

Die Salzvegetation im Seewinkel

(Roland Albert)

Ursachen der Salzvegetation

Die Gründe für das Vorkommen von Salzböden und Salzlachen im Seewinkel sind nicht in allen Einzelheiten geklärt. Höchstwahrscheinlich handelt es sich um eine kombinierte Wirkung von salzführenden Ablagerungen des Tertiärmeeres (Thetis) einerseits und der tektonischen Störungszone am Alpenostrand andererseits: aus Brüchen und Spalten des Untergrundes gelangten die mit Salz angereicherten Tiefenwässer an die Oberfläche und imprägnierten den Boden in abflusslosen Senken über wasserundurchlässigen Tonen. Diese mit Salz angereicherten Bodenschichten ziehen sich als „salzführender Horizont“ mosaikartig durch die Landschaft des Seewinkels. Wo er die Oberkante des Bodenprofils bildet, haben wir die salzreichsten Stellen (sog. Solontschak-Böden) vor uns. Solonetz-Böden entstehen dort, wo über dem salzführenden Horizont zunächst salzfreier Boden angeweht oder angeschwemmt wird, wo aber das salzhaltige Grundwasser bei hohem Wasserstand die oberen Bodenhorizonte flutet und sozusagen von unten mit Salz imprägniert. In diesen Böden werden die Ton-Humus-Komplexe mit der Zeit fast vollständig durch Natrium-Ionen abgesättigt, wodurch es zu einer extremen Alkalisierung (bis pH 10 und darüber!) und Verschlammung kommt. Solonetzböden werden bei Austrocknung extrem hart und bekommen markante polygonale Trockenrisse. Solonetz- und Solontschak-Böden tragen unterschiedliche Pflanzengesellschaften.

Durch unterschiedlich mächtige salzarme, gelegentlich auch sandige Bodenauflagen ergibt sich letztlich ein sehr heterogenes Mosaik an unterschiedlich salzhaltigen Böden, das sich in einem ebenso bunten Vegetationsmuster widerspiegelt. Neben extrem salzreichen fast vegetationslosen „Blindzickstellen“ findet man alle Übergänge bis hin zu Trockenrasen. In den tiefsten Stellen des Geländes, im Bereich des Grundwasserhorizontes, blieben Salzlachen bestehen, die ebenfalls von Salzböden umsäumt werden. Als Folge des abnehmendem Salzgehalt gegen das höher liegende Umland ergibt sich an den Lackenrändern eine charakteristische Zonierung von Halophyten (=Salzpflanzen-) Gesellschaften.

Die Böden enthalten neben Na und Cl auch reichlich Mg und Ca bzw. Sulfat und Carbonat. Gerade diese chemische Vielfalt spricht dafür, dass nicht nur ehemalige Meeresablagerungen, sondern auch tektonische Erscheinungen die Genese unserer Salzböden mitbedingen. Tektonischen Ursprungs sind auch die zahlreichen „Säuerlinge“ und Mineralsalze führenden Brunnen in der Region (z.B. die „Bartholomäus-Quelle“ im Zentrum von Illmitz). Besonders eindrucksvoll sind die Salzböden nach längeren Schönwetterperioden im Frühsommer, wenn ein aufsteigender Grundwasserstrom vorherrscht und infolge der hohen Verdunstung weisse Salzausblühungen als sog. „Sodaschnee“ die Senken und Lackenränder überziehen.

Die drei Wirkungsebenen bei überhöhtem Salzangebot

Kochsalz (NaCl) ist für Höhere Pflanzen bei Überangebot ein Giftstoff! Eine Risikoabschätzung lässt drei Wirkungsebenen erkennen, die sich überlappen und insgesamt Entwicklungsstörungen, Wachstums- und Ertrageinbußen der betroffenen Pflanzen hervorrufen.

(1) Die osmotische Wirkungsebene

NaCl ist gut wasserlöslich und senkt daher das Wasserpotenzial der Bodenlösung drastisch ab, sodass auch bei reichlich vorhandenem Wasser (feuchte Salzböden, Meeresstrände,...) dessen osmotische Aufnahme in die Pflanzen erschwert ist. Salzstandorte sind dementsprechend „osmotisch belastet“, und Pflanzen, die hier wachsen, sind einem permanenten „osmotischen Stress“ unterworfen.

(2) Die Wirkung auf die Ionen- und Salzaufnahme

Die hohen Konzentrationen der beiden Salzionen Natrium und Chlorid im Medium führen dazu, dass die äußeren Plasmagrenzschichten der Wurzelzellen von den Salzionen einfach „überannt“ werden, die dann mit der Massenströmung des Wassers direkt in die lebenden Zellinhalte eindringen bzw. in die Blätter weitertransportiert werden. Auch die selektive Aufnahme essentieller Nährionen (v.a. Kalium, Phosphat, Nitrat) wird durch das sehr einseitige und hohe Angebot an Salzionen gravierend gestört, sodass es zu Mangelsituationen und zu Störungen des gesamten Mineralstoff- und Ionenhaushaltes kommt. Hinzu kommt, dass im Bereich der embryonalen, noch nicht ausdifferenzierten Wurzelspitzen sowie der (endogenen) Seitenverzweigungen die Aufnahmekontrolle durch den Caspary'schen Streifen an der Endodermis entfällt. Bei den gegebenen hohen Außenkonzentrationen sickern daher mit dem Transpirationsstrom unweigerlich Salzionen in den Spross und entfalten ihre toxische Wirkung.

(3) Die Wirkungsebene der Salztoleranz

In-vitro-Versuche mit einer Reihe von isolierten Enzymen aus salzempfindlichen Kulturpflanzen, aber auch aus extrem salztoleranten Halophyten (Queller, Spießmelde u. a.) haben gezeigt, dass Zugabe hoher Salzkonzentrationen in beiden Fällen zu einem regelmäßigen starken Abfall der Enzymaktivitäten führt. Hohe Ionenkonzentrationen im Milieu verändern die Ladungsverhältnisse an der Enzymoberfläche und entziehen dem Hydratmantel der Enzymmoleküle Wasser. Dies führt letztlich zu einem Strukturverlust der Enzyme, so dass die entsprechenden Substrate die „aktiven Zentren“ an der Enzymoberfläche nicht mehr erkennen.

Anpassung an das Leben auf Salzböden

Entsprechend den erwähnten Angriffspunkten auf den drei Wirkungsebenen haben sich salztolerante Pflanzenarten besondere Toleranzstrategien angeeignet:

(1) Osmotische Anpassung

Quantitative Bestimmungen von osmotisch wirksamen Inhaltsstoffen, wie etwa der beiden Salzionen Natrium und Chlorid, der übrigen anorganischen Mineralstoffen, der löslichen Zucker, organischen Säuren und sonstigen niedermolekularen organischen Verbindungen (allgemein auch „Osmolyte“ genannt) haben gezeigt, dass sich Pflanzen an Salzstandorten durch Anreicherung der genannten Stoffe regelmäßig osmotisch anpassen, um auch bei abgesenktem Wasserpotential (also bei „osmotischer Belastung“) des Mediums ihre Wasserversorgung zu sichern. Die beiden Salzionen selbst, die – wie oben erwähnt – zum Großteil auf passivem Wege aufgenommen werden, nehmen dabei stets eine wichtige Rolle ein. Die Nutzung des reichlich vorhandenen Bodensalzes zur osmotischen Anpassung ist durchaus verständlich, wenn man bedenkt, dass andere Ionen unter beträchtlichem energetischem Aufwand aktiv aufgenommen werden müssen, bzw. dass organischen Osmolyte (Osmolyte) wie etwa Zucker ebenfalls unter hohem Energieaufwand synthetisiert werden müssen.

Die Intensität der Salzspeicherung ist bei den einzelnen Halophytenarten jedoch von Fall zu Fall sehr unterschiedlich, und auch das Muster der sonstigen osmotisch wirksamen Ionen und organischen Verbindungen variiert qualitativ und quantitativ beträchtlich. Es zeigen sich dabei auch deutliche taxonomische Zusammenhänge: Vertreter der Gänsefußgewächse, v.a. Salzmelde (*Suaeda pannonica*) und Queller (*Salicornia prostrata*) speichern Salz – vornehmlich Natrium und Chlorid – sehr intensiv und bauen Konzentrationen im Zellsaft bis zu 1 Mol pro Liter auf! Im Extremfall deckt Kochsalz in diesen Pflanzen ca. 90 % aller osmotisch wirksamen Inhaltsstoffe ab. Das lässt sich leicht durch eine „Verkostung“ dieser Pflanzen am Standort nachprüfen. Markante Salzsammler sind daneben der Salz-Dreizack (*Triglochin maritimum*) die Salzscheibenschwamm (*Spergularia maritima*) und die Salz-Kresse (*Lepidium cartilagineum*), während der Salz-Wegerich (*Plantago maritima*), die Salz-Aster (*Tripolium pannonicum* ssp. *pannonicum* [= *Aster tripolium* ssp. *pannonicum*]) und andere zweikeimblättrige Halophyten nur mäßig hohe innere Salzspiegel aufbauen können und daher auch extrem salzreiche Böden meiden. In allen genannten Pflanzen spielen neben Kochsalz noch andere Ionen (Kalium, Magnesium, Kalzium, Sulfat, Äpfelsäure, Zitronensäure) und diverse Zucker eine wichtige Rolle bei der osmotischen Anpassung. Einkeimblättrige Halophyten wie Salzschwaden (*Puccinellia peisonis*), Starres Dorngras (*Crypsis aculeata*), Kriech-Straußgras (*Agrostis stolonifera*), Lücken-Segge (*Carex distans*), Salz-Knollenbinse (*Bolboschoenus maritimus*) und auch die Salz-Simse (*Juncus gerardii*) speichern dagegen deutlich weniger Kochsalz, ihnen gelingt der osmotische Ausgleich in erster Linie durch eine gesteigerte Kalium-Aufnahme und durch eine überdurchschnittlich hohe Zucker-Akkumulation. Eine Ausnahme macht allerdings der schon erwähnte Salz-Dreizack.

(2) Kompartimentierung der Salzionen in der Vakuole als Schlüsselstrategie

Messungen des Salzgehaltes in den verschiedenen Kompartimenten der Zelle (Vakuole, Cytoplasma, einzelne Organellen) haben ergeben, dass Na- und Cl-Ionen vorwiegend in den (leblosen) Vakuolen deponiert werden, während das lebende Cytoplasma weitgehend salzfrei bleibt! Aufwendige Untersuchungen ergaben weiters, dass diese ungleiche Verteilung der beiden Salzionen innerhalb der Zelle eine Folge der Tätigkeit spezieller ATP-getriebener Ionenpumpen am Tonoplasten ist. Theoretisch ergäbe sich als Folgeproblem ein starkes osmotisches Ungleichgewicht zwischen Cytoplasma und Vakuole, da die osmotische Wirkung der Salzionen in der Vakuole das Cytoplasma sehr stark entwässern und dadurch schädigen würde. Tatsächlich wird dies dadurch verhindert, dass im Cytoplasma gewisse niedermolekulare Verbindungen in erheblichen Mengen synthetisiert und angereichert werden, die den notwendigen osmotischen Ausgleich zu den Salzionen in der Vakuole besorgen. Zudem treten diese Verbindungen mit den Enzymoberflächen in Wechselwirkung und schützen die Enzyme dadurch gegenüber dem herrschenden niedrigen Wasserpotential im Cytoplasma. Man hat diese Schutzstoffe „cytoplasmatische Osmolyte“ bzw. „cytoplasmatische Osmolyte“ genannt. Im anglo-amerikanischen Sprachgebrauch hat sich die Bezeichnung „compatible solutes“ eingebürgert, weil diese Verbindungen auch in hohen Konzentrationen stoffwechselphysiologisch verträglich sind.

(3) Cytoplasmatische Osmotika („compatible solutes“)

Es gibt insgesamt drei Klassen von derartigen Verbindungen: (i) cyclische und acyclische Zuckeralkohole, (ii) Prolin und einige wenige andere Aminosäuren und (iii) quaternäre Ammoniumverbindungen. Ihr Vorkommen in Salzpflanzen ist z.T. taxonspezifisch. Ein besonders wichtiger Inhaltsstoff aus Gruppe (iii) ist Glycinbetain, das in Gänsefußgewächsen (*Chenopodiaceae*) regelmäßig und in sehr hohen Konzentrationen gespeichert wird und wahrscheinlich ausschlaggebend für den enormen weltweiten Erfolg dieser Pflanzenfamilie auf Salzstandorten ist. Die Salz-Kresse (*Lepidium cartilagineum*) und der Salz-Dreizack (*Triglochin maritimum*) enthalten reichlich Prolin, der Salz-Wegerich (*Plantago maritima*) den Zuckeralkohol Dulcitol, eine stereoisomere Verbindung zu Sorbit bzw. Mannit. Soweit bisher untersucht, findet sich in allen halophilen Höheren Pflanzen zumindest eine dieser Substanzgruppen!

(4) Mechanismen zur Regulation des Salzgehaltes

So gut die weiter oben erwähnte „ungewollte“ Salzanreicherung durch den Transpirationswasserstrom für eine osmotische Anpassung an den Standort auch sein mag, so besteht auch für an Salz angepasste Pflanzenarten die permanente Gefahr einer überoptimalen Salzaufnahme und damit einer „Salzvergiftung“. Dies ist insbesondere während Perioden längerer Trockenheit im Frühsommer oder während der heißen pannonischen Sommermonate der Fall, wenn die Bodenlösung infolge der Austrocknung sehr hohe Salzkonzentrationen erreichen kann, und die Transpirationsbelastung sehr hoch ist. Erfolgreiche Salzpflanzen mussten daher regulative Maßnahmen entwickeln, um dieser ständig drohenden Übersalzung ihrer transpirierenden Organe zu entgehen und so die Lebensdauer ihrer photosynthetisch aktiven Organe aus energetischen Gründen möglichst zu verlängern.

Je nach anatomisch-morphologischen bzw. physiologischen Eigenarten haben die verschiedenen Taxa dabei sehr unterschiedliche Wege und Strategien eingeschlagen:

Wurzelfiltration und Salzausschluss

Eine sehr gute Regulation der Salzaufnahme durch spezielle anatomische Vorkehrungen im Wurzelbereich ist bei Gräsern realisiert: Ein Wurzelquerschnitt des Neusiedlersee-Salzschwadens (*Puccinellia peisonis*) lässt im Mikroskop sehr deutlich eine „doppelte Endodermis“ erkennen: Diese Sperrschicht im Inneren der Wurzel, der eine wichtige Kontrollfunktion bei Ionenaufnahmeprozessen zukommt, ist also gleich in doppelter Ausführung vorhanden! Der Salzschwaden (und andere Gräser) können sich damit besser gegen das ionenreiche Außenmilieu abschotten als andere Pflanzen. Die oben erwähnten niedrigen Salzgehalte von Gräsern sind eine unmittelbare Folge dieser guten „Salzfiltration“; vermutlich verfügen auch die relativ salzarmen halophilen Vertreter anderer einkeimblättriger Pflanzenfamilien (Riedgras-, Binsengewächse) über ähnliche Filtermechanismen.

Eine andere Strategie haben halophile Schmetterlingsblütler (etwa der Spargelklee, *Lotus maritimus*, oder der Salz-Hornklee, *Lotus tenuis*) eingeschlagen, die auch an salzreichen Standorten auffällig natriumarm sind. Die in den Leitbahnen mitgeschleppten Salzionen, insbesondere das Natrium, werden schon in den Wurzeln, besonders effizient jedoch in den Stängeln, aktiv aus den Gefäßen herausgepumpt, in die umgebenden Parenchymzellen verlagert und dort abgespeichert. Durch diesen speziellen Mechanismus, der als „Salzretention“ („Salzrückhaltung“) in der Literatur erwähnt wird, sorgen also die basalen Pflanzenorgane dafür, dass der Verdunstungspannen-Effekt in den transpirierenden Blätter verzögert wird, sodass die Lebensdauer der Blätter verlängert wird. „Salzausschließende“ Halophyten, die ihren Salzeinstrom durch die genannten Maßnahmen stark einschränken, werden in der wissenschaftlichen Literatur als „salt excluders“ bezeichnet. Chemische Analysen haben gezeigt, dass diese Stoffwechsellypen als Ersatz für das fehlende Salz reichlich Kalium aufnehmen bzw. org. Säuren und lösliche Zucker (v.a. Saccharose) in den Blattzellen anhäufen, um sich osmotisch an den Salzboden anzupassen.

„Sukkulentwerden“ als Maßnahme der Salzverdünnung

Eine zentral wichtige und bei nahezu allen halophilen Gattungen bzw. Familien realisierte Regulationsstrategie besteht im „Sukkulentwerden“ der transpirierenden Organe. Das Prinzip ist einfach: Durch kontinuierliche Streckung und Volumsvergrößerung der Zellen wird deren Wassergehalt permanent erhöht. Sichtbares Zeichen dafür ist ein deutliches Dickerwerden der Blätter mit zunehmendem Alter. Wenn nun sowohl die Menge an Salzionen (die mit dem Transpirationsstrom permanent einsickern!) als auch die Menge an Wasser in den Zellen (in dem die Salzionen gelöst sind!) zunehmen, so bleibt als Konsequenz die **relative**, auf den Wassergehalt bezogene Salzkonzentration im Blatt annähernd gleich, bzw. steigt nur sehr langsam mit dem Blattalter an. Dieser wichtige Salzregulationsmechanismus ist schon sehr früh entdeckt worden, wobei der wissenschaftliche Nachweis zuerst bei Mangrove-Bäumen gelang. Beispiele für sukkulente Pflanzen liefern aber fast alle zweikeimblättrigen Halophytenfamilien, besonders auffällig und in extremer Weise realisiert bei den Gänsefußgewächsen (Salzmelde - *Suaeda prostrata*, Queller - *Salicornia prostrata*, Spießmelde - *Atriplex prostrata*), etwas weniger auffällig bei anderen Familien, wie etwa den Korbblütlern (z.B. Salz-Aster), den Kreuzblütlern (Salz-Kresse) oder beim Salz-Wegerich und bei dem Nelkengewächs *Spergularia maritima* (Salz-Schuppenmiere).

Einkeimblättrige Pflanzen neigen strukturell dagegen nicht zu Sukkulenz und mussten wohl aus diesem Grunde eine ganz andere Strategie, nämlich den oben erwähnten „Salzausschluss“ einschlagen, um die interne Salzkonzentration zu regulieren.

Rosettenwachstum

Der Vorteil der Lebensform von Rosettenpflanzen und Halbrosettenpflanzen auf Salzboden ist leicht einsichtig: Dank der hohen Regenerationsfähigkeit können während der gesamten Vegetationszeit die mit zunehmendem Alter mehr und mehr salzbeladenen Blätter abgestoßen und durch junge, noch salzarme und physiologisch aktive ersetzt werden. Beispiele sind der im Gebiet sehr häufige Meerstrand-Wegerich (*Plantago maritima*) und der Salz-Dreizack (*Triglochin maritimum*) als Voll-Rosettenpflanzen, die Salz-Aster (*Aster tripolium* ssp. *pannonicus*), die Salz-Schwarzwurz (*Scorzonera parviflora*) und die Salz-Kresse (*Lepidium cartilagineum*) als Halbrosettenpflanzen. Die Horste dieser Pflanzen – besonders schön bei Dreizack und Wegerich zu beobachten – sind stets von einem Kranz vergilbender Blätter umgeben. Durch dieses Fließgleichgewicht zwischen Werden und Vergehen seiner Blätter regelt das Einzelindividuum seinen Salzgehalt insgesamt auf ein tolerierbares Durchschnittsniveau ein. In einem anschaulichen Vergleich könnte man sagen, dass diese Pflanzen gleichsam „dem Salz davonwachsen“. Dank ihrer Raschwüchsigkeit treten diese „Flucht nach vorne“ auch die Gräser, insbesondere die Salzschwaden-Arten an: Die mit dem Wasser eingeschwemmten Salzionen werden durch die stete Neubildung von Blattgewebe aus einer basalen Wachstumszone permanent verdünnt („Verjüngungszone“). Neben dem Vorhandensein einer besonders wirksamen Barriere in den Wurzeln erklärt dies zusätzlich die niedrigen Salzgehalte in den Blättern halophiler monokotyler Arten.

Drüsenhaare und Drüsen

Die wohl auffälligsten Einrichtungen zur Salzregulation sind spezielle Salzdrüsen, die in mannigfacher Ausformung und Gestalt bei Vertretern vieler halophiler Familien vorkommen. Bemerkenswerterweise gibt es trotz des hohen Artenreichtums der heimischen Halophytenflora nur drei Arten mit Salzdrüsen: das Strandmilchkraut, *Glaux maritima*, das aber ausschließlich auf den Glaubersalzflächen bei Zwingendorf im Pulkautal gedeiht, sowie die beiden Chenopodiaceen: Spießmelde, *Atriplex prostrata* und der Graugrüne Gänsefuß, *Chenopodium glaucum*.

Die Drüsen- oder „Blasenhaare“ dieser beiden letztgenannten Arten sind wenigzellig und funktionieren nach folgendem Prinzip: Die Endzelle ist sehr viel größer als die 1–2 Stielzellen und ist daher für diese speziellen, in vielen *Atriplex*-Arten vorkommenden „Blasenhaare“ („bladder hairs“) auch namensgebend. Diese großen kugelförmigen Zellen entziehen dem Blattgewebe unter Vermittlung der als Drüsen wirkenden Stielzellen überschüssiges NaCl, befördern das Salz aber nicht gleich hinaus, sondern speichern es zunächst in ihrem mächtigen Zellsaftsaum. In *Atriplex*-Arten der nordamerikanischen Salzwüsten konnten Salzkonzentrationen gemessen werden, die einem Mehrfachen der Salzkonzentration des Meerwassers entsprechen! Bei Überschreiten der tolerierbaren maximalen Salzkonzentration sterben die Haare dann ab und entlassen das Salz auf die Blattoberfläche. Dieser Salzregulationsmechanismus ist besonders wichtig für die vielen sehr erfolgreichen xerohalophilen Vertreter der Gattung *Atriplex* in den Salzwüsten aller Kontinente. Im Gegensatz zu manchen *Atriplex*-Arten in Salzwüsten, deren Blätter zeitlebens Haare nachbilden, tragen die Blätter unserer heimischen *Atriplex*-Art und diejenigen von *Chenopodium glaucum* ihre Haardrüsen nur im Jugendstadium. Der dichte Überzug verleiht besonders der Blattunterseite ein weißfilziges Aussehen, und mit einer Lupe kann man die kleinen kugelförmigen Zellgebilde sehr schön erkennen! Kontinuierliches Absterben der Blasenhaare führt jedoch bald zu einer Verkahlung der Blätter, die dann mit zunehmendem Alter immer dicker, also sukkulenter werden. Die Pflanze wechselt somit ihre Strategie und versucht nun, mittels einer neuen Maßnahme, von deren Bedeutung in Hinblick auf eine Verdünnung der Salzkonzentration in den Sprossen weiter oben schon die Rede war, ihre interne Salzkonzentration zu regulieren.

Anpassung und Konkurrenz

Meist wirken an einer bestimmten Pflanzenart mehrere der erwähnten Salzregulations-Strategien zusammen, wobei neben den speziellen Anpassungen (Rosettenwuchs, Salzfiltration, Drüsen) eine mehr oder weniger deutliche Sukkulenz bei vielen dikotylen Arten stets eine Schlüsselrolle einnimmt. Insgesamt müssen also Anpassungsmechanismen auf verschiedenen Ebenen – Biochemie, Physiologie sowie Anatomie und Morphologie – optimal zusammenspielen, um unseren Salzpflanzen zum ökologischen Erfolg zu verhelfen. Alle diese Maßnahmen entziehen der Pflanze zusätzliche Energie und Rohstoffe, die ansonsten für Wachstumsprozesse verwendet werden könnten. Salzpflanzen sind also vergleichsweise langsamwüchsig und unterliegen daher den normalen „Nichtsalzpflanzen“ („Glykophyten“) im Wettbewerb, wenn sie in der Natur auf salzfreie Böden verschlagen bzw. im Experiment auf unversalzter Gartenerde zusammen mit „Nichtsalzpflanzen“ kultiviert werden. Diese Konkurrenzschwäche ist der Hauptgrund, warum Halophyten die eng begrenzten Salzlebensräume nicht verlassen und in die angrenzenden salzfreien Ökosysteme einwandern, gleichwohl sie Salz in der Regel nur

tolerieren und – abgesehen von dessen Rolle als Osmotikum – stoffwechselfysiologisch nicht wirklich benötigen. An ihren natürlichen, zumeist offenen und im Vergleich zum Umland viel artenärmeren Standorten gibt es viel weniger Konkurrenz, sodass die schwächere Wuchleistung keinen Nachteil bringt! Ähnliche Zusammenhänge bestehen auch hinsichtlich pflanzlicher Spezialisten in anderen ökologischen Extremsituationen (Hochgebirgs-, Wüsten-, Schwermetallpflanzen u. a.).

Zum Teil bereits im 19. Jahrhundert durchgeführte Kultivierungsexperimente mit Salzpflanzen haben gezeigt, dass die allermeisten Arten Natrium und/oder Chlorid zu ihrem optimalen Wachstum nicht benötigen, sondern lediglich in viel höheren Gaben ertragen als andere Arten. Für diese Arten wurde der Terminus „fakultative Salzpflanzen“ geprägt. Die meisten unserer Salzpflanzen gehören diesem Typus an: Salz-Aster, Meerstrand-Wegerich, Salz-Dreizack, Salz-Schuppenmiere, Salzschwaden, Dorngras, Kampferkraut (*Camphorosma annua*) und andere. Man weiß aber auch aus derartigen Kultivierungs-Experimenten, dass extrem angepasste Formen, etwa stammsukkulente Gänsefußgewächse oder die Salz-Kresse, zum optimalen Gedeihen eine zusätzliche Salzgabe benötigen. Bei derartigen „obligaten Salzpflanzen“ ist die Anpassung so weit gegangen, dass die Ionenaufnahmesysteme offensichtlich so stark „verweichlicht“ sind, sodass aus den salzarmen „Normal-Substraten“ zu wenige Ionen aus dem Boden aufgenommen werden können. Damit ist das osmotische Gleichgewicht und damit auch der Wasserhaushalt gestört.

Als dritte Kategorie ist noch die Gruppe der „salzindifferenten“ Pflanzenarten zu erwähnen, die sich in gleicher Weise auf salzhaltigen und salzfreien Böden erfolgreich durchsetzen konnten. Diese Artengruppe, die in unserer Salzflora etwa durch einige Gräser wie Schilf, Salzschwengel (*Festuca pseudovina*), Kriech-Straußgras (*Agrostis stolonifera*), durch die Sumpfbirse (*Eleocharis* sp.), Spargelklee (*Lotus maritimus*), Vogelknöterich (*Polygonum aviculare*), das vielblütige Leimkraut (*Silene multiflora*), Gänse-Fingerkraut (*Potentilla anserina*) oder durch den rot blühenden schönen Herbst-Zahntrost (*Odontites vulgaris*) und manch andere Art vertreten ist, die oft zufällig auf Salzböden verschlagen werden, bleibt samt und sonders auf salzärmere Standorte beschränkt. Den Pflanzen dieses Typs gelangen offenbar erste erfolgreiche Anpassungsversuche an Salzböden! Verfeinerung der Toleranz durch Erwerb immer spezialisierterer Anpassungsstrategien vollzogen dann sukzessive die fakultativen Halophyten, die jedoch – quasi als Eintrittsgeld in die Salzfluren – bereits den Preis einer etwas eingeschränkter Konkurrenz zahlen mussten. Von diesem Stadium führte dann eine kontinuierliche Linie zu den Extremtypen der obligaten Halophyten, denen in unserer Flora vermutlich nur die Salzmelden, der Glasschmalz und die Salz-Kresse angehören.

Besonderheiten unserer Salzflächen im Seewinkel

Die Salzflächen im Seewinkel sind auf Grund ihrer Lage im östlichen Mitteleuropa ein Sammelbecken von Arten verschiedenster Herkunft: Es treffen hier maritime Arten der europäischen Meeresküsten (z.B. *Plantago maritima*, *Triglochin maritimum*, *Bolboschoenus maritimus*, *Juncus gerardii* u.v.a.) auf kontinentale Sippen aufeinander, die am Ostrand der kleinen ungarischen Tiefebene die Westgrenze ihres Areals haben (z.B. *Lepidium cartilagineum*, *Scorzonera parviflora*, *Camphorosma annua*, *Crypsis aculeata* u.a.). Daraus resultieren besonders artenreiche halophile Pflanzengesellschaften, deren Mannigfaltigkeit noch dadurch gefördert ist, dass relativ kleinräumig Böden mit unterschiedlicher Genese (Solontschak- und Solonetzböden), sehr unterschiedlicher Körnung (Sand, Ton, Schotter), variierender Wasserführung mit verschiedenen hoch anstehendem Grundwasser, unterschiedlichem Salzgehalt und bunter chemischer Zusammensetzung (wechselnde Dominanz von Kochsalz [NaCl], Glaubersalz [Na₂SO₄], Bittersalz [MgSO₄] und Soda [NaHCO₃ + Na₂CO₃]) mosaikartig verzahnt sind. Charakteristisch sind auch die Halophyten-Zonierungen um die Salzlachen: die salzreichsten, im Spätsommer und Herbst oft trocken fallenden innersten Bereiche sind ideale Siedlungsflächen für das starre Dorngras (*Crypsis aculeata*; eine C4-Pflanze) und andere seltenerer Einjährige, dann folgt der Ufersaum mit einer Reihe von Chenopodiaceen, die vom Nährstoffreichtum des „Spülsaumes“ profitieren, gelegentlich auch Schilf mit niedrigem Wuchs und *Bolboschoenus maritimus*, weiter nach aussen übernehmen dann die Salzaster und der Salzschwaden die Dominanz; *Plantago maritima*, *Odontites vulgaris* und viele andere weniger auffällige halophile Arten gedeihen dann bereits im Übergangsbereich zu salzarmem Trockenrasen bzw. Kulturland.

In ihrer typischen Ausprägung tragen Solontschak- und Solonetzböden auch typische Charakterarten: die Salz-Kresse (*Lepidium cartilagineum*) oder die Salzmelden (*Suaeda pannonica*, *Suaeda prostrata*) besiedeln ausschließlich Solontschak, während der Salz-Wermut (*Artemisia santonicum*) und das Kampferkraut (*Camphorosma annua* – eine C4 Art) typische Solonetz-Pflanzen sind. Aufgrund des oben geschilderten mosaikhaften Landschaft- und Bodenbildes kommen jedoch im Gesamtgebiet diese sog. „Charakterarten“ sehr oft auch in gemischten Beständen vor.

Die Gesamtzahl der im Seewinkel heimischen Halophyten beträgt rund 50. Damit zählen unsere Halophytenfluren zu den artenreichsten in Europa. Eine weitere Besonderheit ist, dass sich an unseren Salzstandorten eine Reihe von Sippen finden, die gegenüber ihren maritimen Standorten auf Grund der räumlichen Isolation bereits Klein- oder Unterarten ausgebildet haben. Die wichtigsten Beispiele hierfür sind die Salzaster (*Tripolium pannonicum*), deren taxonomische Stellung zu den Küstensippen der Nord- und Ostsee bzw. des Mittelmeeres jedoch noch nicht eindeutig geklärt ist, weiters der Salzschwaden - an der Küste *Puccinellia maritima*, bei uns *Puccinell-*

lia. peisonis als gleichzeitig einzige endemische halophile Art. Daneben gibt es *P. distans* und *P. limosa*, deren Abgrenzung zu *P. peisonis* immer noch nicht 100% sicher zu sein scheint. Der Salz-Wermut - an den Küsten *Artemisia maritima*, bei uns *A. santonicum* und schließlich auch die beiden extrem halophilen Sippen: der Queller – an den Küsten *Salicornia europaea*, bei uns *S. prostrata*, und die Salzmelden – an den Küsten *Suaeda maritima*, bei uns *S. pannonica* und *S. prostrata*, sind dagegen eindeutig getrennte Arten mit sehr unterschiedlichen Arealen.

Literatur

- Albert, R. 1982: Halophyten. In „Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel“ (Hrg. H. Kinzel), 33-215. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Albert, R. & Popp, M. 1977: Chemical composition of halophytes from the Neusiedler Lake region in Austria. *Oecologia* (Berl.) 27, 157-170.
- Albert, R. & Popp, M. 1978: Zur Rolle der löslichen Kohlenhydrate in Halophyten des Neusiedlersee-Gebietes (Österreich). *Oecol. Plant.* 13, 27-42.
- Bojko, H. 1934: Die Vegetationsverhältnisse im Seewinkel. Beihefte Botanisches Centralblatt, Dresden, 51B, 600-747.
- Freitag, H, Walter, J. & W. Wucherer 1996: Die Gattung *Suaeda* (Chenopodiaceae) in Österreich. Mit einem Ausblick auf die pannonischen Nachbarländer. *Annalen des naturhistorischen Museums Wien* 98 B Suppl., 343-367.
- Kohler, B., Rauer, G. & Wendelin, B. 1994: Landschaftswandel. In: Dick, G., Dvorak, M., Grüll, A., Kohler, B., Rauer, G., Vogelparadies mit Zukunft? Ramsar-Gebiet Neusiedler See - Seewinkel. Umweltbundesamt & Bundesministerium für Umwelt, Jugend und Familie. Verlag Styria.
- Köllner, J. 1983: Vegetationsstudien im westlichen Seewinkel (Burgenland) - Zitzmannsdorfer Wiesen und Salzlackenränder. Dissertation, Universität Salzburg.
- Wendelberger, G. 1950: Zur Soziologie der kontinentalen Halophytenvegetation Mitteleuropas. Unter besonderer Berücksichtigung der Salzpflanzengesellschaften am Neusiedler See. *Denkschriften der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Mathem.-naturw. Kl.*, Wien, 108, 1-180.