nordkehdingen kam es sowohl für *Bolboschoenus maritimus*, als auch für *Phragmites australis* in beiden Untersuchungsgebieten zu einer sehr ähnlichen Entwicklung der Vitalitätsparameter „Biomasse“, „Pflanzenhöhe“ und „Pflanzendichte“. Nur die Pflanzendichte war über die gesamte Vegetationsperiode betrachtet in Krautsand signifikant höher.

### 3.2.1 Einfluss vertikaler Standortgradienten auf die Biomasseproduktion der Röhrichte

In diesem Teil der Arbeit wurde untersucht, wie sich die oberirdische und unterirdische Biomasse auf senkrecht zur Fließrichtung angelegten Transekten verhält und ob abiotische Faktoren einen Einfluss auf die Produktivität haben.

#### Vertikaler Verlauf der Standortfaktoren

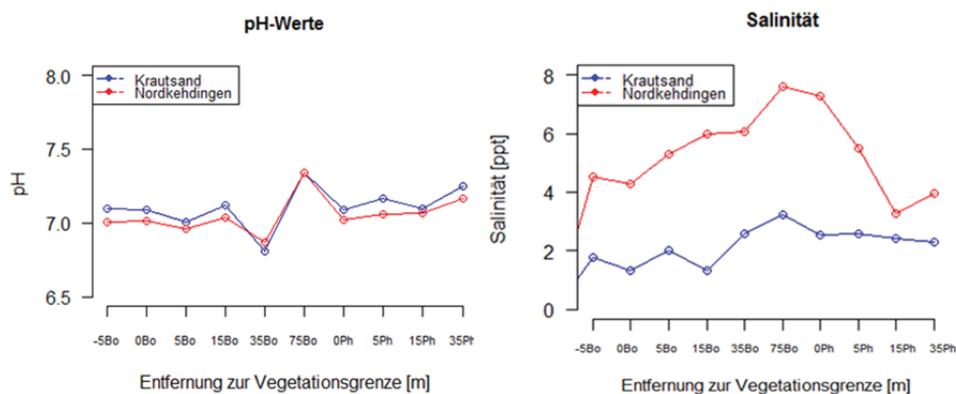
Der organische Kohlenstoffgehalt war in allen Proben sehr niedrig und überschritt nur zweimal 10 % (Nordkehdingen: 75Bo und Krautsand: 35Ph).



Jedoch ist in Abbildung 29 zu erkennen, dass der organische Anteil auf beiden Flächen am wasserseitigen Rand des Vegetationsgürtels niedriger war als in der Mitte, auch wenn kein eindeutiger vertikaler Gradient vorliegt.

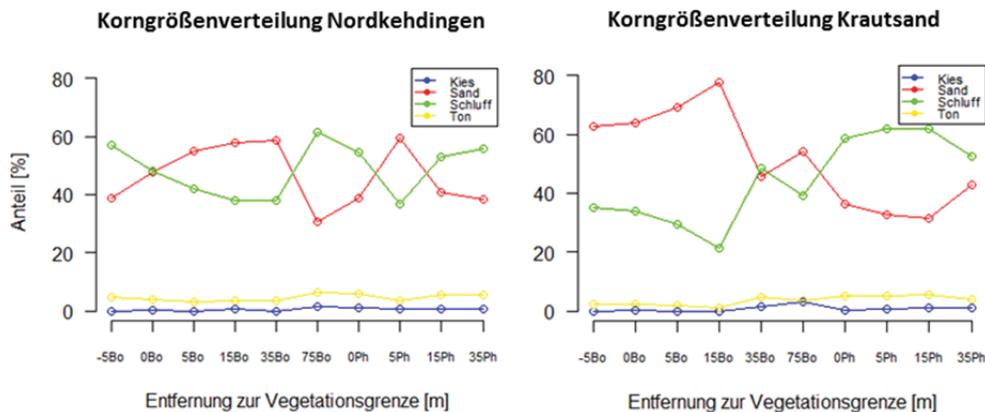
**Abbildung 29** Organischer Kohlenstoffgehalt entlang der Transekte.

Der Verlauf der pH-Werte entlang der Transekte verhielt sich in beiden Untersuchungsgebieten sehr ähnlich (Abbildung 30): Die Werte aller Plots lagen im neutralen Bereich und wiesen keinen Gradienten auf. Im vorhergehenden Teil wurde schon untersucht, ob sich mit dem verringerten Salzgehalt des Tidewassers stromaufwärts die durchschnittliche Biomasse erhöht. Interessant ist jedoch auch, ob sich innerhalb einer Pflanzengesellschaft die Salinität entlang eines landeinwärts gerichteten Transekts verändert. Die Mittelwerte der Salinität der beiden Untersuchungsgebiete wichen stark voneinander ab (Abbildung 30). Nordkehdingen wies durchgängig deutlich höhere Werte auf als Krautsand. Das Salinitätsmaximum in Nordkehdingen lag bei 7,61 ppt und in Krautsand bei 3,22 ppt. Beide Untersuchungsgebiete hatten aber gemein, dass kein vertikaler Salinitätsgradient vorhanden war.



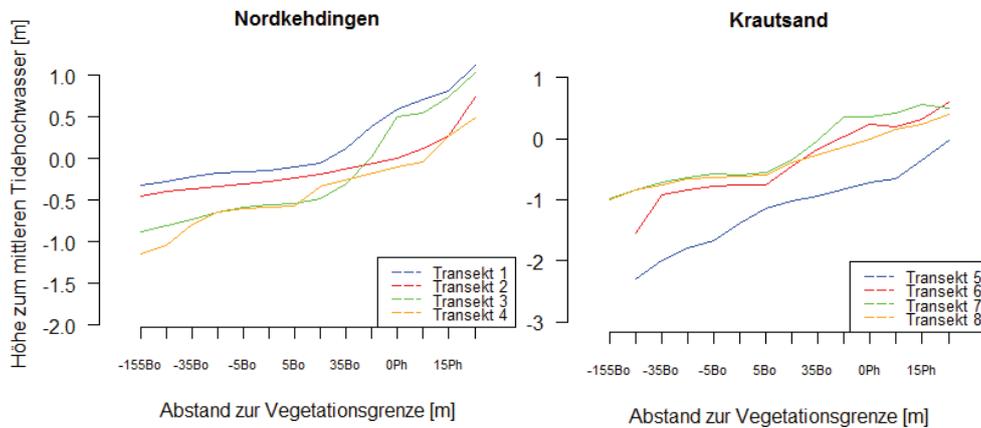
**Abbildung 30** pH-Werte und Salinität entlang der Transekte.

Aufgrund der niedrigen Kies- und Tonanteile verhielten sich die Sand- und Schluffanteile gegenläufig (Abbildung 31). Vergleicht man die Anteile in den beiden Untersuchungsgebieten, zeigen diese einen unterschiedlichen Verlauf, aber keinen vertikalen Gradienten. Der Tonanteil war in allen Transekten sehr gering und wies keinen Gradienten auf.



**Abbildung 31** Korngrößenverteilung, links: Nordkehdingen, rechts: Krautsand

Betrachtet man die Höhe zum mittleren Tidehochwasser der einzelnen Transekte, so ist zu erkennen, dass alle Messpunkte im *Bolboschoenus maritimus*-Gürtel unterhalb des mittleren Tidehochwassers lagen (Abbildung 32).

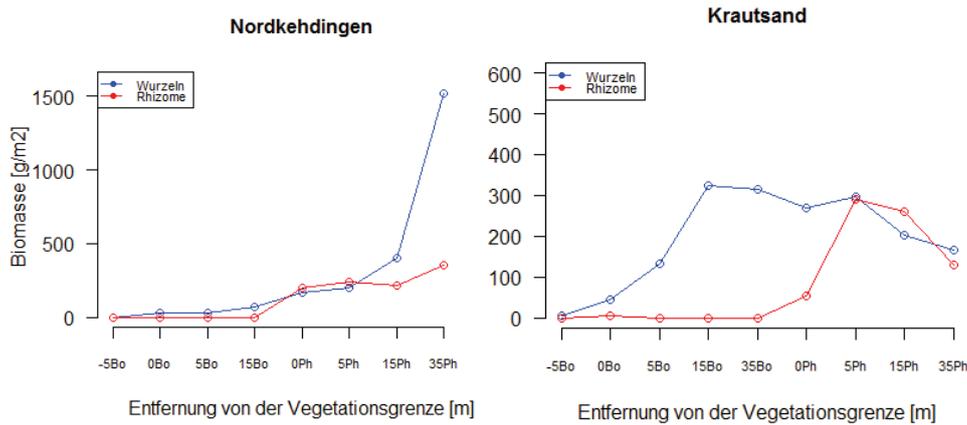


**Abbildung 32** Höhe der Messpunkte in Relation zum mittleren Tidehochwasser (0 m).

Der *Phragmites australis*-Gürtel lag bei allen Transekten (bis auf Transekt 5) teilweise oberhalb des mittleren Tidehochwassers. Die Transekte in Nordkehdingen lagen insgesamt deutlich höher als die in Krautsand. In Nordkehdingen begann der niedrigste Transekt bei -1,1 m und in Krautsand bei mehr als -2,2 m. Der höchste Plot lag in Nordkehdingen bei 1,2 m über dem mittleren Tidehochwasser und in Krautsand bei nur 0,8 m.

### Vertikaler Verlauf der unterirdischen Biomasse

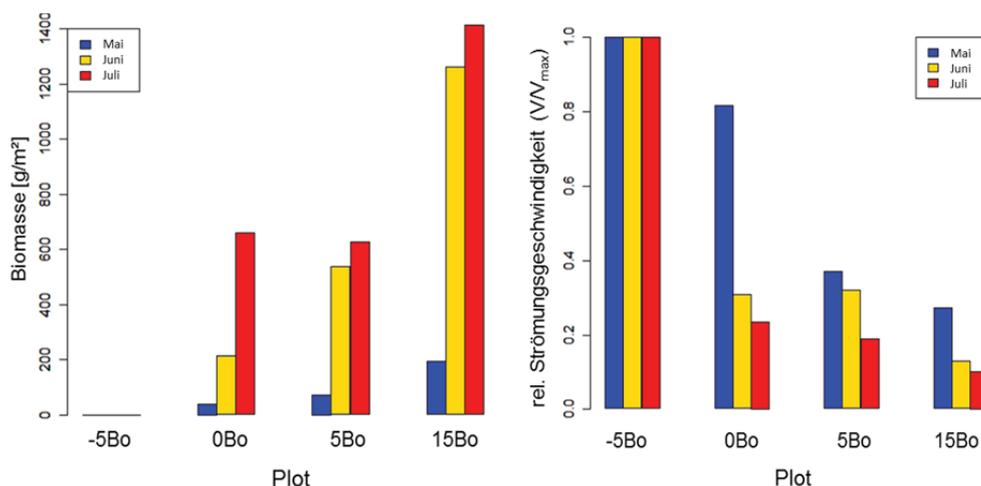
In Nordkehdingen nahm sowohl die Wurzel- als auch die Rhizommasse bis zum letzten Messpunkt (35Ph) zu (Abbildung 33, links). Im Vegetationsgürtel von *Bolboschoenus maritimus* war nur sehr wenig oder gar keine Rhizombiomasse vorhanden. Ab Messpunkt 0Ph lag die Masse der Rhizome bei ca. 200 g/m<sup>2</sup> und stieg landeinwärts bis zum Ende (35Ph) auf ca. 300 g/m<sup>2</sup>. Die Wurzelbiomasse stieg bis zum Ende des Transektes auf über 1500 g/m<sup>2</sup>. In Krautsand (Abbildung 33, rechts) nahm die Wurzelmasse zunächst landeinwärts zu und erreichte den höchsten Wert an Punkt 15Bo (325 g/m<sup>2</sup>). Daraufhin sank die Biomasse der Wurzeln stetig bis zum Ende des Transektes (Plot 35Ph). Die Masse der Rhizome war auch hier im *Bolboschoenus maritimus*-Bestand sehr gering. Am Messpunkt 0Bo wurde eine Masse von 7 g/m<sup>2</sup> gemessen. Ab 0Ph stieg die Masse der Rhizome deutlich an und erreichte bei 5Ph den höchsten Wert (292 g/m<sup>2</sup>). Bis zum Plot 35Ph sank die Rhizommasse auf fast die Hälfte. Die Werte der beiden Untersuchungsgebiete unterschieden sich stark voneinander. In Nordkehdingen lag die höchste Wurzelmasse bei über 1500 g/m<sup>2</sup> und in Krautsand bei ca. 300 g/m<sup>2</sup>.



**Abbildung 33** Unterirdische Biomasse [g/m<sup>2</sup>] in Abhängigkeit von der Entfernung zur Vegetationsgrenze [m].

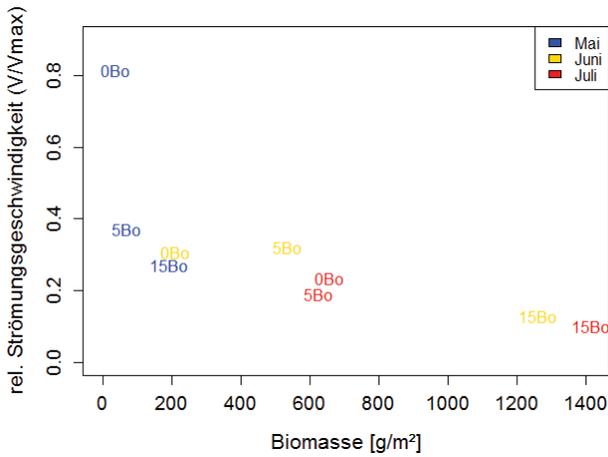
### 3.2.2 Gegenseitige Beeinflussung von Vegetation und Strömungsgeschwindigkeit im *Bolboschoenus maritimus*-Gürtel

Mit dem Voranschreiten der Vegetationsperiode war eine deutliche Zunahme der Biomasse zu erkennen (Abbildung 34, links). Außerdem nahm diese vom Rande des Vegetationsgürtels landeinwärts zu. Nur bei der letzten Messung (Juli) war eine Abnahme der Biomasse von Plot 0Bo zu Plot 5Bo zu erkennen. In Abbildung 34 (rechts) ist die relative Strömungsgeschwindigkeit in jedem Strömungsplot dargestellt. Hierfür wurde die mittlere Strömungsgeschwindigkeit in jedem Plot durch die mittlere Strömungsgeschwindigkeit im vegetationsfreien Bereich (-5Bo) geteilt. Es ist zu erkennen, dass die relative Strömungsgeschwindigkeit von der Vegetationsgrenze in die Vegetation schon im Mai abnimmt (blaue Balken), diese Abnahme sich aber noch im Laufe der Vegetationsperiode verstärkt.

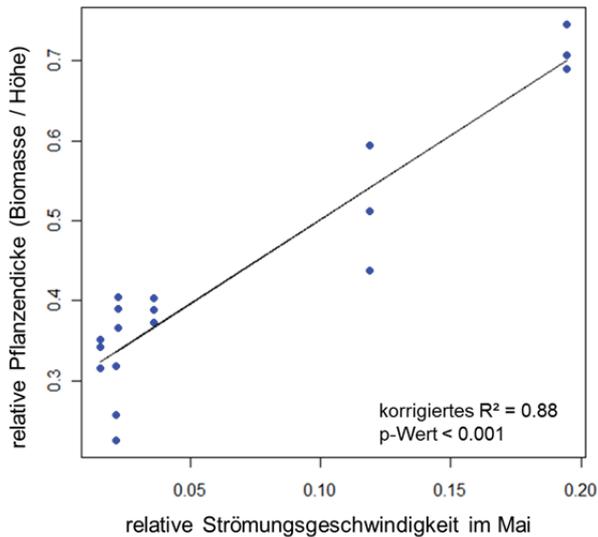


**Abbildung 34** links: Änderung der Biomasse an den Strömungsmessstellen mit der Zeit, rechts: Änderung der relativen Strömungsgeschwindigkeit ( $V/V_{max}$ ) in jedem Plot mit der Zeit.

Trägt man die Strömungsgeschwindigkeit direkt gegen die Biomasse auf (Abbildung 35), sieht man auch hier den negativen Zusammenhang zwischen der Biomasse und der Strömungsgeschwindigkeit.



Im Plot 0Bo, also am Rand des Vegetationsgürtels, ist dieser Zusammenhang besonders stark und wird immer schwächer, je tiefer das Wasser in den Vegetationsgürtel eindringt (5Bo, 15Bo). Die Rameten von *Bolboschoenus maritimus* weisen zwei unterschiedliche Wachstumstypen auf (Abbildung 23).



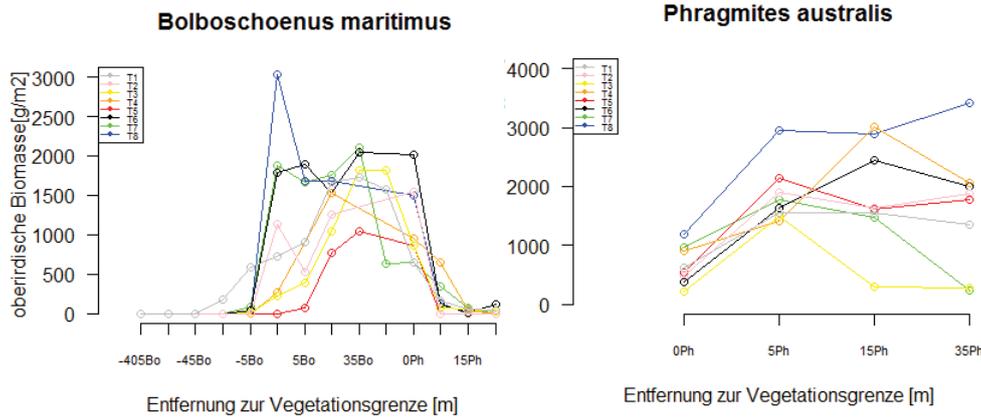
**Abbildung 35 Zusammenhang zwischen Biomasse und Strömungsgeschwindigkeit.**

**Abbildung 36 Einfluss der Strömungsgeschwindigkeit auf den relativen Pflanzendurchmesser.**

Dass diese morphologischen Unterschiede stets am Rande der Vegetation auftraten, legt einen Zusammenhang mit der Strömungsgeschwindigkeit nahe. Die Tatsache, dass es einen klaren positiven Zusammenhang zwischen relativer Fließgeschwindigkeit am Anfang der Vegetationsperiode und der Pflanzendicke am Ende der Vegetationsperiode gibt, bestätigt die Vermutung (Abbildung 36), dass eine höhere Fließgeschwindigkeit zu dickeren Rameten führt.

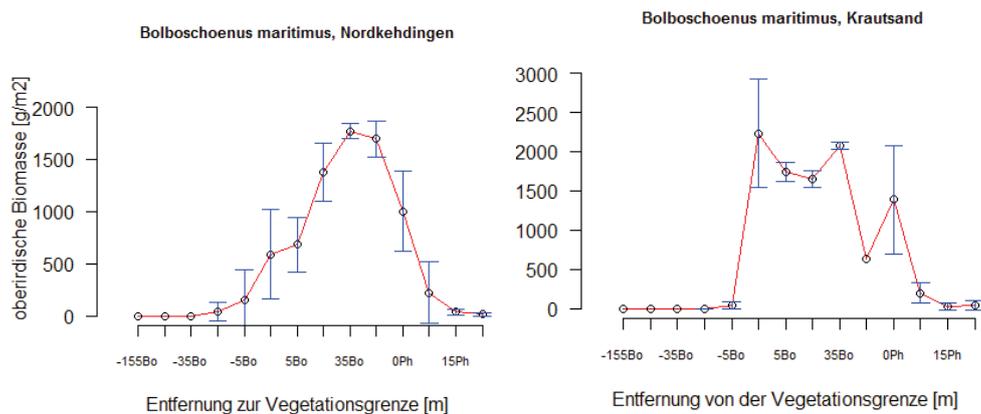
### Vertikaler Verlauf der oberirdische Biomasse

Die oberirdische Biomasse der beiden Pflanzenarten variierte stark zwischen den Transekten (Abbildung 37).



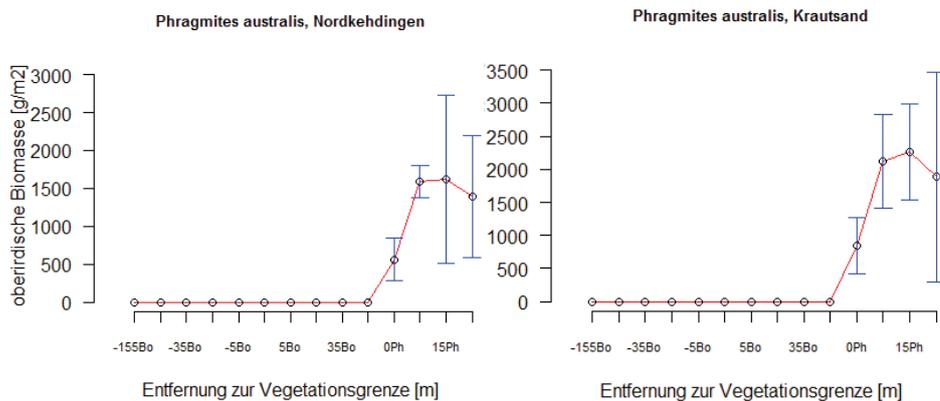
**Abbildung 37** Übersicht der oberirdischen Biomasse aller Transekte in Abhängigkeit zum Messpunkt; *Bolboschoenus maritimus* (links), *Phragmites australis* (rechts).

Im Mittel wurde in Nordkehdingen (Abbildung 38, links) bis zum Messpunkt -35Bo keine Strandsimsen-Biomasse gemessen. Weiter in den Vegetationsgürtel hinein stieg die Biomasse kontinuierlich an, bis sie bei 35Bo den höchsten Wert ( $1772 \text{ g/m}^2$ ) erreichte. Weiter landeinwärts nahm die Biomasse ab. Die Standardabweichung war sowohl am Anfang und Ende des Transekts sehr gering. Am höchsten war sie an den Messpunkten 0Bo ( $383 \text{ g/m}^2$ ) und 0Ph ( $429 \text{ g/m}^2$ ). In Krautsand lag die oberirdische Biomasse bis -5Bo kontinuierlich unter  $50 \text{ g/m}^2$  (Abbildung 37, rechts). Bei 0Bo erreichte sie eine Höhe von  $2232 \text{ g/m}^2$  und sank dann wieder. Der Graph hat ein zweites lokales Maximum bei Plot 45Bo mit  $2076 \text{ g/m}^2$  und ein drittes bei Plot 0Ph mit  $1389 \text{ g/m}^2$ . Die Standardabweichung war in Krautsand wie auch in Nordkehdingen bei Plot 0Bo und 0Ph am größten. Die Maxima der oberirdischen Biomassewerte in Krautsand waren verglichen mit denen von Nordkehdingen ein wenig höher. Zudem zeigt der Graph einen leicht anderen Verlauf.



**Abbildung 38** Die oberirdischen Biomasse von *Bolboschoenus maritimus* [ $\text{g/m}^2$ ] in Abhängigkeit der Entfernung zur Vegetationsgrenze [m], Nordkehdingen (links), Krautsand (rechts).

Die oberirdische Biomasse von *Phragmites australis* in Nordkehdingen nahm mit Eintritt in den Schilfgürtel zunächst stark zu und am landseitigen Ende des Transekts (35Ph) wieder etwas ab (Abbildung 39, links). Die Standardabweichung war an Plot 15Ph mit 1106 g/m<sup>2</sup> am höchsten. In Krautsand nahm die Biomasse von *Phragmites australis* einen sehr ähnlichen Verlauf (Abbildung 39, rechts). Insgesamt war die Standardabweichung an allen Messpunkten sehr hoch und lag zwischen 422 und 1590 g/m<sup>2</sup>. Die Biomassewerte in Krautsand waren etwas höher als die in Nordkehdingen.



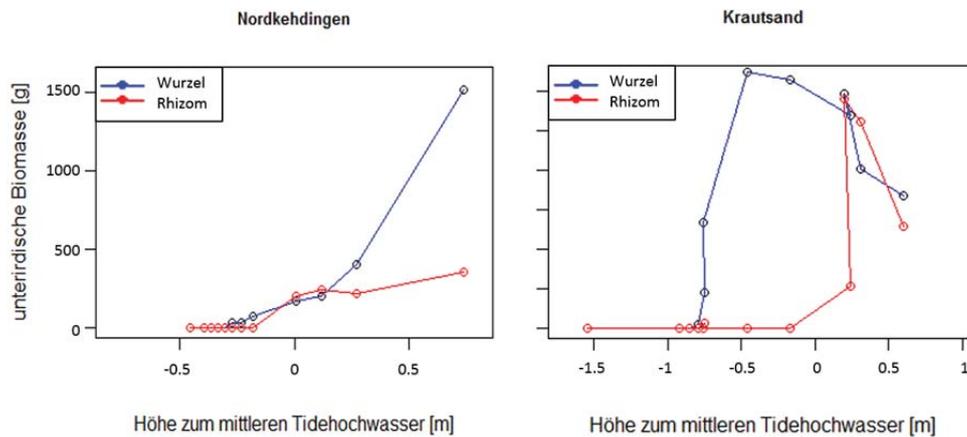
**Abbildung 39** Die oberirdischen Biomasse von *Phragmites australis* [g/m<sup>2</sup>] in Abhängigkeit der Entfernung zur Vegetationsgrenze [m] in Nordkehdingen (links) und Krautsand (rechts).

### Einfluss der Standortfaktoren auf die Vegetation

Aus einem Vergleich der vertikalen Verläufe der abiotischen Faktoren mit dem Verlauf der Biomasseproduktion der beiden Arten lassen sich erste Rückschlüsse auf mögliche Zusammenhänge ziehen. Da der organische Kohlenstoffgehalt, der pH-Wert, die Salinität und die Korngrößen keine vertikalen Gradienten aufwiesen, kann davon ausgegangen werden, dass diese Faktoren keinen Einfluss auf die vertikale Zonierung der beiden Pflanzenarten hatten. Da die Höhe zum mittleren Tidehochwasser einen vertikalen Gradienten aufwies, wurde diese im nächsten Schritt direkt gegen die Biomasse geplottet.

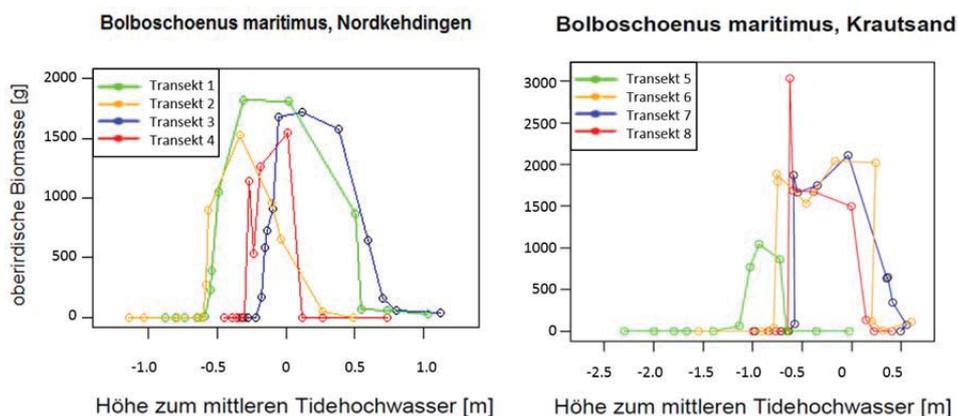
Die unterirdische Biomasse nahm in Nordkehdingen mit zunehmender Höhe relativ zum mittleren Tidehochwasser zu (Abbildung 40, links). Die Zunahme der Wurzelmasse war jedoch größer als die der Rhizome. Die unterirdische Biomasse in Krautsand begann relativ zum mittleren Tidehochwasser niedriger, war insgesamt geringer als in Nordkehdingen und nahm zum Ende des Transekts hin sogar wieder ab (Abbildung 40, rechts). Die maximale Biomasse wurde in Nordkehdingen bei 0,74 m über

dem mittleren Tidehochwasser und in Krautsand bei -0,46 m unter MThw gemessen. Der Bereich, in dem Biomasse ausgebildet wurde begann in Nordkehdingen bei -0,3 m und in Krautsand bei mehr als -0,7 m Abstand zum mittleren Tidehochwasser.



**Abbildung 40** Darstellung der unterirdischen Biomasse (blau: Wurzeln; rot: Rhizome) in Abhängigkeit zur Höhe zur mittleren Tidehochwasserlinie in Nordkehdingen (links) und Krautsand (rechts).

Das Wachstum von oberirdischer Biomasse von *Bolboschoenus maritimus* begann in Nordkehdingen in Transekt 3 und 4 bei -0,6 m unterhalb des MThw (Abbildung 41, links). In den Transekten 1 und 2 wurde erst zwischen -0,3 m und -0,15 m relativ zum mittleren Tidehochwasser überhaupt Biomasse größer als 50 g/m<sup>2</sup> gemessen. Die maximale Strandsimsen-Biomasse wurde in allen Transekten zwischen -0,31 m und 0,11 m gemessen.

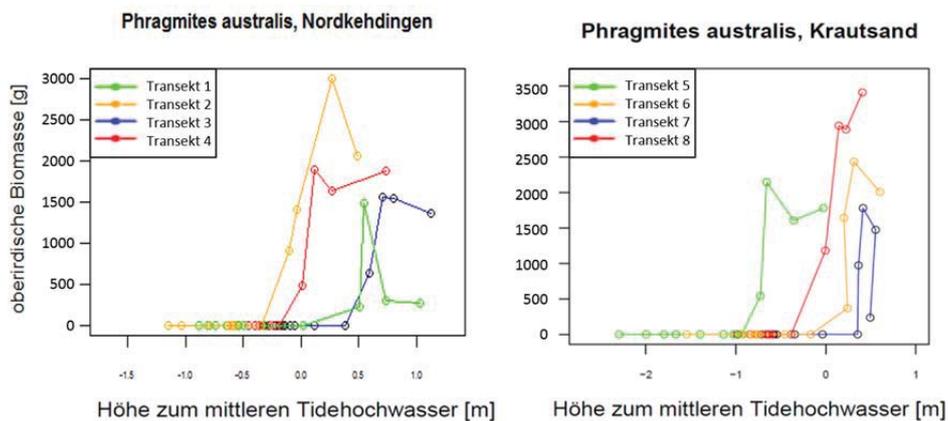


**Abbildung 41** Darstellung der oberirdischen Biomasse [g/m<sup>2</sup>] von *Bolboschoenus maritimus* in Abhängigkeit zur Höhe zur mittleren Tidehochwasserlinie, links: Nordkehdingen, rechts: Krautsand.

In Krautsand verhielt sich die oberirdische Biomasse von *Bolboschoenus maritimus* bezüglich des MThw in allen Transekten, bis auf Transekt 5 relativ ähnlich (Abbildung 41, rechts). Die Höhe der Messwerte stieg zwischen

-0,75 m und -0,59 m stark an und schwankte dann nur noch gering. Zwischen 0,15 m und 0,41 m relativ zum mittleren Tidehochwasser sank die Produktivität der Strandsimse deutlich. Nur Transekt 5 lag insgesamt deutlich niedriger und wies eine viel geringere Biomasse auf als die anderen Transekte.

Oberirdische Biomasse von *Phragmites australis* wurde in Nordkehdingen auf allen Transekten erst zwischen -0,1 (T4) und 0,59 m (T1) gemessen (Abbildung 42, links). Die maximalen Schilf-Biomassen lagen in sehr unterschiedlichen Abständen zum mittleren Tidehochwasser (T1: 0,6 m, T2: 0,12 m, T3: 0,5 m, T4: 0,27 m). In Krautsand stieg die oberirdische Biomasse am Transekt 5 schon bei -0,8 m relativen Abstand zum mittleren Tidehochwasser stark an. Im Gegensatz dazu nahm die Produktivität der anderen Transekte erst ab -0,005 m unter MThw zu.



**Abbildung 42** Darstellung der oberirdischen Biomasse [g/m<sup>2</sup>] von *Phragmites australis* in Abhängigkeit zur Höhe zur mittleren Tidehochwasserlinie, links: Nordkehdingen, rechts: Krautsand

### 3.3 Muster der raum-zeitlichen Vegetationsdynamik

Die Analyse der Vegetationskartierungen aus den Jahren 2010 und 2006 gab Informationen über die ersten beiden Muster, die Verbreitung und die Ausbreitung bzw. den Rückgang der beiden Pflanzenarten (*qc1*: Abbildung 43, *qc2*: Abbildung 44 und Abbildung 45). Die Strandsimse breitete sich in einem Großteil der beiden Untersuchungsgebiete aus. In Nordkehdingen kam es zu einem großflächigeren Rückgang im Westen des Untersuchungsgebietes; die stärkste Ausbreitung erfolgte im Osten. In Krautsand kam es vor allem im Südosten zum Rückgang der Strandsimse, im restlichen Teil des Untersuchungsgebietes breitete sich die Strandsimse aus. Das Schilf breitete sich in beiden Untersuchungsgebieten fast ausschließlich aus. Nur im Osten

des Untersuchungsgebietes Nordkehdingen kam es zu einem kleinen Rückgang der Schilfvegetation.

Die im Gelände erhobenen Daten ermöglichten eine Quantifizierung der oberirdischen Biomasse (*qc3*) auf allen Transekten und der unterirdischen Biomasse (*qc4* und *qc5*) auf den Transekten 2, 4, 6 und 8. Die oberirdische Biomasse der Meer-Strandsimse nahm mit Entfernung zum Watt zunächst zu und mit Beginn des Schilfgürtels dann wieder ab. Auch die oberirdische Biomasse vom Schilf nahm zunächst zu und erst am Ende des Schilfgürtels wieder leicht ab.

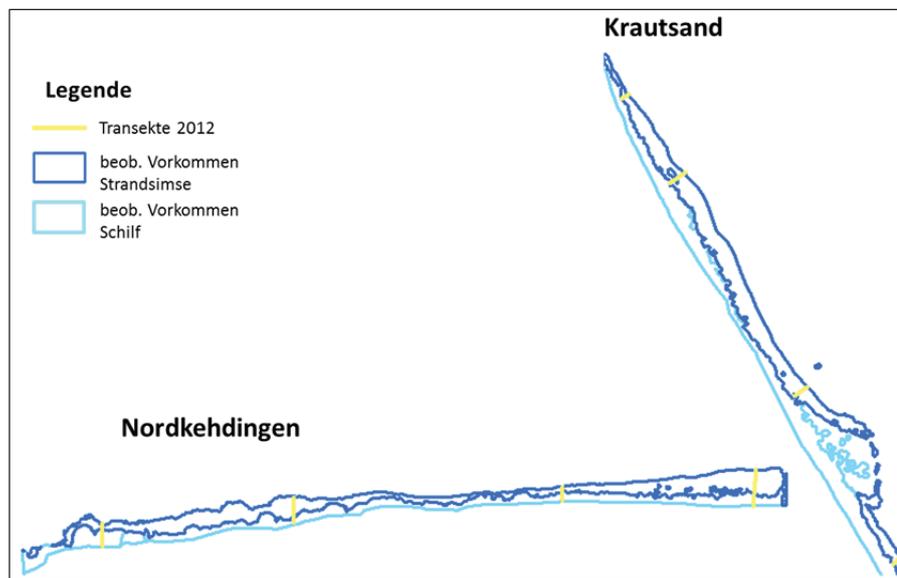


Abbildung 43 Vorkommen von Meer-Strandsimse und Schilf im Jahr 2010.

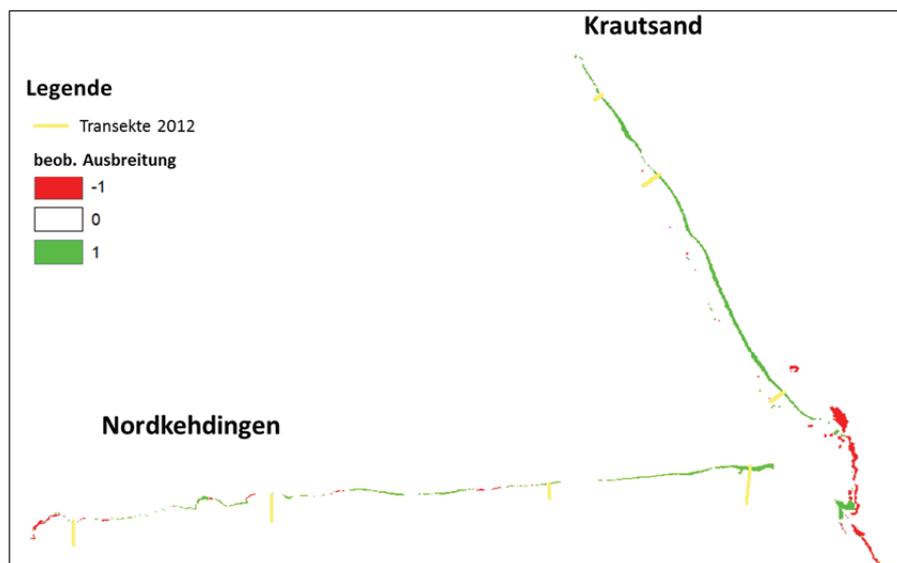


Abbildung 44 Ausbreitung der Meer-Strandsimse zwischen 2006 und 2010.

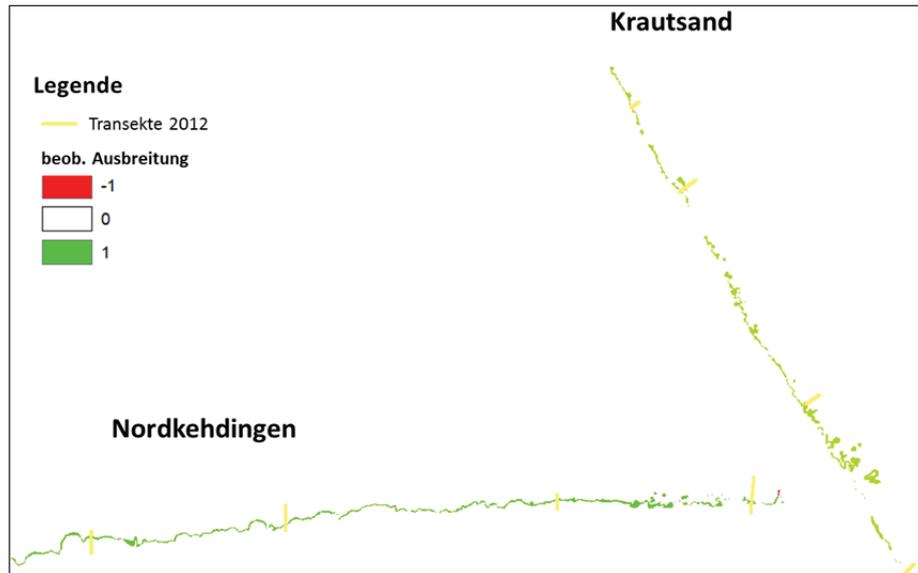


Abbildung 45 Ausbreitung des Schilfs zwischen 2006 und 2010.

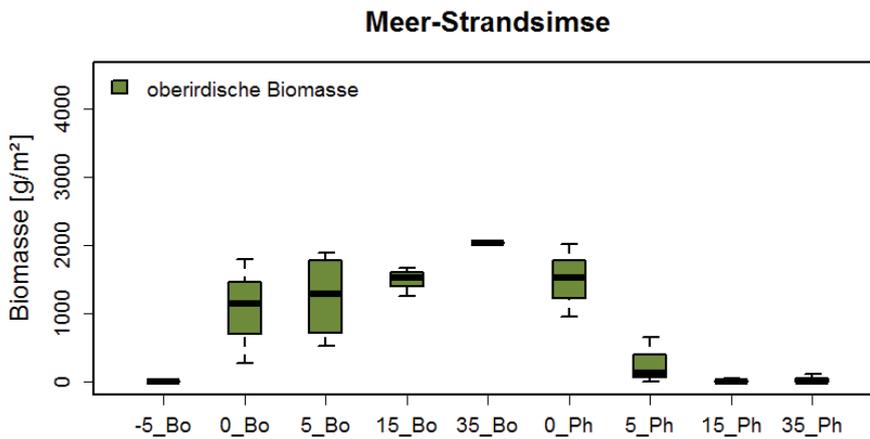


Abbildung 46 Oberirdische Biomasse der Meer-Strandsimse auf allen Transekten.

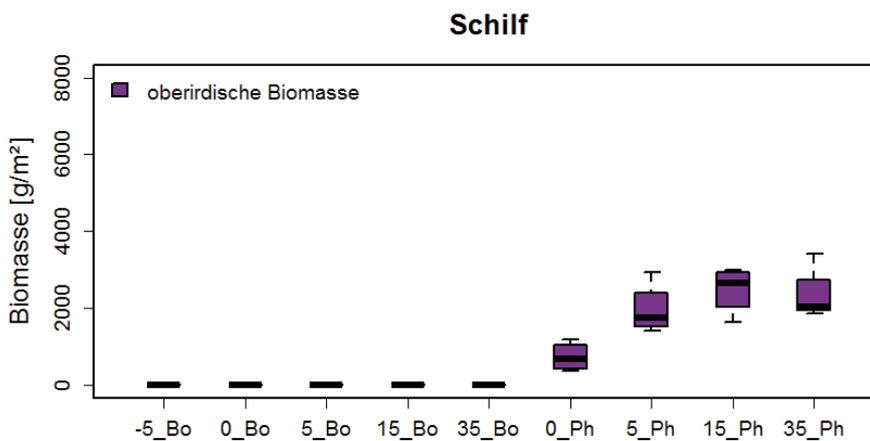


Abbildung 47 Oberirdische Biomasse des Schilfs auf allen Transekten.

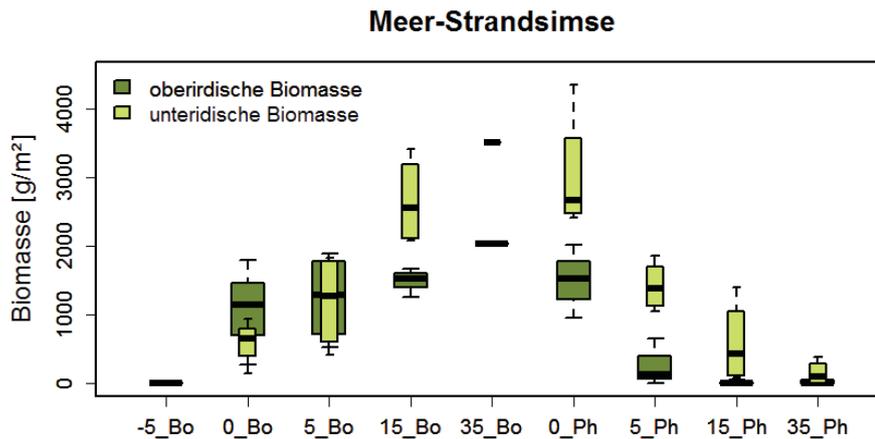


Abbildung 48 Unterirdische Biomasse der Strandsimse auf den Transekten 2, 4, 6 und 8.

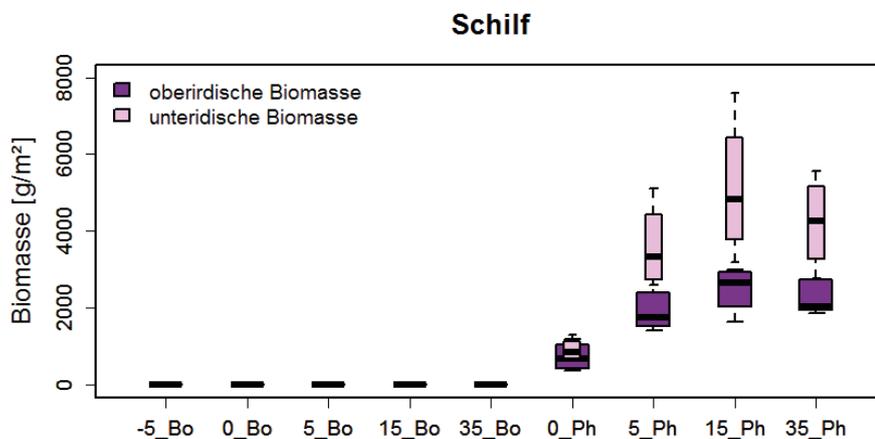
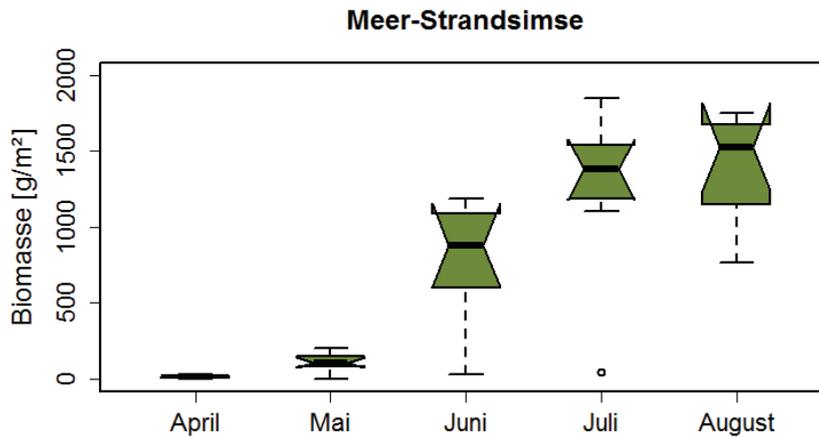
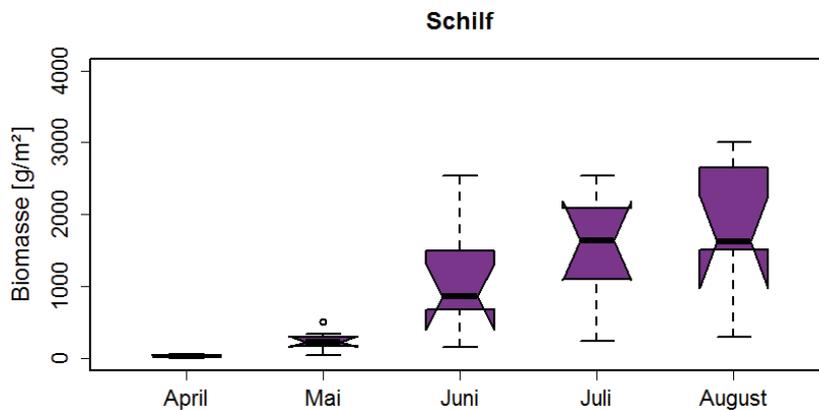


Abbildung 49 Unterirdische Biomasse des Schilfs auf den Transekten 2, 4, 6 und 8.

Addiert man die Rhizom- und Wurzelbiomasse, ist die unterirdische Biomasse bei beiden Arten höher als die der oberirdischen Biomasse, zeigt aber einen sehr ähnlichen Verlauf. Der jahreszeitliche Verlauf der oberirdischen Biomasse (*qc6*) war für beide Arten sehr ähnlich (Abbildung 50 und Abbildung 51). Besonders von Mai zu Juni 2012 kam es zu einer starken Zunahme der Biomasse, die bis Anfang August anhielt.



**Abbildung 50** Saisonale Entwicklung der oberirdischen Biomasse der Meer-Strandsimse auf allen Transekten.



**Abbildung 51** Saisonale Entwicklung der oberirdischen Biomasse der Meer-Strandsimse auf allen Transekten.

### 3.4 Modellierung der Standortfaktoren

#### 3.4.1 Überflutungshöhe und Überflutungsdauer

Im Referenzgebiet Nordkehdingen weisen sowohl Überflutungshöhen und -dauern als auch Strömungsgeschwindigkeit innerhalb der Vegetation im Westen höhere Werte auf als im Osten (Abbildung 52, Abbildung 53 und Abbildung 54 links). Im UG Krautsand sind alle drei Parameter im südwestlich gelegenen Teil des Vegetationsgürtels am höchsten (Abbildung 52, Abbildung 53 und Abbildung 54 rechts).

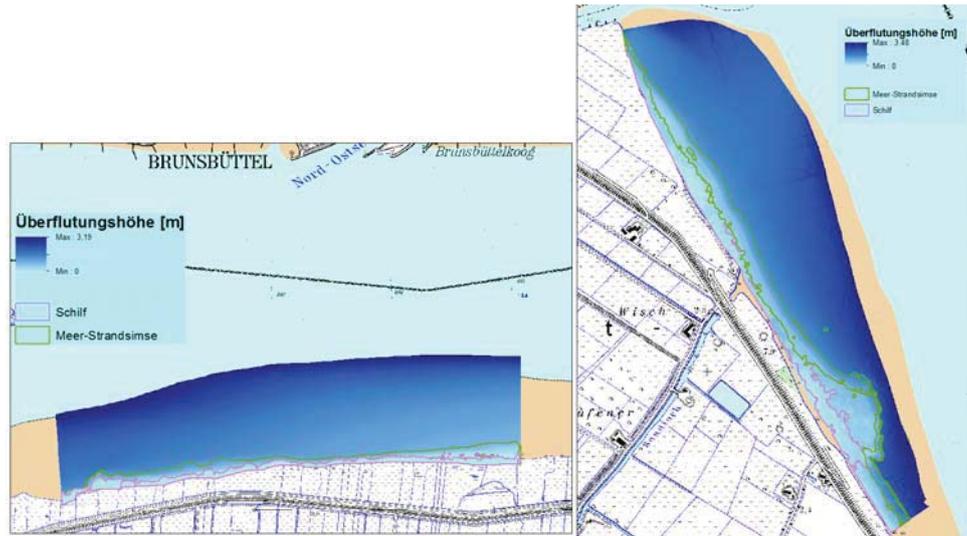


Abbildung 52 Modellerte maximalen Überflutungshöhe des Referenzgebietes Nordkehdingen (links) und Krautsand (rechts) beispielhaft für den 01.01.2006.



Abbildung 53 Modellerte maximalen Überflutungsdauer des Referenzgebietes Nordkehdingen (links) und Krautsand (rechts) beispielhaft für den 01.01.2006.

### 3.4.2 Strömungsgeschwindigkeit

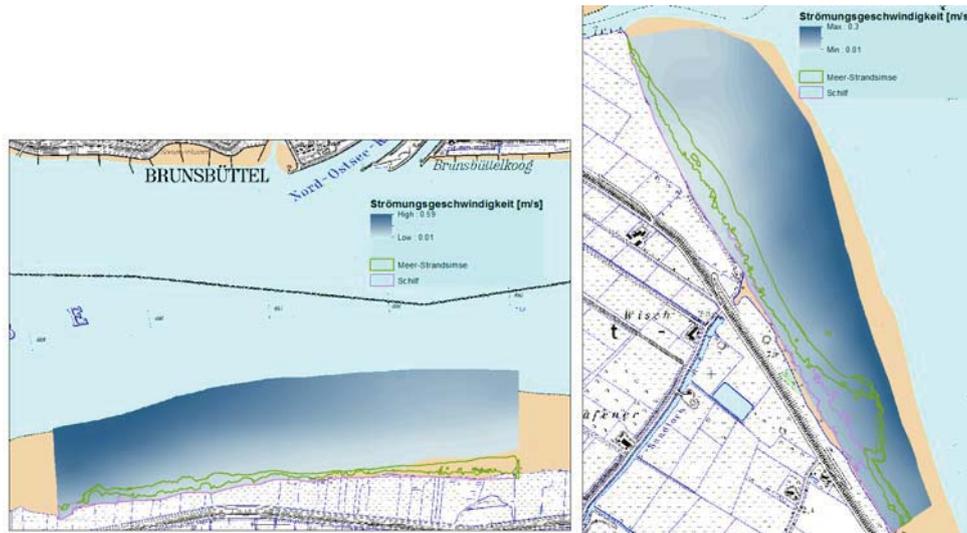


Abbildung 54 Modellierte mittlere Strömungsgeschwindigkeit im Referenzgebiete Nordkehdingen (links) und Krautsand (rechts) beispielhaft für den 01.01.2006.

### 3.4.3 Änderung der Geländehöhe

Abbildung 55 zeigt beispielhaft die ermittelte Änderung der Geländehöhe im Zeitraum 2006 bis 2010. Diese lag im Referenzgebiet Nordkehdingen zwischen -0,6 und 1,1 m und in Krautsand zwischen -1,06 und 1,67 m. Innerhalb der Vegetationsgürtel kam es in beiden Untersuchungsgebieten fast ausschließlich zu positiven Änderungen. Nur im Osten des UGs Nordkehdingen und im Südwesten des UGs Krautsand kam es zu Erosion innerhalb des Strandsimsen Gürtels.

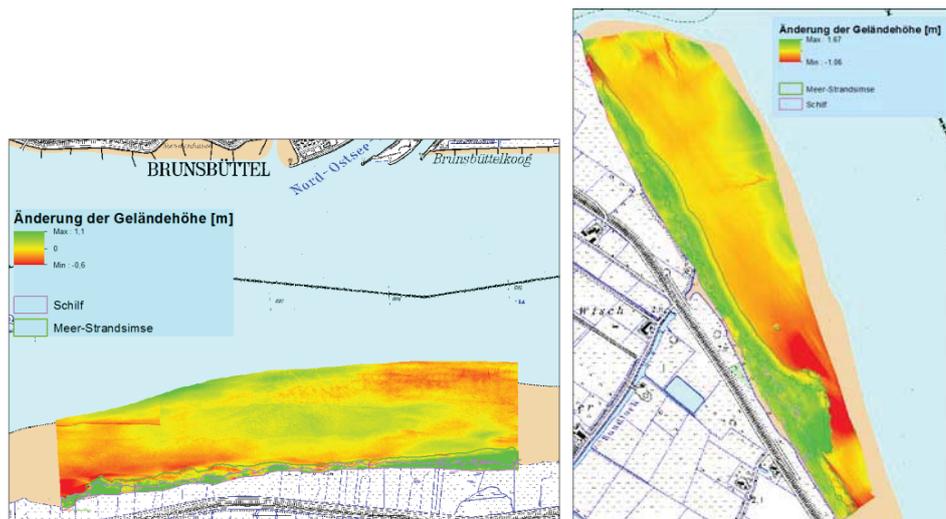


Abbildung 55 Änderung der Geländehöhe im Referenzgebiet Nordkehdingen (links) und Krautsand (rechts) im Zeitraum 2006 bis 2010.

### 3.4.4 Salinität des Bodenwassers

Bei der Modellierung wurde die im Gelände gemessene mittlere Salinität des Bodenwassers (UG Nordkehdingen = 4 ppt, UG Krautsand = 1,2 ppt) als Konstante für die gesamte Fläche der beiden Untersuchungsgebiete angenommen.

## 3.5 Transferfunktionen und Habitatqualität

### 3.5.1 Effektfunktion

Unter der Annahme einer exponentiellen Abnahme der Fließgeschwindigkeit mit der Distanz vom Rand der Vegetation (*dist*) (Loenard et al 2002) wurde aus den im Gelände gewonnenen Daten (Kap. 3.1.5) die folgende Funktion für den Effekt der Vegetation auf die Strömungsgeschwindigkeit (*Effekt*) ermittelt (Abbildung 56).

$$Effekt = e^{1,2} \times dist^{-0,76} \quad (11)$$

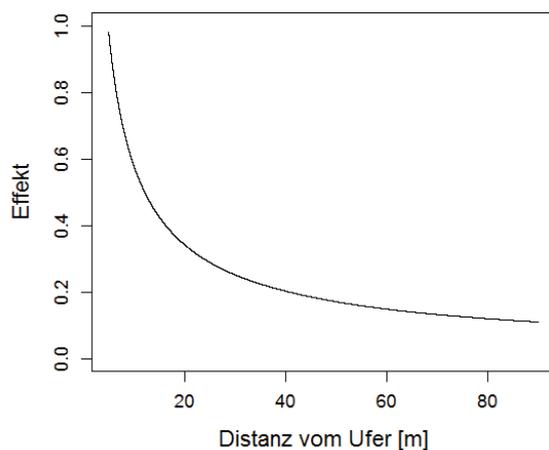
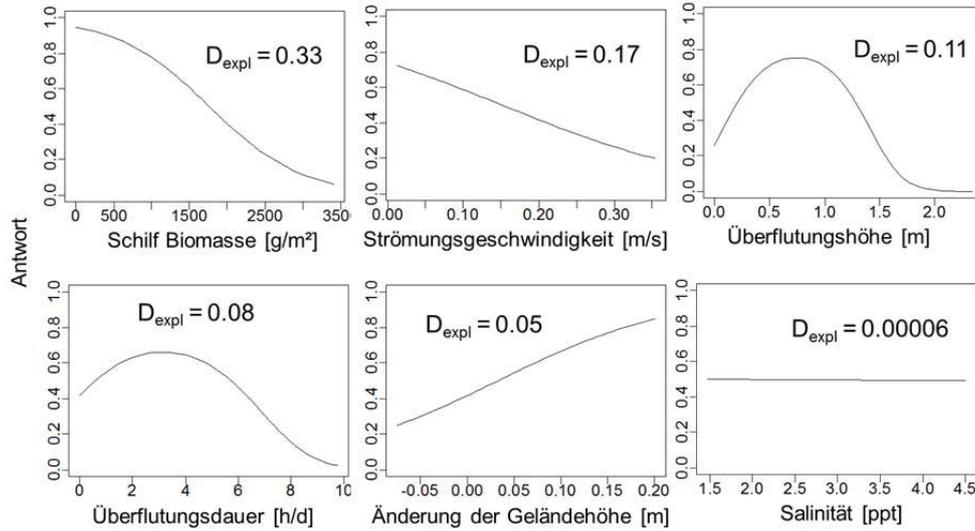


Abbildung 56 Effekt der Vegetation auf die Strömungsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Distanz zum Ufer.

### 3.5.2 Antwortfunktionen

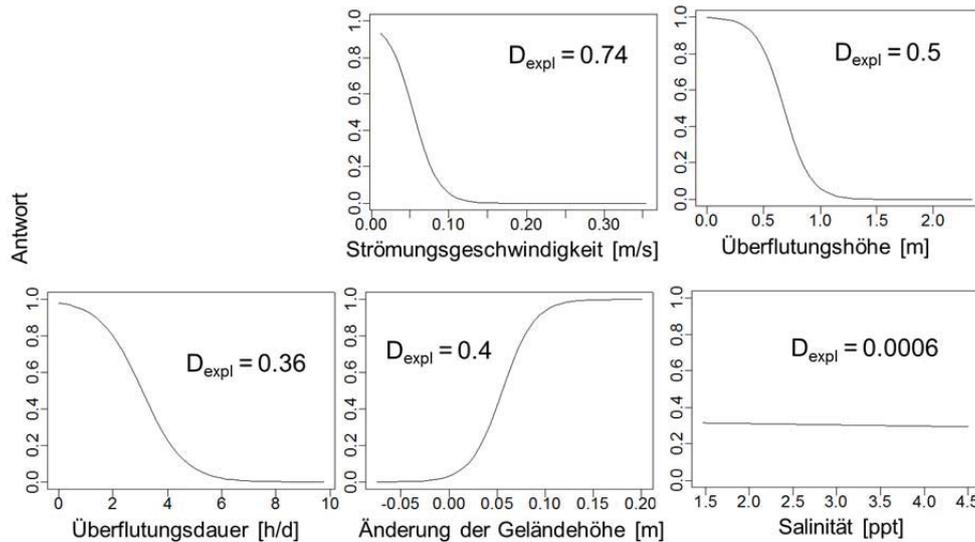
Der wichtigste Einflussfaktor für das Vorkommen der Strandsimse war die Menge der vorhandenen Schilf-Biomasse ( $D_{expl} = 0,33$ ). (Abbildung 58). Dieser Faktor wurde in das Modell aufgenommen, da das Schilf die Strandsimse von Standorten verdrängt, die für beide Arten günstige Umweltbedingungen aufweisen. Der zweitwichtigste Faktor war ein negativer Einfluss der Strömungsgeschwindigkeit ( $D_{expl} = 0,17$ ). Die Einflüsse von Überflutungshöhe und -dauer hatten ein Maximum im mittleren Bereich; Die höchste Vorkommenswahrscheinlichkeit der Strandsimse lag bei einer

maximalen Überflutungshöhe von 0,8 m und einer Überflutungsdauer von 3,5 h. Die Vorkommenswahrscheinlichkeit der Strandsimse stieg zudem mit zunehmender Sedimentation, wobei die Änderung der Geländehöhe nur einen geringen Einfluss auf das Vorkommen hatte ( $D_{expl} = 0,05$ ).



**Abbildung 57** Aus den Felddaten ermittelten Transferfunktionen für den Einfluss der implementierten Standortfaktoren auf das Vorkommen der Meer-Strandsimse.

Beim Schilf hatten bis auf die Salinität alle getesteten Faktoren einen großen Einfluss auf das Vorkommen (Abbildung 57). Strömungsgeschwindigkeit, Überflutungshöhe und Überflutungsdauer hatten einen negativen Einfluss, eine zunehmende Geländehöhe einen positiven.



**Abbildung 58** Aus den Felddaten ermittelten Transferfunktionen für den Einfluss der implementierten Standortfaktoren auf das Vorkommen vom Schilf.

Die gewichtete Summe der vorhergesagten Vorkommenswahrscheinlichkeiten wird im Weiteren als Habitatqualität bezeichnet (Abbildung 60 und Abbildung 59). Besonders im östlichen Bereich des Referenzgebiets Nordkehdingen war die Habitatqualität über die wasserseitige Ausbreitungsgrenze beider Pflanzenarten hinaus noch sehr gut. Dies gilt auch im nördlichen Teil des Referenzgebietes Krautsand. Im westlichen Teil von Nordkehdingen und im südlichen Teil von Krautsand hingegen waren die Bedingungen bis in die jeweiligen Vegetationsgürtel hinein schlecht.

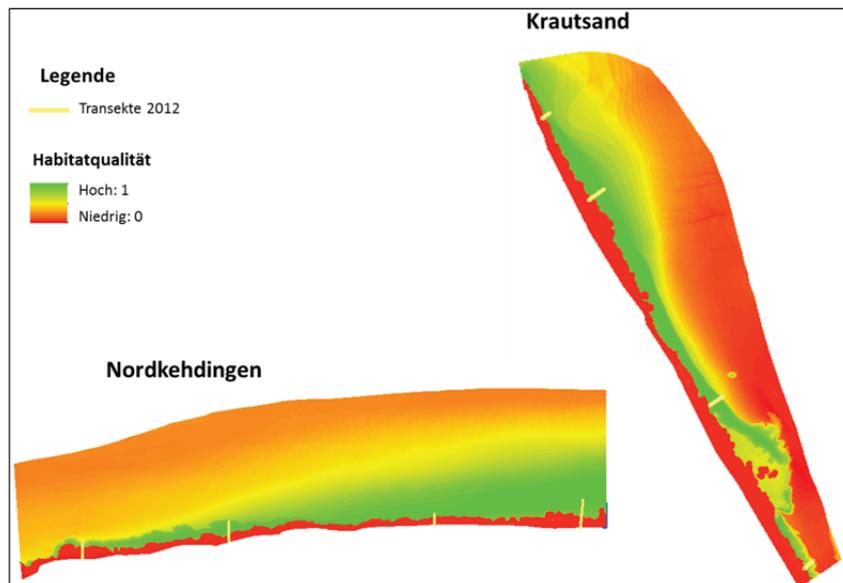


Abbildung 59 Berechnete Habitatqualität für *Bolboschoenus maritimus* beispielhaft für den 01.08.2012.

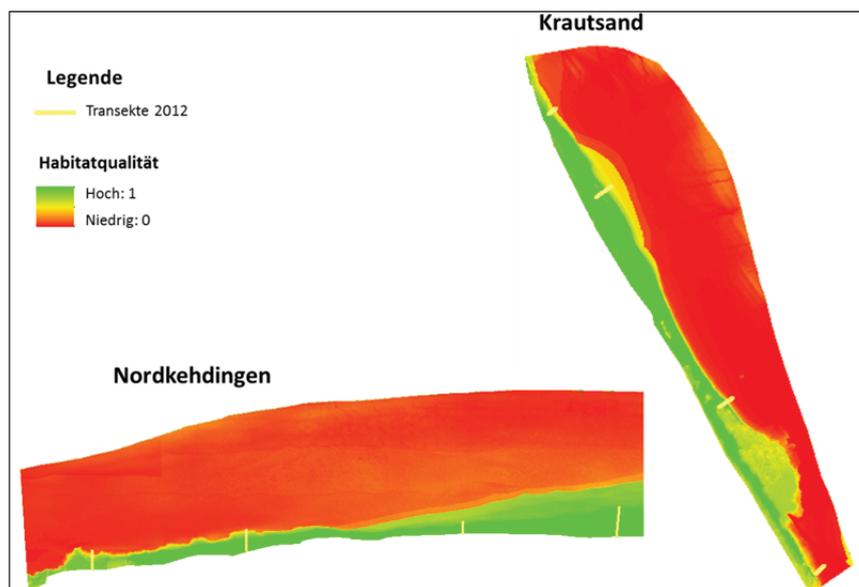


Abbildung 60 Berechnete Habitatqualität für *Phragmites australis* im Referenzgebiete Nordkehdingen beispielhaft für den 01.08.2012.

### 3.6 Modellanalyse

#### 3.6.1 Voranalysen

Die durchgeführte Sensitivitätsanalyse zeigt, dass die Mortalität der Rhizombiomasse der Parameter mit der höchsten Sensitivität ist; von ihr werden alle überprüften Muster beeinflusst. Auch die Wachstumsrate und der Expansionsrate der Rhizome sind hoch sensitive und damit äußerst wichtige Parameter. Das Wachstum der Rhizome erwies sich als der bedeutendste Prozess für die Verbreitung, das Wachstum und die Ausbreitung der beiden Pflanzenarten.

**Tabelle 9 Sensitivität der sechs Muster auf Veränderungen in den Parameterwerten.**

	$\Gamma$ Rhizomes	$\Gamma$ Roots	$\Gamma$ Ramets	$e$ Rhizomes	trans	$m$ Rhizomes
qc1: Verbreitung						
qc2: Ausbreitungsdistanz						
qc3: Verteilung der oberirdischen Biomasse						
qc4: Verteilung der Rhizombiomasse						
qc5: Verteilung der Wurzelbiomasse						
qc6: Saisonalität						

	nicht sensitiv		sensitiv		sehr sensitiv
--	----------------	--	----------	--	---------------

Die Dauer des „Spin-ups“ hatte keinen signifikanten Einfluss auf die Modeldeergebnisse. Im Weiteren wurde deshalb auf ein „Spin-up“ verzichtet.

#### 3.6.2 Modell Parametrisierung (Kalibrierung)

Die Parameterwerte der Modellkalibrierung mittels Mustervergleich sind in Tabelle 10 gelistet.

**Tabelle 10 Parameterwerte**

Parameter	Meer-Strandsimse	Schilf
$\Gamma$ Rhizomes	0,051	0,064
$\Gamma$ Roots	0,032	0,046
$\Gamma$ Ramets	0,11	0,09
$e$ Rhizomes	0,018	0,01
Trans	0	0
$m$ Rhizomes	0,0007	0,00025
$m$ Roots	0,0034	0,00033
$mult_{disturb}$	3,2	1

### 3.6.3 Modellgüte

Die Überprüfung des Modells in den beiden Kalibrierungsgebieten ergab sowohl für die Meer-Strandsimse als auch fürs Schilf überwiegend sehr gute Modellgüten (Tabelle 11 und Tabelle 12). Ausschließlich für die Ausbreitungsdistanz zeigten beide Gütemaße bei beiden Arten nur eine intermediäre Modellgüte an.

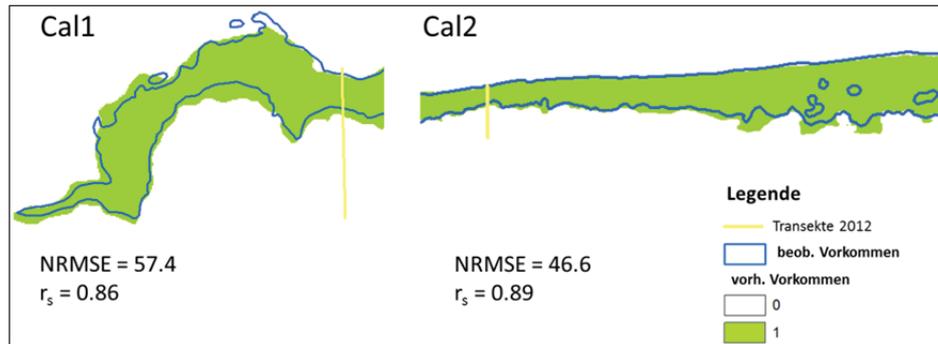
**Tabelle 11 Modellgüten der Modellkalibrierung für die Meer-Strandsimse (Mittelwert der beiden Kalibrierungsgebiete) (grün = gut, gelb = intermediär, rot = schlecht).**

Art	Muster	Kriterium	Cal
Meer-Strandsimse	1	NRMSE	52,0
		$r_s$	0,88
	2	NRMSE	86,9
		$r_s$	0,53
	3	NRMSE	82,4
		$r_s$	0,71
	4	NRMSE	53,8
		$r_s$	0,90
	5	NRMSE	63,8
		$r_s$	0,85
	6	NRMSE	52,1
		$r_s$	0,98

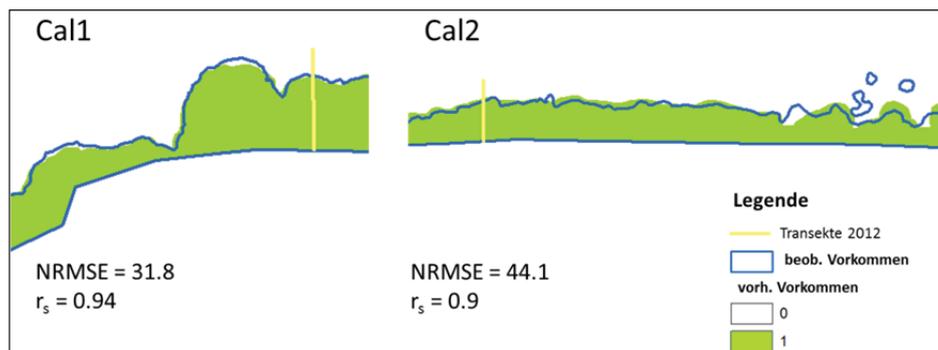
**Tabelle 12 Modellgüten der Modellkalibrierung für das Schilf (Mittelwert der beiden Kalibrierungsgebiete) (grün = gut, gelb = intermediär, rot = schlecht).**

Art	Muster	Kriterium	Cal
Schilf	1	NRMSE	38,0
		cor	0,92
	2	NRMSE	87,4
		cor	0,57
	3	NRMSE	49,2
		cor	0,80
	4	NRMSE	60,6
		Cor	0,84
	5	NRMSE	80,7
		Cor	0,87
	6	NRMSE	46,3
		Cor	0,90

Sowohl die Verbreitung der Strandsimse als auch die des Schilfs im Jahr 2010 (also nach vier Jahren Modelllaufzeit) konnten in beiden Kalibrierungsgebieten sehr gut reproduziert werden (Abbildung 61 und Abbildung 62).

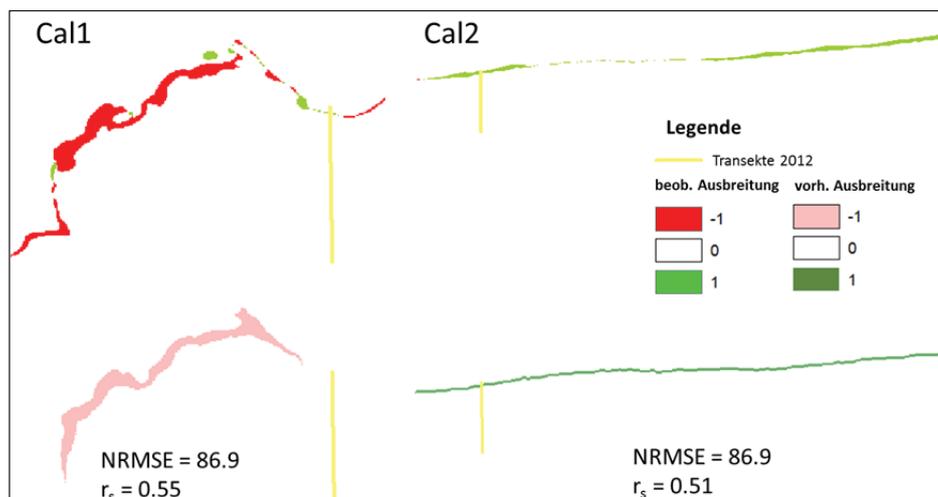


**Abbildung 61** Beobachtetes und vorhergesagtes (vorh.) Vorkommen der Meer-Strandsimse im Jahr 2010 in den beiden Kalibrierungsgebieten.

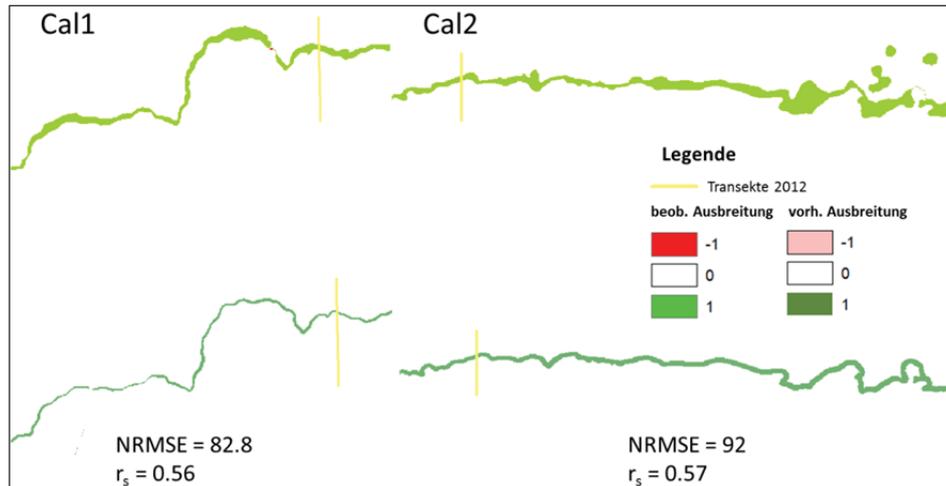


**Abbildung 62** Beobachtetes und vorhergesagtes (vorh.) Vorkommen vom Schilf im Jahr 2010 in den beiden Kalibrierungsgebieten.

Die Meer-Strandsimse breitete sich zwischen 2006 und 2010 in Cal 2 aus und ging in Cal 1 zurück. Diese Änderungen der Vegetationsausdehnung konnten mit dem Modell gut reproduziert werden (Abbildung 63). Auch dass das Schilf sich in beiden Kalibrierungsgebieten ausgebreitet hat, wurde vom Modell vorhergesagt. Allerdings wurde die Distanz der Ausbreitung etwas unterschätzt (Abbildung 64).

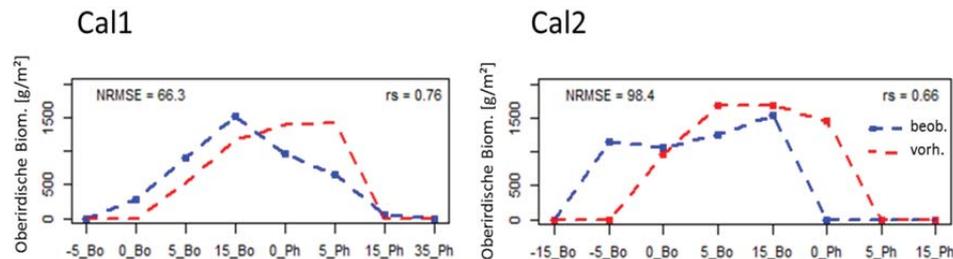


**Abbildung 63** Beobachtete und vorhergesagte (vorh.) Ausbreitung der Meer-Strandsimse von 2006 bis 2010 in den beiden Kalibrierungsgebieten.

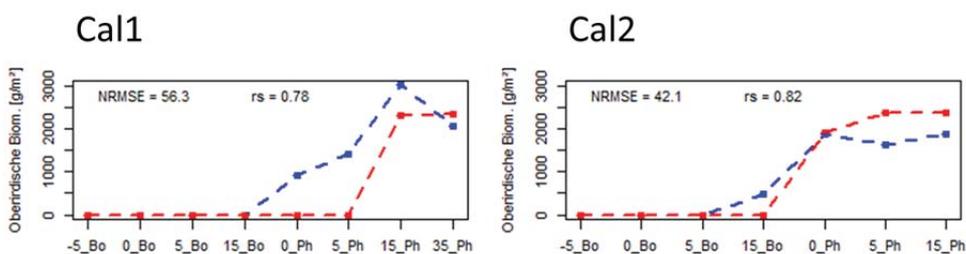


**Abbildung 64** Beobachtete und vorhergesagte (vorh.) Ausbreitung vom Schilf im Jahr 2010 in den beiden Kalibrierungsgebieten.

Die oberirdische Biomasse wurde vom Modell sowohl bei der Meer-Strandsimse (Abbildung 65) als auch beim Schilf (Abbildung 66) gut reproduziert. Die Verteilung entlang der Transekte, die für die Modellkalibrierung genutzt wurden, ist bei der Meer-Strandsimse besonders in Cal 2 und beim Schilf besonders in Cal 1 etwas verschoben, die Formen der Kurven stimmen aber.



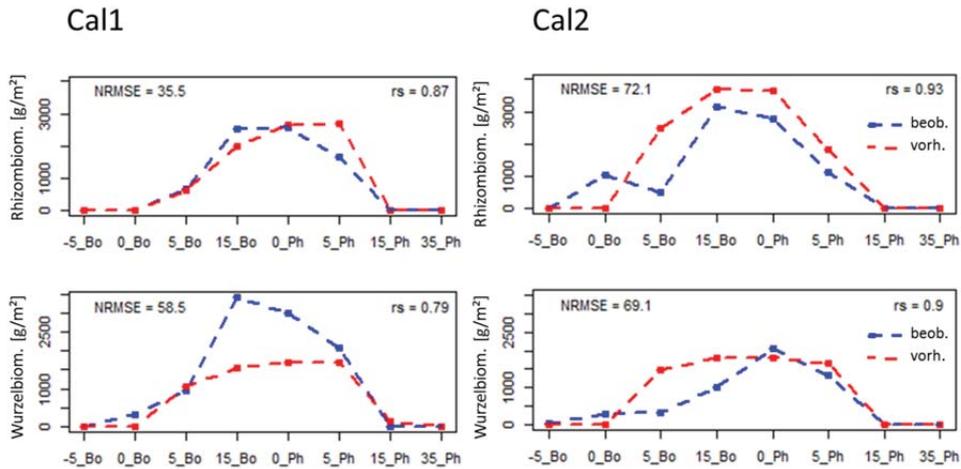
**Abbildung 65** Verteilung der oberirdischen Biomasse der Meer-Strandsimse entlang der Transekte in den beiden Kalibrierungsgebieten (blau = beobachtet, rot = vorhergesagt).



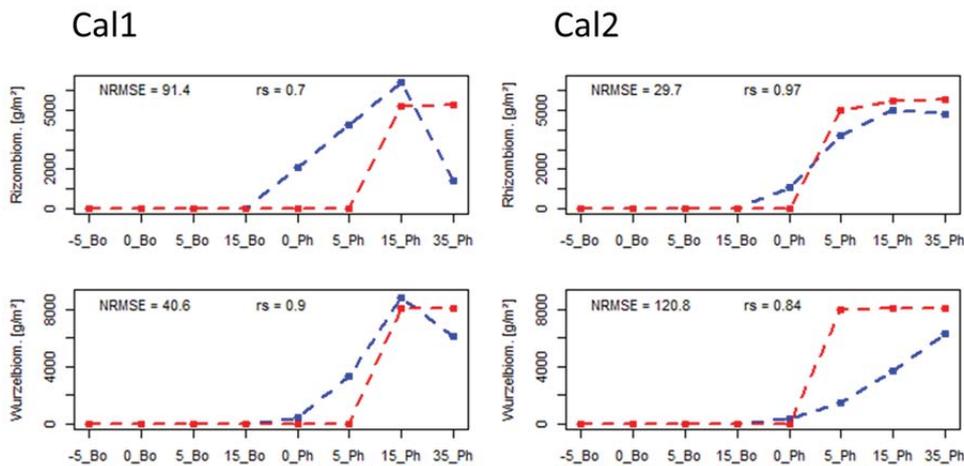
**Abbildung 66** Verteilung der oberirdischen Biomasse vom Schilf entlang der Transekte in den beiden Kalibrierungsgebieten (blau = beobachtet, rot = vorhergesagt).

Das gleiche gilt für die unterirdische Biomasse (Abbildung 67 und Abbildung 68). Nur im Cal 1 wurde die Wurzelbiomasse der Meer-Strandsimse

vom Modell unterschätzt. Beim Schilf ist die Verteilung der Rhizombiomasse in Cal 1 und der Wurzelbiomasse in Cal 2 leicht verschoben.

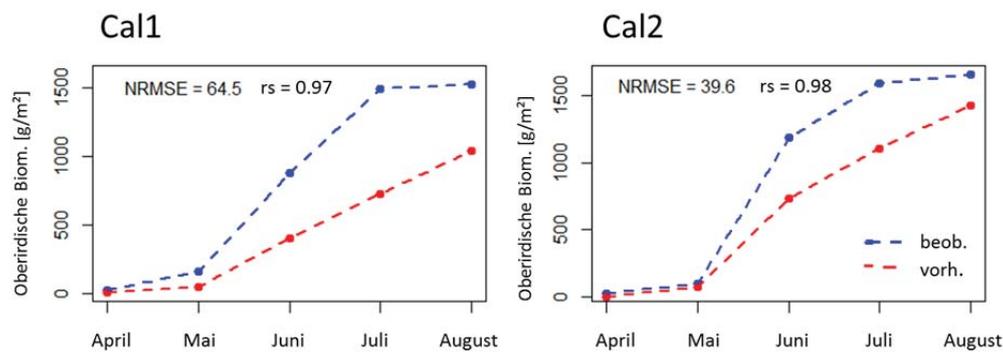


**Abbildung 67** Verteilung der unterirdischen Biomasse der Meer-Strandsimse entlang der Transekte in den beiden Kalibrierungsgebieten (blau = beobachtet, rot = vorhergesagt).

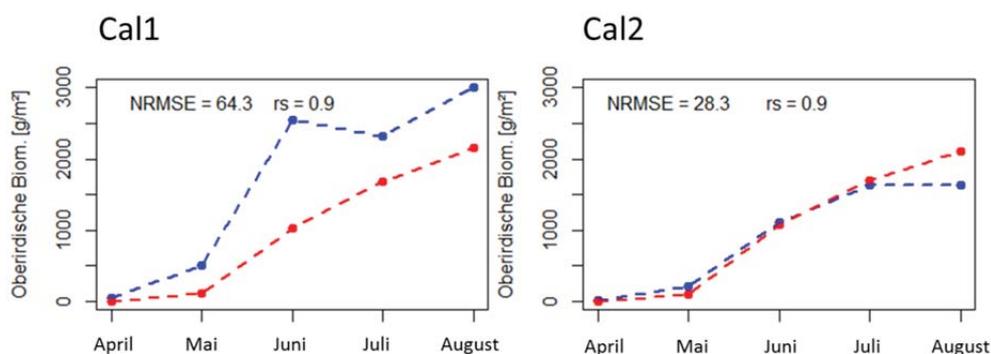


**Abbildung 68** Verteilung der unterirdischen Biomasse vom Schilf entlang der Transekte in den beiden Kalibrierungsgebieten (blau = beobachtet, rot = vorhergesagt).

Die Zunahme der Strandsimsen-Biomasse über eine Vegetationsperiode konnte gut simuliert werden, wurde aber in beiden Kalibrierungsgebieten ein wenig unterschätzt. Die zeitliche Entwicklung der Schilf-Biomasse wurde vom Modell vor allem in Cal 2 sehr gut reproduziert.



**Abbildung 69** Zeitliche Entwicklung der oberirdischen Biomasse der Meer-Strandsimse in den beiden Kalibrierungsgebieten (blau = beobachtet, rot = vorhergesagt).



**Abbildung 70** Zeitliche Entwicklung der oberirdischen Biomasse vom Schilf in den beiden Kalibrierungsgebieten (blau = beobachtet, rot = vorhergesagt).

### 3.6.4 Modellübertragbarkeit

Die Modellsimulation im zweiten Untersuchungsgebiet (Krautsand) bewies eine sehr gute räumliche Übertragbarkeit des Modells für die Strandsimse für alle Muster bis auf Wurzel- (gute Übertragbarkeit) und Rhizombiomasse (schlechte Übertragbarkeit) (Tabelle 13). Die Ausbreitung des Strandsimsegürtels wurde im UG 2 leicht unterschätzt, was in den Transekten, auf denen die unterirdische Biomasse gemessen wurde, zu einer Verschiebung der gemessenen und der modellierten Biomassen führt (Abbildung 71).

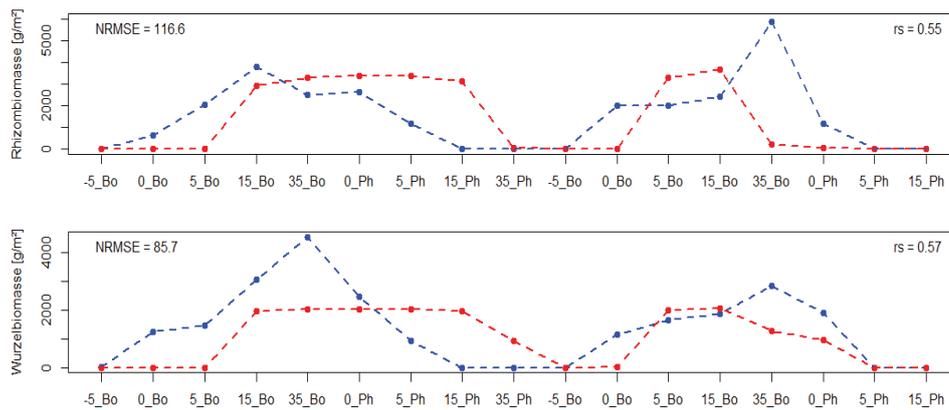
Für das Schilf zeigten beide Gütemaße eine schlechte Übertragbarkeit nur für die zeitliche Entwicklung der oberirdischen Biomasse an (Tabelle 14). Die gesamte oberirdische Biomasse wurde vom Modell an den Transekten 5 und 7 überschätzt; am Transekt 6 wurde die Ausbreitung des Schilfs unterschätzt, was dazu führte, dass keine Biomasse am Mess-Plot vorhergesagt wurde (Abbildung 72). Der NRMSE zeigt eine schlechte Modellübertragbarkeit aber auch für die oberirdische Biomasse an. Hier unterschieden sich die beiden Gütemaße stark.

**Tabelle 13 Modellübertragbarkeit für die Meer-Strandsimse (grün = gut, gelb = intermediär, rot = schlecht).**

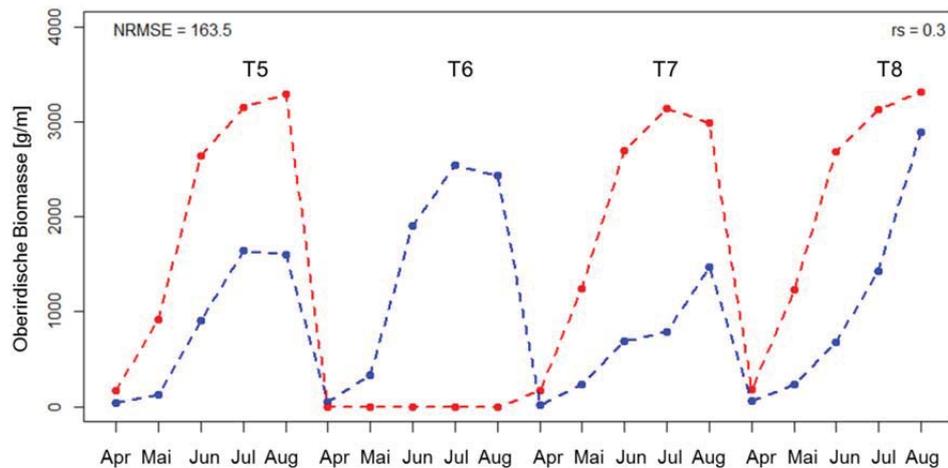
Art	Muster	Kriterium	Cal	Val	$\Delta$
Meer-Strandsimse	1	NRMSE	52,0	58,5	6,50
		$r_s$	0,88	0,83	-0,05
	2	NRMSE	86,9	86,9	0,00
		$r_s$	0,53	0,50	-0,03
	3	NRMSE	82,4	88,7	6,40
		$r_s$	0,71	0,67	-0,04
4	NRMSE	53,8	116,6	62,8	
	$r_s$	0,90	0,55	-0,35	
5	NRMSE	63,8	85,7	21,9	
	$r_s$	0,85	0,57	-0,28	
6	NRMSE	52,1	41,8	-10,3	
	$r_s$	0,98	0,92	-0,06	

**Tabelle 14 Modellübertragbarkeit fürs Schilf (grün = gut, gelb = intermediär, rot = schlecht).**

Art	Muster	Kriterium	Cal	Val	$\Delta$
Schilf	1	NRMSE	38,0	44,7	6,7
		$r_s$	0,92	0,90	-0,02
	2	NRMSE	87,4	103,6	16,2
		$r_s$	0,57	0,47	-0,1
	3	NRMSE	49,2	103,5	54,3
		$r_s$	0,80	0,82	0,02
4	NRMSE	60,6	105,4	44,8	
	$r_s$	0,84	0,78	-0,06	
5	NRMSE	80,7	105,9	25,2	
	$r_s$	0,87	0,80	-0,07	
6	NRMSE	46,3	163,5	117,2	
	$r_s$	0,90	0,30	-0,60	

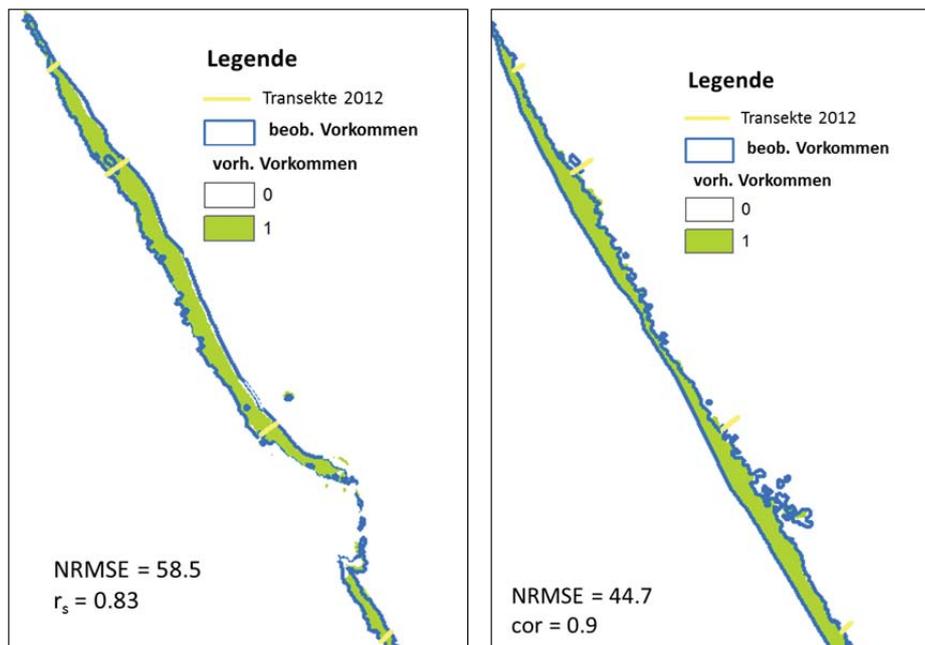


**Abbildung 71** Verteilung der unterirdischen Biomasse der Meer-Strandsimse entlang der Transekte im Untersuchungsgebiet Krautsand (blau = beobachtet, rot = vorhergesagt).



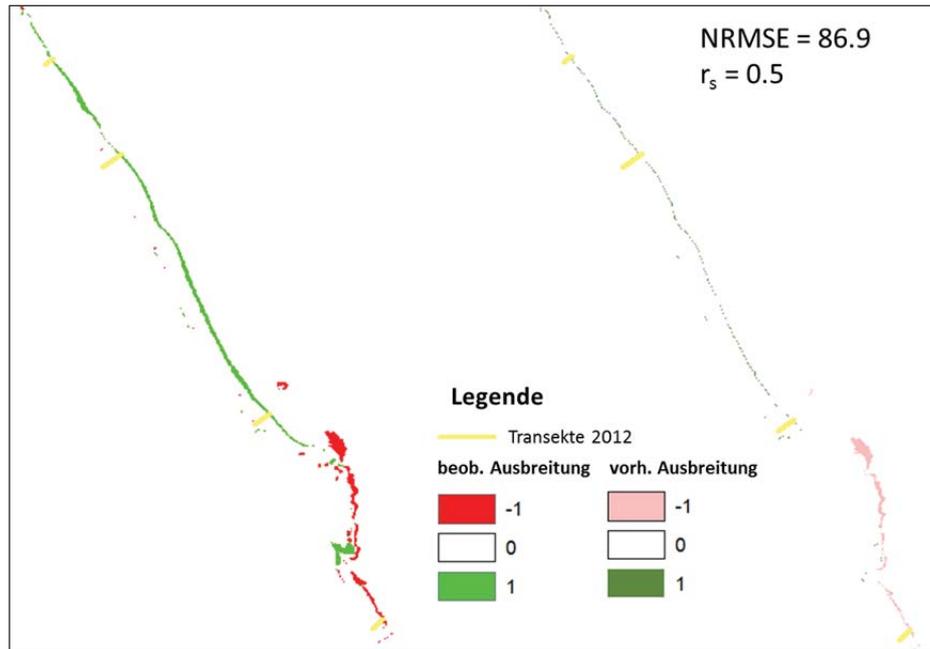
**Abbildung 72** Zeitliche Entwicklung der oberirdischen Biomasse der Meer-Strandsimse im Untersuchungsgebiet Krautsand (blau = beobachtet, rot = vorhergesagt).

Das Vorkommen beider Arten konnte im Untersuchungsgebiet Wischhafen sehr gut reproduziert werden (Abbildung 73). Die Ergebnisse der Validierung sind nur wenig schlechter als die der Kalibrierung.



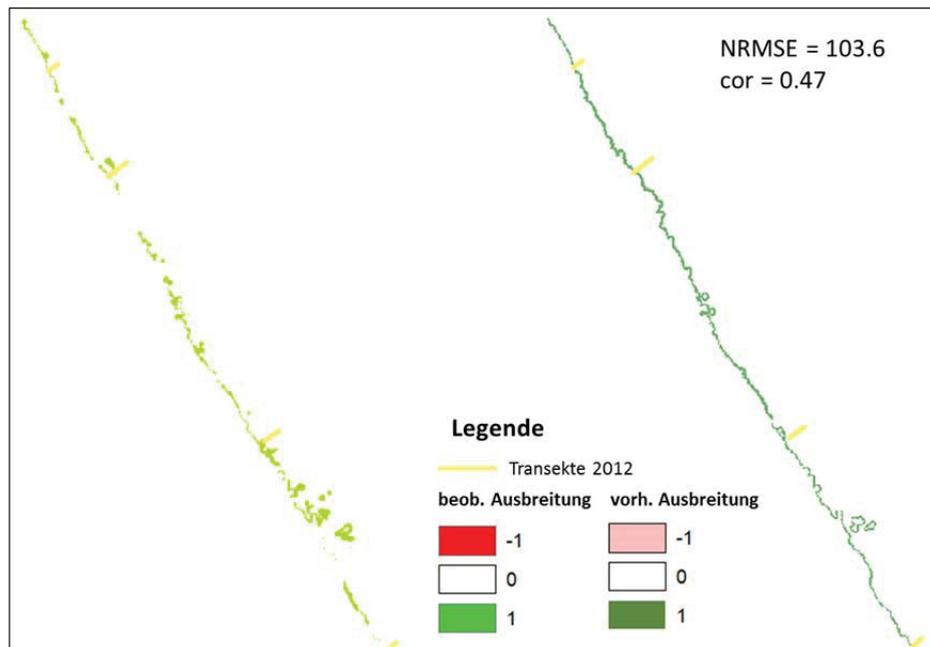
**Abbildung 73** Beobachtetes und vorhergesagtes (vorh.) Vorkommen der Meer-Strandsimse (links) und des Schilfs (rechts) im Jahr 2010 im Untersuchungsgebiet Krautsand.

Das Modell war in der Lage, auch im Validierungsgebiet das Ausbreitungsmuster der Strandsimse zu reproduzieren (Abbildung 74). Von 2006 bis 2010 kam es im Nordwesten des Untersuchungsgebietes zu einer Ausbreitung und im Südosten zu einem Rückgang des Strandsimsengürtels.



**Abbildung 74** Beobachtete und vorhergesagte (vorh.) Ausbreitung der Meer-Strandsimse von 2006 bis 2010 im Untersuchungsgebiet Krautsand.

Auch die im gesamten Untersuchungsgebiet zu beobachtende Ausbreitung des Schilfs wurde vom Modell richtig simuliert (Abbildung 75).



**Abbildung 75** Beobachtete und vorhergesagte (vorh.) Ausbreitung der Meer-Strandsimse von 2006 bis 2010 im Untersuchungsgebiet Krautsand.

### 3.7 Einfluss der Habitatfaktoren auf Muster der raum-zeitlichen Vegetationsdynamik

Das Weglassen einzelner Faktoren in dem Gesamtmodell zeigte, dass nicht nur das Vorkommen der Arten, sondern auch alle anderen Muster der raum-zeitlichen Vegetationsdynamik beider Pflanzenarten stark von den einzelnen Habitatfaktoren beeinflusst werden (Tabelle 15 und Tabelle 16). Die Strömungsgeschwindigkeit beeinflusste beide Arten am stärksten. Bei der Meer-Strandsimse war sie für alle Muster bis auf die oberirdische Biomasse (Muster 3) einer der wichtigsten Einflussfaktoren. Die Verbreitung und die Ausbreitung der Strandsimse (Muster 1 und 2) wurden des Weiteren stark von der Überflutungsdauer und der Überflutungshöhe beeinflusst.

**Tabelle 15 Einfluss der Habitatfaktoren auf Muster der raum-zeitlichen Vegetationsdynamik der Meer-Strandsimse. Angegeben ist die prozentuale Veränderung der Korrelation durch das Weglassen des entsprechenden Faktors. Die Farbskala basiert auf dem Rang des Einfluss eines jeden Faktors (grün = oberes Drittel, gelb = mittleres Drittel, rot = unteres Drittel).**

Muster	Überflutungshöhe	Überflutungsdauer	Strömungsgeschwindigkeit	Änderung der Geländehöhe	Salinität	Schilf
1	2,4	2,4	2,4	1,2	0,0	1,2
2	34,0	28,0	32,0	16,0	0,0	14,0
3	0,0	3,0	1,5	3,0	0,0	4,5
4	1,8	14,5	23,6	20,0	3,6	10,9
5	14,0	12,3	12,3	10,5	1,8	7,0
6	26,8	26,8	29,3	17,1	0,0	7,3
$\Sigma$	79,1	87,1	101,1	67,8	5,4	44,9

**Tabelle 16 Einfluss der Habitatfaktoren auf Muster der raum-zeitlichen Vegetationsdynamik des Schilfs. Angegeben ist die prozentuale Veränderung der Korrelation durch das Weglassen des entsprechenden Faktors. Die Farbskala basiert auf dem Rang des Einfluss eines jeden Faktors (grün = oberes Drittel, gelb = mittleres Drittel, rot = unteres Drittel).**

Muster	Überflutungshöhe	Überflutungsdauer	Strömungsgeschwindigkeit	Änderung der Geländehöhe	Salinität
1	0	0	0,01	0	0
2	0,01	0	0,01	0,01	0
3	0	0	0,05	0,01	0
4	0	0,01	0,05	0	0
5	0	0	0,07	0	0
6	0	0	0,04	0,01	0
$\Sigma$	0,01	0,01	0,23	0,03	0

---

Die Änderung der Geländehöhe hatte vor allem einen großen Einfluss auf die unterirdische Biomasse (Muster 4 und 5) der Strandsimse, wohingegen die Menge der oberirdischen Biomasse der Strandsimse (Muster 3) vor allem davon abhing, ob eine Konkurrenz mit Schilf bestand. Beim Schilf wurden alle Muster hauptsächlich von der Strömungsgeschwindigkeit beeinflusst. Nur auf die Ausbreitung des Schilfs (Muster 2) hatten zusätzlich noch die Änderung der Geländehöhe und die Überflutungshöhe einen größeren Einfluss. Die Salinität hatte sowohl bei der Meer-Strandsimse als auch beim Schilf keinen relevanten Einfluss auf die Muster der raum-zeitlichen Vegetationsdynamik.

## 4 Diskussion

Bisherige Arbeiten zeigen, dass eine Vielfalt abiotischer Faktoren auf das Vorkommen und die Vitalität der Vegetation einer tidebeeinflussten Marsch einwirken (z. B. Baldwin et al. 1996, Coops et al. 1996, Coops et al. 1999). Der Einfluss dieser Faktoren auf die Pflanzenarten *Bolboschoenus maritimus* und *Phragmites australis* wurde separat bereits in vielen Feldstudien und Experimenten untersucht (z. B. Coops et al. 1996, Hellings & Gallagher 1992, Lissner et al. 1999). Es gibt allerdings wenige Studien, die sowohl den Einfluss des hydrodynamischen Gezeitensystems auf das Pflanzenwachstum als auch Wechselwirkungen der Vegetation mit dem Habitat berücksichtigen (vgl. D'Alpaos et al. 2007). Die in dieser Arbeit dargestellten Auswertungen der durchgeführten Geländearbeiten zeigen, dass einige der abiotischen Stressgradienten das Wachstum und die Vitalität der zwei Röhrichtarten *Phragmites australis* und *Bolboschoenus maritimus* an der Tideelbe beeinflussen.

### 4.1 Einfluss der Stressgradienten auf das Wachstum und die Vitalität der Röhrichte

Eine Bodenwassersalinität von bis zu 8 ppt hatte keinen Einfluss auf *Bolboschoenus maritimus*, beeinträchtigte die Vitalität vom Schilf aber leicht. Das Wachstum von *Bolboschoenus maritimus* wird nach Lillebø (2003) erst ab über 10 ppt von der Bodenwassersalinität beeinflusst und Lissner & Schierup (1997) zeigen, dass ein Salzgehalt des Bodens von 0-5 ppt keinen Effekt auf die Produktivität von *Phragmites australis* hat. In Krautsand lagen die Mittelwerte der Salinitätsmessungen alle unter 4 ppt. In Nordkehdingen waren jedoch Mittelwerte bis fast 8 ppt an Punkt 0Ph und 5Ph zu finden, was damit zusammenhängt, dass Nordkehdingen näher am Ästuar liegt. Unsere Ergebnisse bestätigen die Aussage von Lillebø (2003), dass unter 10 ppt keine Auswirkungen auf die Höhe der Strandsimsen-Biomasse zu erkennen sind. Die mittleren Biomassewerte von *Phragmites australis* in Nordkehdingen waren zwar zwischen 200 und 500 g/m<sup>2</sup> niedriger als in Krautsand, dieser Unterschied erwies sich allerdings nicht als signifikant. Nur die Pflanzendichte (betrachtet über den gesamten Zeitraum) war in Krautsand signifikant höher als in Nordkehdingen. Resultierend wird die Hypothese insofern bestätigt, als dass hohe Salinitätswerte (über 5 ppt) ei-

nen leichten negativen Effekt auf die Pflanzendichte von *Phragmites australis* hatten.

Kein Zusammenhang konnte zwischen der Korngrößenverteilung, dem organischen Kohlenstoffgehalt, dem pH-Wert des Bodens und der Vitalität beider Pflanzenarten nachgewiesen werden. Die in den Untersuchungsgebieten genommenen Bodenproben entsprachen dem typischen Boden einer Brackwassermarsch mit hohem Schluffanteil und schwankendem Feinsandanteil (Ruland & Wartenberg 2011). Es konnte kein Zusammenhang zwischen erhöhten Biomassewerten bei hohen Schluffanteilen festgestellt werden. Auch erhöhte Tonanteile begünstigten die Biomasseproduktion nicht. Wir konnten ebenfalls keinen Einfluss des organischen Kohlenstoffgehalts und des pH-Werts nachweisen, da sich diese entlang der Transekte kaum änderten.

Da sich der Abstand zum MThw, in dem die Strandsimse vorkam in allen Transekten ähnlich war, kann für diese Art bestätigt werden, dass der vertikale Gradient der Wassertiefe die Ansiedlung von Pflanzengesellschaften beeinflusst. Auch passen die gemessenen Werte zu der von Ellenberg (1996) angegebenen Toleranzgrenze von -1,2 m unter MThw. In Nordkehdingen unterschied sich der Bereich, in dem die Strandsimse vorkam, stark zwischen den Transekten, was darauf hindeutet, dass hier noch andere Faktoren eine wichtige Rolle spielten. In Krautsand begann das Wachstum der Strandsimse nur am Transekt 5 bereits bei unter -1,2 m relativ zum MThw. Außerdem war die Biomasse hier sehr niedrig und die Art hat sich nicht ausgebreitet, was darauf hindeutet, dass keine tolerablen Bedingungen für das Wachstum von *Bolboschoenus maritimus* vorlagen. Innerhalb des Vegetationsgürtels nahm die oberirdische Biomasse der Strandsimse an allen Transekten wie erwartet mit der relativen Höhe zu MThw zu, was aber auch auf den verminderten Einfluss der Strömung innerhalb der Vegetation zurückzuführen sein könnte. Unsere Ergebnisse widersprechen den Studien von Dykyjová (1986) und Coops et al. (1996) in ihrer Aussage, dass die in tieferem Wasser wachsenden Individuen von *Bolboschoenus maritimus* größer sind. Dies ist vor allem damit zu begründen, dass die Strandsimse in tidebeeinflussten Marschen nur wenige Stunden am Tage überflutet ist. Der Schilfgürtel beginnt in beiden Untersuchungsgebieten frühestens in der von Claus et al. (1992) beschriebenen Höhe von 0,8 m unter MThw. Allerdings schwankt dieser Wert stark zwischen den Transekten, was darauf hindeutet, dass der Abstand zum MThw nicht als alleiniger Faktor für das Vorkommen von *Phragmites australis* wichtig ist. Die oberirdische Schilfbiomasse nimmt in

allen Transekten landeinwärts zunächst zu und zum landseitigen Ende hin wieder ab. Da die Biomassezunahme in manchen Transekten allerdings in gleicher Höhe relativ zum MThw lag wie die Abnahme in anderen, kann der Abstand zum MThw als Haupteinflussfaktor hierfür ausgeschlossen werden.

Das Wasser der Elbe durchströmt den Strandsimsengürtel bei fast jedem Tidehochwasser. Die Ergebnisse der Strömungsmessungen bestätigen die Annahme, dass die Geschwindigkeit, mit der das Wasser in die Vegetation eindringt, durch den Widerstand der Pflanzenstängel gebremst wird (Leonard & Luther 1995, Nepf 1999). Bisher wurde aber nur die Biomasse in direkter Nachbarschaft der Strömungsmessgeräte berücksichtigt, obwohl die Strömung von der gesamten umliegenden Vegetation abgebremst wird. Bei Pflanzen können phänotypische Reaktionen auf ihre Umwelt zu unterschiedlichen Wachstumsformen führen (phänotypische Plastizität; Richards et al 2005). Auch bei *Bolboschoenus maritimus* wurden bereits unterschiedliche Wachstumsformen beobachtet (Charpentier & Stuefer, 1999, Karatzides & Hutchinson 1991). Allerdings wurde ein Zusammenhang mit der Strömungsgeschwindigkeit, wie er z. B. für die Armleuchteralge *Chara delicatula* gefunden wurde (Szmeja & Galka 2007), bisher nicht hergestellt. Sowohl aus unseren Beobachtungen im Feld als auch aus Ergebnissen der gesammelten Pflanzen wird deutlich, dass *Bolboschoenus maritimus* in beiden Untersuchungsgebieten zwei unterschiedliche Wachstumstypen ausbildete und diese mit der Strömungsgeschwindigkeit in Zusammenhang gebracht werden können.

Die Modellergebnisse zeigen, dass die mechanistische Modellierung ein geeignetes Werkzeug ist, um auch die zweite und dritte der oben genannten Fragestellungen zu beantworten.

## **4.2 Einfluss der Wachstumsprozesse auf die räumlichen Muster der Röhrichtvegetation**

Bei der Sensitivitätsanalyse erwies sich das Wachstum der Rhizome als wichtigster Wachstumsprozess für die Ausbreitung der beiden Pflanzenarten. Dies ist plausibel, da es sich bei den untersuchten Pflanzen um klonale Arten handelt, die sich vor allem vegetativ ausbreiten (De Kroon & Visser 2003).

### 4.3 Einfluss des hydrodynamische Gezeitenregimes auf die Verbreitung, die Ausbreitung und das Wachstum der Röhrichte

Das hydrodynamische Gezeitenregime hat einen großen Einfluss auf die Verbreitung, die Ausbreitung und das Wachstum der zwei Tideröhrichtarten. Die Betrachtung der Muster der raum-zeitlichen Röhrichtentwicklung zeigte, dass sich die Röhrichtzone in den meisten Teilen der beiden Untersuchungsgebiete ausbreitete. Dass es in Nordkehdingen im Westen des Untersuchungsgebietes und in Krautsand vor allem im Südosten zum Rückgang der Strandsimse kam, konnte dadurch erklärt werden, dass hier die Überflutungshöhe und -dauer sowie die Strömungsgeschwindigkeiten am höchsten waren. Diese drei Faktoren erwiesen sich als die wichtigsten für die Verbreitung und Ausbreitung der Strandsimse. Die oberirdische Biomasse dieser Art hing vor allem davon ab, ob eine Konkurrenz mit Schilf bestand. Die unterirdische Biomasse der Strandsimse wurde zusätzlich von der Änderung der Geländehöhe beeinflusst. Alle raum-zeitlichen Muster des Schilfs wurden stark von der Strömungsgeschwindigkeit beeinflusst, da das Schilf sehr empfindlich auf mechanische Belastung reagiert (Ostendorp 1989, Krummscheid-Plankert & Schöllhorn 1993). *Phragmites australis* ist im Allgemeinen nur bis zu 0,8 m unter mittlerem Tidehochwasser lebensfähig (Claus et al. 1992). Dies erklärt, warum auf die Ausbreitung dieser Art zusätzlich noch die Überflutungshöhe und die Änderung der Geländehöhe einen größeren Einfluss hatten.

Die stromauf höhere Salinität hatte vermutlich keinen negativen Einfluss auf die Muster der raum-zeitlichen Vegetationsdynamik der beiden Röhrichtarten, da die gemittelten Werte unter dem für beide Arten kritischen Bereich liegen (10 ppt für *Bolboschoenus maritimus* (Lillebø 2003) und 5 ppt für *Phragmites australis* (Lissner & Schierup 1997).

### 4.4 Modellierung

#### 4.4.1 Muster der raum-zeitlichen Vegetationsdynamik

Die Auswahl der Muster für die Modellparametrisierung und Validierung basierte auf dem Anspruch, eine große Bandbreite verschiedener Skalen abzudecken. Außerdem sollte sowohl zeitlichen als auch räumlichen Veränderungen Rechnung getragen werden. Die ersten zwei Muster geben Hinweise auf großräumige Vegetationsdynamiken, da sie die gesamte Fläche

der beiden Untersuchungsgebiete abdecken. Auch ist der Zeitraum, den diese beiden Muster umspannen, mit vier Jahren recht groß. Die ober- und unterirdischen Biomassen hingegen wurden auf relativ kleiner Skala gemessen ( $0,25 \text{ m}^2$ ) und auch auf dieser für die Modellierung genutzt. Es ist wichtig zu berücksichtigen, dass diese Werte sehr punktuell erhoben wurden und die räumliche Variabilität recht groß ist (Abbildung 46, Abbildung 49). Deshalb ist eine exakte Reproduktion dieser Muster weder möglich noch nötig. Dennoch waren sie äußerst wichtig für die Festlegung der Wachstumsparameter und zum Testen der Modellplausibilität. Auch das sechste Muster, der saisonale Verlauf der Entwicklung der oberirdischen Biomasse, basiert auf punktuell gemessenen Werten. Es wurde vor allem genutzt, um die Implementierung der Phänologie zu überprüfen und zu optimieren.

#### **4.4.2 Modellierung der Standortfaktoren**

Die Modellierung der Standortfaktoren erfolgte auf verschiedenen, dem jeweiligen Bedarf an Genauigkeit angepassten Wegen. Da ein sehr genaues digitales Geländemodell zur Verfügung steht, können aus den Punktdaten des für unsere Zwecke sehr grob aufgelösten hydrodynamischen Modells HAMSOM die benötigten Überflutungshöhen und -dauern in ausreichender Genauigkeit berechnet werden. Problematischer stellt sich die Berechnung der Strömungsgeschwindigkeiten dar. Die Änderung der Strömungsgeschwindigkeit nach Eintritt in den Vegetationsgürtel kann zwar mit Hilfe der im Gelände ermittelten Effektfunktionen berücksichtigt werden, nicht aber der Einfluss der benachbarten Vegetation, z. B. in Vegetationsbuchten. Obwohl die Erosion und Sedimentation des Ufers für die Entwicklung der Marschvegetation von großer Bedeutung sind, können diese nur sehr vereinfacht in die Modellierung einfließen. Es werden die Differenzen der Geländehöhen verschiedener Jahre (2001-2006, 2006-2010 und 2010-2013) für die Modellierung genutzt, da keine zeitlich höher aufgelösten Daten zur Verfügung stehen. Aufgrund der Tatsache, dass die Salinität des Bodenwassers im oligohalinen Bereich kaum einen Einfluss auf das Wachstum der beiden Pflanzenarten hatte und innerhalb der Untersuchungsgebiete kein Gradient in diesem Standortfaktor auszumachen war, wurde die Annahme eines Mittelwertes pro Untersuchungsgebiet als ausreichend erachtet.

#### **4.4.3 Transferfunktionen und Habitatqualität**

Da in der Literatur nur wenig genaue Daten über den Einfluss einzelner Faktoren auf die beiden untersuchten Pflanzenarten (und fast keine mit

Tideeinfluss) zu finden waren, war es nicht möglich die Transferfunktionen für den Einfluss der Standortfaktoren auf die Entwicklung der beiden Pflanzenarten aus vorhandenen Daten abzuleiten. Aus diesem Grund wurden diese an die erhobenen Felddaten angepasst. Die Effektfunktion für den Einfluss der Vegetation auf die Strömungsgeschwindigkeit wurde aus Strömungsdaten abgeleitet, die in den ersten 15 m des Strandsimsen-Gürtels gemessen wurden. Der Einfluss bei größerer Distanz zum Ufer und im Schilfgürtel ist also extrapoliert und somit großen Unsicherheiten unterworfen. Fest steht aber, dass die Strömung innerhalb der Vegetation deutlich geringer ist als davor, weswegen eine ungenaue Anpassung der Strömungsdaten in jedem Falle besser ist als keine. Da die Standortfaktoren zum Teil miteinander korreliert sind, wurden die Antwortfunktionen aus univariaten GLMs der einzelnen Standortfaktoren erstellt. Dies ermöglicht es zudem, den Einfluss der Standortfaktoren einzeln zu untersuchen.

#### 4.4.4 Modellanalyse

Die durchgeführte Sensitivitätsanalyse gibt einen detaillierten Einblick auf besonders sensitive Parameter und zeigt plausible Zusammenhänge zwischen den Modellparametern und den Zustandsvariablen. Außerdem ermöglichte sie es, die Richtigkeit der Modellstruktur für die Fragestellung zu überprüfen (Aronica et al. 1998) und die treibenden Parameter zu identifizieren (Cariboni et al. 2007). Der Bereich, in dem die Parameterwerte liegen, konnte mithilfe der Sensitivitätsanalyse außerdem weiter eingegrenzt werden (Brun et al. 2001). Die Methode der globalen Sensitivitätsanalyse (Saltelli et al. 2000; Cariboni et al. 2007) erwies sich als sehr gut geeignet, da sie es ermöglichte, Interaktionen zwischen den Parametern aufzudecken (Wachstumsrate der Rhizome und Expansionsrate) und hierdurch erst die Sensitivität der Expansionsrate für die Ausbreitungsgeschwindigkeit zum Vorschein kam. Da die vegetative Ausbreitung bei klonalen Pflanzenarten von höchster Bedeutung ist, erscheint es plausibel, dass das Wachstum der Rhizome sich als der bedeutendste Prozess für die Abundanz und die Verteilung der beiden Pflanzenarten erwies.

Mit dem Modell wurde versucht, die Wirklichkeit möglichst gut abzubilden. Nichtsdestotrotz ist ein Modell immer ein vereinfachtes Abbild der Natur; es wurden zwar die wichtigsten Prozesse berücksichtigt, aber nicht unbedingt wirklichkeitsgetreu implementiert. Aus diesem Grund wurden die Modellparameter nicht aus den Felddaten berechnet, sondern mithilfe der im

Feld ermittelten Muster kalibriert, wenn auch der Wertebereich der Parameter aus Literatur- und Felddaten abgeleitet wurde.

Die Überprüfung der Modellgüte zeigte, dass die Modellstruktur plausibel ist und offenbar die wichtigsten Prozesse enthalten sind. Durch die sehr ausführliche Modellkalibrierung war es möglich, das Modell gut an die Daten anzupassen. Des Weiteren lässt sich aus den guten Ergebnissen ableiten, dass Form und Gewichtung der Transferfunktionen adäquat sind. Da das Modell in der Lage ist, die im Feld ermittelten Muster von Vegetationszonierung, -entwicklung und -wachstum zu reproduzieren, hilft es, die zugrundeliegenden Prozesse zu verstehen und ihre Effekte zu quantifizieren. Die meisten Muster konnten sehr gut reproduziert werden. Nur bei der Ausbreitungsdistanz ( $qc_2$ ) konnten "nur" intermediäre Modellgüten erreicht werden. Dies lag vor allem daran, dass die Ausbreitung bei beiden Arten leicht unterschätzt wurde. In Abbildung 63 und Abbildung 64 ist aber zu erkennen, dass die Richtung der Ausbreitung sehr gut vom Modell reproduziert werden konnte.

Die meisten Gütekriterien zeigten eine gute bis sehr gute räumliche Modellübertragbarkeit an. Das Modell ist also – mit ein paar kleinen Einschränkungen – auch gut in anderen Untersuchungsgebieten nutzbar.

#### **4.4.5 Einfluss der Habitatfaktoren auf Muster der raum-zeitlichen Vegetationsdynamik**

Der Einfluss der Habitatfaktoren auf Muster der raum-zeitlichen Vegetationsdynamik konnte durch Weglassen einzelner Faktoren analysiert werden. Als Gütemaß wurde nur die Korrelation dargestellt, da sich die Ergebnisse beider Maße stark ähnelten. Die prozentuale Änderung der Modellgüte erwies sich als gutes Maß, die Stärke der Einflüsse der verschiedenen Standortfaktoren zu sortieren, sollte aber nicht als quantitatives Maß verstanden werden. Dies ist besonders bedeutsam, da die Faktoren teilweise miteinander korreliert sind, was dazu führt, dass die Herausnahme eines einzelnen Faktors nicht ausschließlich den Effekt dieses Faktors widerspiegelt.



## 5 Kernaussagen und Fazit

Die vorliegende Arbeit liefert zahlreiche neue Einsichten aus Feldforschung und Modellierung. Durch die genaue Betrachtung der Muster der raum-zeitlichen Vegetationsdynamik konnten Aussagen über Veränderungen der Dynamik, Struktur und Vitalität der Vorlandvegetation getroffen werden. Die Analyse der Transferfunktionen erlaubte einen Einblick in die Wechselwirkungen zwischen der Vegetation und den implementierten Standortfaktoren. Die gelungene Verknüpfung des Vegetationsmodells mit der Modellierung von hydrologischen Standortfaktoren aus HAMSOM bot die Möglichkeit herauszufinden, welche Prozesse die räumlichen Muster der Röhrichtvegetation erklären und Informationen über die kausalen Wirkungszusammenhänge der Vegetationszonierung und -dynamik im Vorland zu erhalten.

Aus den Felddaten und Modellergebnissen konnten folgende Kernaussagen abgeleitet werden:

1. Das Vorkommen der beiden Arten hängt stark vom hydrodynamischen Gezeitenregime (d. h. Strömungsgeschwindigkeit, Überflutungshöhe und -dauer) ab.
2. Die Strömungsgeschwindigkeit beeinflusst die raum-zeitlichen Muster beider Arten insgesamt am stärksten.
3. Verbreitung und Ausbreitung der Strandsimse wird zusätzlich stark von der Überflutungsdauer und der Überflutungshöhe beeinflusst.
4. Die Menge der oberirdischen Biomasse der Strandsimse hängt vor allem davon ab, ob eine Konkurrenz mit Schilf besteht.
5. Die unterirdische Biomasse der Strandsimse wird zusätzlich von der Änderung der Geländehöhe beeinflusst.
6. Beim Schilf wurden alle Muster hauptsächlich von der Strömungsgeschwindigkeit beeinflusst.
7. Nur auf die Ausbreitung des Schilfs hatten zusätzlich noch die Änderung der Geländehöhe und die Überflutungshöhe einen größeren Einfluss.
8. Die stromauf höhere Salinität hat keinen negativen Einfluss auf die Muster der raum-zeitlichen Vegetationsdynamik der Röhrichtarten *Bolboschoenus maritimus* und *Phragmites australis*.

9. Eine Bodenwassersalinität von bis zu 8 ppt hat keinen Einfluss auf *Bolboschoenus maritimus*, beeinträchtigt die Vitalität vom Schilf aber leicht.
10. Es konnte kein Zusammenhang zwischen der Korngrößenverteilung, dem organischen Kohlenstoffgehalt, dem pH-Wert des Bodens und der Vitalität der beiden Pflanzenarten nachgewiesen werden.
11. Der Abstand zum MThw beeinflusst das Vorkommen von *Bolboschoenus maritimus*. Das Vorkommen von *Phragmites australis* lässt sich nur begrenzt durch den Abstand zum MThw erklären.
12. Die Geschwindigkeit, mit der das Wasser in die Vegetation eindringt, wird durch den Widerstand der Pflanzenstängel verringert. Der Einfluss der Vegetation auf die Strömungsgeschwindigkeit kann aus Messungen der oberirdischen Biomasse abgeleitet werden und nimmt während der Vegetationsperiode zu.
13. Es gibt einen morphologischen Unterschied zwischen den Rameten (Sprosse) von *Bolboschoenus maritimus* am Rande der Vegetation und innerhalb des Vegetationsgürtels. Dieser ist durch die mechanische Belastung der Strömung zu erklären.
14. Es gibt einen positiven exponentiellen Zusammenhang zwischen der Größe und dem Gewicht einzelner Rameten beider Pflanzenarten.
15. Der wichtigste Wachstumsprozess für die Ausbreitung der beiden klonalen Pflanzenarten ist das Wachstum der Rhizome.

Die sehr guten Ergebnisse der Modellvalidierung erlauben die Anwendung bei der Simulation von Szenarien für die Entwicklung der hydrologischen und klimatischen Bedingungen und damit die Berechnung der Verteilung und der unter- und oberirdischen Biomasse der zwei Zielarten unter veränderten Standortbedingungen. Hierdurch könnten Aussagen über Veränderungen der Dynamik, Struktur und Vitalität der Vorlandvegetation getroffen und Bereiche identifiziert werden, die besonders empfindlich auf vorhergesagte zukünftige Klimaentwicklungen oder geplante Maßnahmen reagieren könnten.

## 6 Danksagung

Ganz herzlich bedanken möchten wir uns bei all den studentischen Hilfskräften und freiwilligen Helfern, die uns auch unter widrigsten Bedingungen bei der Feldarbeit unterstützt haben. Ohne sie wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen. Michael Unkelbach und Joanna Laß haben zusätzlich dazu auch noch mit den Ergebnissen ihrer Bachelorarbeiten zu diesem Bericht beigetragen.

Danke auch an Christian Maushake und Bernard Kondziella von der BAW für das bereitwillige Verleihen der vier Nortek Strömungssonden und die vielen Erklärungen und Hilfestellungen in Zusammenhang mit den Strömungsmessungen.

Auch für die Vermessung unserer Messstellen durch Mitarbeiter des WSA Hamburg möchten wir uns bedanken.

Hartmut Hein hat mit der hydrodynamischen Modellierung mit HAMSOM viele der Grundlagedaten für die Modellierung geliefert, vielen Dank hierfür.



## 7 Literatur

- Adams D.A. (1963): Factors influencing vascular plant zonation in North Carolina salt marshes. *Ecology* 44: 445-456.
- Amsberry L., Baker M. A., Ewanchuk P. J., Bertness M. D. (2000): Clonal integration and the expansion of *Phragmites australis*. *Ecological Applications* 10: 1110-1118.
- Aronica G., Hanking B., Beven K. (1998): Uncertainty and equifinality in calibrating distributed roughness coefficients in a flood propagation model with limited data. *Advances in Water Resources* 22 (4): 349-365.
- Asaeda T., Karunaratne S. (2000): Dynamic modeling of the growth of *Phragmites australis*: model description. *Aquatic Botany* 67 (4): 301-318.
- Baldwin A. H., McKee K. L., Mendelssohn I.A. (1996): The influence of vegetation, salinity, and inundation on seed banks of oligohaline coastal marshes. *American Journal of Botany* 83: 470-479.
- Bartley M. R., Spence, D. H. (1987): Dormancy and propagation in helophytes and hydrophytes. *Archiv für Hydrobiologie – Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 27 (13): 155.
- Bertness M.D., Gough L., Shumway S.W. (1992): Salt tolerances and distribution of fugitive salt marsh plants. *Ecology* 73: 1842-1851.
- Bockelmann A.-C., Neuhaus R. (1999): Competitive exclusion from a high-stress habitat. *Journal of Ecology* 87: 503-513.
- BfG (Bundesanstalt für Gewässerkunde) (2004): Analyse der aktuellen räumlichen Veränderungen ufernaher Röhrichte und Uferstauden unter besonderer Berücksichtigung ihrer historischen Entwicklung (der letzten 30 bis 50 Jahre), BfG-Bericht 1441.
- Brun R., Reichert P., Kunsch H. (2001): Practical Identifiability Analysis of Large Environmental Simulation Models. *Water Resources Research* 37 (4): 1015-1030.
- Cariboni J., Gatelli D., Liska R., Saltelli A. (2007): The role of sensitivity analysis in ecological modelling. *Ecological Modelling* 203: 167-182.

- Chapin F.S., Schulze E.D., Mooney H.A. (1990): The Ecology and Economics of Storage in Plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 21: 423-447.
- Charpentier A., Stuefer J.F. (1999): Functional specialization of ramets in *Scirpus maritimus*. Splitting the tasks of sexual reproduction, vegetative growth and resource storage. *Plant Ecology* 141: 129-136.
- Cizková-Koncalová H., Kvet, J., Thompson, K. (1992): Carbon starvation: a key to reed decline in eutrophic lakes. *Aquatic Botany* 43: 105-113.
- Claus B.; Neumann P.; Schirmer M. (1992): Rahmenkonzept zur Renaturierung der Unterweser und ihrer Marsch. Teil 1. Dokumente, Leitbild, Bewertungskriterien, regionalisierte Bewertung. Veröffentlichungen der Gemeinsamen Landesplanung Bremen/Niedersachsen Nr. 1-94: 1-369.
- Cooper A. (1982): The effects of salinity and waterlogging on the growth and cation uptake of salt marsh plants. *New Phytologist*, 90: 263-275.
- Coops H., van den Brink F. W. B., van der Velde G. (1996): Growth and morphological responses of four helophyte species in an experimental water-depth gradient. *Aquatic Botany* 54 (1): 11-24.
- Coops H, Geilen N, Van der Velde G. (1999): Helophyte zonation in two regulated estuarine areas in the Netherlands: Vegetation analysis and relationships with hydrological factors. *Estuaries* 22 (3A): 657-668.
- D'Alpaos A., Lanzoni S., Marani M., Rinaldo A. (2007): Landscape evolution in tidal embayments: modelling the interplay of erosion, sedimentation, and vegetation dynamics. *Journal of Geophysical Research* (112): F01008.
- Deegan B. M., White S. D., Ganf G. G. (2007): The influence of water level fluctuations on the growth of four emergent macrophyte species. *Aquatic Botany* 86: 309-315.
- De Kroon H. and Hutchings M. J. (1995): Morphological plasticity in clonal plants – the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology* 83: 143-152.
- De Kroon H., & Visser, E. J. (Eds.) (2003): *Root ecology*. Vol. 168. Springer.

- Doubilet P., Begg C. B., Weinstein M. C., Braun P., McNeil B. J. (1985): Probabilistic sensitivity analysis using Monte Carlo simulation: a practical approach. *Medical Decision Making* 5: 157-177.
- Drachenfels O. V. (2004): Kartierschlüssel für Biotoptypen in Niedersachsen unter besonderer Berücksichtigung der nach § 28a und § 28b NNatG geschützten Biotope sowie der Lebensraumtypen von Anhang I der FFH-Richtlinie. *Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen*, Heft A/4, Hildesheim.
- Dücker H.P., Glindemann H, Witte H.-H., Thode K. (2006): Konzept für eine nachhaltige Entwicklung der Tideelbe als Lebensader der Metropolregion Hamburg, Hamburg Port Authority. URL: [http://www.tideelbe.de/files/strategiepapier\\_tideelbe\\_deu.pdf](http://www.tideelbe.de/files/strategiepapier_tideelbe_deu.pdf)
- Dykyjová D. (1986): Production ecology of *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla (*Scirpus maritimus* L. s.l.). *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 21: 27-64.
- Ellenberg H. (1996): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 5. Aufl., Ulmer, Stuttgart. 1-1095.
- Engels J. G., Jensen K. (2009): Patterns of wetland plant diversity along estuarine stress gradients of the Elbe (Germany) and Connecticut (USA) Rivers. *Plant Ecology & Diversity* 2: 301-311.
- Engels J.G., Jensen K. (2010): Role of biotic interactions and physical factors in determining the distribution of marsh species along an estuarine salinity gradient, *Oikos* 119: 679-685.
- Fickert M., Strotmann T. (2007): Hydrodynamische Entwicklung der Tideelbe. In: Gönnert G., Pflüger B., Bremer J.-A (Hrsg.): *Von der Geoarchäologie über die Küstendynamik zum Küstenzonenmanagement*, *Coastline Reports* 9: 59-68.
- Fowler J., Cohen L., Jarvis P. (1998): *Practical statistics for field biology*. 2<sup>nd</sup> edition, Wiley & Sons, Chichester. 1-272.
- Fuchs E., Schleuter M., Rosenzweig S. (2012): Integrated Floodplain Response Model (INFORM) as a tool to predict effects of human impacts on habitat availability for floodplain species. *River Systems* 20/1–2: 41-53.
- Giersch K., Schirmer M. (2002) *Kommentierte Literaturrecherche zum Thema Röhricht*, Universität Bremen. URL:

---

[https://www.kuestendaten.de/publikationen/Datencontainer/Einzeldokumente/literaturrecherche\\_roehrichte\\_materialien.pdf](https://www.kuestendaten.de/publikationen/Datencontainer/Einzeldokumente/literaturrecherche_roehrichte_materialien.pdf)

- Grimm V., Revilla E., Berger U., Jeltsch F., Mooij W. M., Railsback S. F., Thulke H.-H., Weiner J., Wiegand T., DeAngelis, D. L. (2005): Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *Science* 310 (5750): 987-991.
- Grimm V., Frank K., Jeltsch F., Brandl R., Uchmanski J., Wissel C. (1996): Pattern-oriented modelling in population ecology. *Science of the Total Environment* 183: 151–166.
- Grosser S., Pohl W., Melzer A. (1997): Untersuchung des Schilfrückgangs an bayerischen Seen. *Bayrische Landesanstalt für Umwelt* 141: 1-139.
- Härdtle W., Vestergaard P. (1996): Veränderungen der Ufervegetation, Salzwiesen und Dünen. In: J.L. Lozan et al. (Hrsg.): Warnsignale aus der Ostsee. Parey /Blackwell, Berlin. 157-162.
- Hay R. K. M. (1990): The influence of photoperiod on the drymatter production of grasses and cereals. *New Phytologist* 116: 233-254.
- HBU (Handbuch der Bodenuntersuchung) (2009): Terminologie, Verfahrensvorschriften und Datenblätter, Physikalische, chemische, biologische Untersuchungsverfahren, Gesetzliche Regelwerke: Loseblattsammlung; DIN Deutsches Institut für Normung e.V. (Hrsg.) Beuth, Wiley-VCH.
- Hein H, Mai S., Barjenbruch U. (2014): Klimabedingt veränderte Tidekennwerte und Seegangsstatistik in den Küstengewässern. Schlussbericht KLIWAS-Projekt 2.03. KLIWAS-33/2014. BfG, Koblenz. URL: [http://doi.bafg.de/KLIWAS/2014/Kliwas\\_33\\_2014\\_2.03.pdf](http://doi.bafg.de/KLIWAS/2014/Kliwas_33_2014_2.03.pdf)
- Heinrich T.; Mühlner G. (1981): Beurteilung der Röhrichtbestände an der Unterweser im Bereich Landkreis Wesermarsch im Hinblick auf ihre Schutzwürdigkeit. LK Wesermarsch, Amt für Landschaftspflege.
- Hellings S.E., Gallagher J.L. (1992): The effects of salinity and flooding on *Phragmites australis*. *Journal of Applied Ecology* 29 (1): 41-49.
- Holsten B., Schoenberg W., Jensen K. (2011): Schutz und Entwicklung aquatischer Schilfröhrichte, URL: <http://www.umweltdaten.landsh.de/nuis/wafis/fliess/schilfleitfaden.pdf>

- Hootsmans J.M., Wiegman F. (1998): Four helophyte species growing under salt stress: their salt of life? *Aquatic Botany* 62: 81–94.
- Hrivnák R., O’heľová H., Gömöry D., Valachovič M., Paľove-Balang P. (2012): Environmental effects on species richness of macrophytes in Slovak streams. *Central European Journal of Biology* 7(6): 1030-1036.
- Hroudová Z., Zákravský P., Ducháček M., Marhold K. (2007): Taxonomy, distribution and ecology of *Bolboschoenus* in Europe, *Annales Botanici Fennici* 44: 81-102.
- Jensen K. (2007): Röhrichte in Ästuaren: Verbreitung, Ökosystemfunktion und Gefährdung. In: BfG Veranstaltungen 2/2007: Röhricht an Bundeswasserstraßen (im norddeutschen Raum). 5-19.
- Karagatzides J., Hutchinson I. (1991): Intraspecific comparisons of biomass dynamics in *Scirpus americanus* & *Scirpus maritimus* on the Fraser River Delta. *Journal of Ecology* 79: 459-476.
- Kötter F. (1961): Die Pflanzengesellschaften im Tidegebiet der Unterelbe. *Archiv für Hydrobiologie – Supplement* 26: 106-184.
- Kramer-Schadt S., Revilla E., Wiegand T., Breitenmoser U. (2004): Fragmented landscapes, road mortality and patch connectivity: modelling influences on the dispersal of eurasian lynx. *Journal of Applied Ecology* 41: 711-723.
- Kramer-Schadt S., Revilla E., Wiegand T., Grimm V. (2007): Patterns for parameters in simulation models. *Ecological Modelling* 204: 553-556.
- Krüger L., Kirst G. (1991): Field Studies on the Ecology of *Bolboschoenus maritimus* (L.) PALLA, *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 26 (3): 277-286.
- Kurz H., Küver B. (1991): Umweltverträglichkeitsuntersuchung zur Vertiefung der Außenweser. Teilaspekt: Vegetationskundliche Bestandsaufnahme im Außendeichsgebiet der Unterweser auf der Grundlage einer CIR-Luftbildbefliegung. Auswertung im Hinblick auf Vegetationstypen, Kartierung ausgewählter Vegetationen am Boden und Erfassung gefährdeter Pflanzenarten. Band 1: Allgemeiner Teil; Band 2: Beschreibung der Vegetationstypen; Büro für Biologische Bestandsaufnahmen und Bewertungen; im Auftrag des Wasser- und Schifffahrtsamtes Bremerhaven: 1-32.

- Leonard L.A., Luther M.E., (1995): Flow hydrodynamics in tidal marsh canopies. *Limnology and Oceanography* 40 (8): 1474-1484.
- Leonard L.A., Wren P.A., Beavers R.L. (2002): Flow dynamics and sedimentation in *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* marshes of the Chesapeake Bay. *Wetlands* 22 (2): 415–424.
- Lieffers V.J., Shay J.M. (1982a): Distribution and variation in growth of *Scirpus maritimus* var. *palludosus* on the Canadian prairies. *Canadian Journal of Botany* 60: 1938-1949.
- Lieffers V.J., Shay J.M. (1982b): Seasonal growth and standing crop of *Scirpus maritimus* var. *paludosus* in Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany* 60: 117–125.
- Lillebø A.-I., Pardal M.-A., Neto J.-M., Marques J.-C. (2003): Salinity as the major factor affecting *Scirpus maritimus* annual dynamics: Evidence from field data and greenhouse experiment. *Aquatic Botany* 77: 111-120.
- Lissner J., Schierup H.-H. (1997): Effects of salinity on the growth of *Phragmites australis*. *Aquatic Botany* 55: 247-260.
- Lissner J., Schierup H.-H., Comín F.A., Astorga V. (1999): Effect of climate on the salt tolerance of two *Phragmites australis* populations. I. Growth, inorganic solutes, nitrogen relations and osmoregulation. *Aquatic Botany* 64: 317-333.
- Lucht A. (2011): Einfluss der Vegetation auf die Sedimentation in ästuarienen Marschen der Elbe, Universität Hamburg. Unveröffentlicht.
- Mauchamp A., Mesleard F. (2001): Salt tolerance in *Phragmites australis* populations from coastal Mediterranean marshes. *Aquatic Botany* 70: 39-52.
- Mitch W.J., Gosselink J.G. (2000): *Wetlands*, 3rd. ed. John Wiley & Sons, New York.
- Mook J. H., Van der Toorn J. (1982): The influence of environmental factors and management on stands of *Phragmites australis* II. Effects on yield and its relationships with shoot density. *Journal of Applied Ecology* 19: 501-517.
- Nepf H. (1999): Drag, turbulence, and diffusion in flow through emergent vegetation. *Water Resources Research* 35: 479-89.

- Odum W. E. (1988): The comparative ecology of tidal freshwater and salt marshes. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 147-176.
- Ostendorp W. (1989): "Die-back" of reeds in Europe, a critical review of literature. *Aquatic Botany* 35: 5-26.
- Raabe E. (1986): Die Gliederung der Ufervegetation der Elbe unterhalb Hamburgs. *Mitteilungen zum Natur- und Umweltschutz Hamburg* 2: 117–141.
- Rastetter E. B., Aber J. D., Peters D. P., Ojima D. S., Burke I. C. (2003): Using mechanistic models to scale ecological processes across space and time. *BioScience*, 53(1): 68-76.
- Richards C. L., Pennings S. C., Donovan L. A. (2005): Habitat range and phenotypic variation in salt marsh plants. *Plant Ecology* 176: 263-273.
- Rodewald-Rudescu, L. (1958): Schilfrohr und Fischkultur im Donaudelta. *Archiv für Hydrobiologie* 54 (3): 303-339.
- Rothmaler, W. (2005): Exkursionsflora von Deutschland. Bd. 2, Gefäßpflanzen: Grundband. 19. Aufl. Spektrum Akademischer Verlag.
- Ruland W., Wartenberg W. (2011): Geologische Untersuchungen im Bereich der ehemaligen Oberahnschen Felder (östlicher Jadebusen), *Coastline Reports* 17: 155-166.
- Saltelli A., Chan K., Scott E.M. (2000): *Sensitivity Analysis*. John Wiley & Sons Ltd, West Sussex.
- Schneider-Binder E. (2011): Aquatic macrophytes and their use as ecological status indicators in restoration projects in the Danube Delta (Romania). *Romanian Journal of Aquatic Ecology* 1 (1): 45-62.
- Schnell, G. (1988): Öko-Porträt Schilfrohr (*Phragmites australis*). *Naturschutzverband Niedersachsen (NVN). Biologische Schutzgemeinschaft Hunte Weser-Ems (BSH), München*.
- Scholle J., Schuchardt B., Kraft D. (2006): WRRL: Fischbasiertes Bewertungswerkzeug für Übergangsgewässer der norddeutschen Ästuare – Bewertungswerkzeug.
- Schwoerbel J. (1999): *Einführung in die Limnologie*. 8. Aufl., Fischer Stuttgart, Jena Lübeck, Ulm: 1-465.

- Soetaert K., Hoffmann M., Meire P., Starink M., Van Oevelen D., Van Regenmortel S., Cox T. (2004): Modeling growth and carbon allocation in two reed beds (*Phragmites australis*) in the Scheldt. *Aquatic Botany* 79: 211-234.
- Spence D.H.N. (1982): The zonation of plants in freshwater lakes. *Advances in Ecological Research* 12: 37-125.
- Squires L., van der Valk A. (1992): Water-depth tolerances of the dominant emergent macrophytes of the Delta Marsh, Manitoba. *Canadian Journal of Botany* 70: 1860-1867.
- Stumpf R. P. (1983): The processes of sedimentation on the surface of a saltmarsh. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 17: 495-508.
- Szmeja J., Galka A. (2008): Phenotypic responses to water flow and wave exposure in aquatic plants. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 77: 59-65.
- Thorne C.R. (1990): Effects of vegetation on riverbank erosion and stability. In: Thorne J.B. (Ed.), *Vegetation and Erosion. Processes and Environments*. Wiley, Chichester, 125-144.
- Thursby G.B., Chintala M.M., Stetson D., Wigand C., Champlin D.M. (2002): A rapid, non-destructive method for estimating aboveground biomass of salt marsh grasses. *Wetlands* 22: 626-630.
- Welling C. H., Pederson R. L., Van Der Valk A. G. (1988a): Recruitment from the seed bank and the development of zonation of emergent vegetation during a drawdown in a prairie wetland. *Journal of Ecology* 76: 483-496.
- Welling C.H., Pederson, R.L., van der Valk A.G. (1988b): Temporal patterns in recruitment from the seed bank during drawdowns in a prairie wetland. *Applied Ecology* 25: 999-1007.
- Wiegand, G. (1979): Vegetation und Umweltbedingungen der Oberharzer Stauteiche heute und in Zukunft. Vorläufige Übersicht über die Pflanzengesellschaften der niedersächsischen Fließgewässer. *Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen, Heft 10*: 1-122.
- Wolf, A. (1988): Röhrichte und Rieder des holsteinischen Elbufers unterhalb Hamburgs, *Schriften Naturwissenschaftlicher Verein Schleswig-Holstein* 58: 55-65.

---

Wortmann J., Hearne J.W., Adams J.B. (1998): Evaluating the effects of freshwater inflow on the distribution of estuarine macrophytes. *Ecological Modelling* 106: 213-232.

WSV (Wasser- und Schifffahrtsverwaltung des Bundes): Überblick über einige wichtige Begriffe aus dem Tidegebiet, URL:  
<https://www.wsv.de/wsa-bb/info/Schifffahrtsbegriffe/>

Yamasaki S. (1984): Role of plant aeration in zonation of *Zizania latifolia* and *Phragmites australis*. *Aquatic Botany* 18(3): 287-297.

Yang S. L. (1999): Tidal wetland sedimentation in the Yangtze delta. *Journal of Coastal Research* 15: 1091–1099.





**Bundesanstalt für Wasserbau**  
Kompetenz für die Wasserstraßen

**Bundesanstalt für Wasserbau (BAW)**

Kußmaulstraße 17  
76187 Karlsruhe

[www.baw.de](http://www.baw.de)  
[info@baw.de](mailto:info@baw.de)

**Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrographie (BSH)**

Bernhard-Nocht-Straße 78  
20359 Hamburg

[www.bsh.de](http://www.bsh.de)  
[posteingang@bsh.de](mailto:posteingang@bsh.de)



**BUNDESAMT FÜR  
SEESCHIFFFAHRT  
UND  
HYDROGRAPHIE**



**Deutscher Wetterdienst (DWD)**

Frankfurter Straße 135  
63067 Offenbach/Main

[www.dwd.de](http://www.dwd.de)  
[info@dwd.de](mailto:info@dwd.de)

**Bundesanstalt für  
Gewässerkunde (BfG)**

Am Mainzer Tor 1  
56068 Koblenz

[www.bafg.de](http://www.bafg.de)  
[posteingang@bafg.de](mailto:posteingang@bafg.de)



## IMPRESSUM

**Herausgeber:**

Bundesanstalt für Gewässerkunde  
KLIWAS Koordination  
Am Mainzer Tor 1  
Postfach 20 02 53  
56002 Koblenz  
Tel.: 0261 / 1306-0  
Fax: 0261 / 1306-5302  
E-Mail: [kliwas@bafg.de](mailto:kliwas@bafg.de)  
Internet: <http://www.kliwas.de>

**Redaktion:** Maike Heuner,  
Bundesanstalt für Gewässerkunde

**Layout:** Christin Hantsche und Tobias Knapp,  
Bundesamt für Seeschifffahrt  
und Hydrographie - Rostock

**Druck:** Bundesanstalt für Gewässerkunde

**DOI:** 10.5675/Kliwas\_26\_2014\_Roehrichtwachstum