

# Botanische Kostbarkeiten vor unserer Haustür Die Salzpflanzen im Gebiet des Neusiedler Sees, Burgenland (Österreich)

Roland ALBERT, Victoria WERNER & Marianne POPP  
unter Mitarbeit von Manfred A. FISCHER und Harald NIKLFELD

Die Salzfluren im Seewinkel und am Westufer des Neusiedler Sees im Burgenland zählen zu den bedeutendsten Vorkommen von binnenländischen Salzlebensräumen in Mitteleuropa und genießen den höchsten nationalen und internationalen Schutz. In dieser zusammenfassenden Darstellung werden wichtige Aspekte zur Biologie der im Gebiet vorkommenden Salzpflanzen (Halophyten) behandelt – insbesondere bodenkundliche, vegetationskundliche, arealkundliche und ökophysiologische Zusammenhänge sowie allgemein ökologische, naturschutzfachliche und ausgewählte taxonomische Aspekte.

**ALBERT R., WERNER V. & POPP M. with contributions by FISCHER M.A. & NIKLFELD H., 2020: Botanical treasures in front of us – Plants of saline habitats in the Lake Neusiedl Region, Burgenland (Austria).**

The saline areas in the region of Seewinkel and along the western shore of Lake Neusiedl rank among the major occurrences of inland salt habitats in Central Europe and are protected by the highest national and international nature conservation standards. This paper includes important issues concerning the halophytes in this area – especially saline soils, plant communities, chorology and ecophysiology as well as aspects of ecology, taxonomy and nature conservation.

**Keywords:** National Park Neusiedlersee-Seewinkel, halophytes, halophyte-types, low molecular weight compounds, vegetation pattern, chorology, taxonomy, endangered plant species, saline soils.

## Einleitung

Die Salzlandschaften im Neusiedlersee-Becken sind deshalb so bemerkenswert, weil die hydrogeologische Besonderheit salzführender Böden und Grundwässer mit den Überlappungs- bzw. Grenzbereichen unterschiedlicher von Westen und Osten bzw. Südosten einstrahlender Florenprovinzen zusammenfällt. Für Mitteleuropa einzigartig sind daher die westlichsten Vorposten kontinentaler Salzsteppen (FRANZ et al. 1937, WENDELBERGER 1950, LÖFFLER 1974, 1982) mit ihrer Vielfalt halophytischer (besser: salztoleranter!) Arten, die mit ihrer landschaftsprägenden, insbesondere herbsthlichen Schönheit und ihrem exotischen Aussehen das ohnedies breite Landschafts- und Artenspektrum des ostösterreichischen Großraumes in bemerkenswerter Weise ergänzen.

Unsere Halophyten-Fluren zogen Naturfreunde, Vegetationskundler und Floristen immer wieder in ihren Bann, salztolerante Arten faszinieren aber auch Physiologen als Naturexperiment, das uns zeigt, wie Pflanzen unterschiedlichster verwandtschaftlicher Stellung es geschafft haben, mit einem lebensfeindlichen Überschuss an Salzen zurechtzukommen. Dank der Entwicklung eines sehr komplexen Eigenschaftsmusters unter Beteiligung zahlreicher Gene, die entsprechende gut aufeinander abgestimmte Veränderungen erfuhren, gelten Halophyten als Musterbeispiel für evolutionäre Prozesse in Richtung Extrembedingungen. Umso faszinierender ist, dass Salztoleranz viele Male unabhängig voneinander im System der Pflanzen entstanden ist (FLOWERS et al. 2010). Ein grundsätzliches Verständ-

nis dieser Anpassungen ist nicht zuletzt auch in Hinblick auf die Züchtung salztoleranter Sorten von Kulturpflanzen mit herkömmlichen und gentechnischen Methoden weltweit von großer Bedeutung (Stichworte Desertifikation und Klimawandel). Dabei hat sich allerdings gezeigt, dass trotz jahrzehntelanger Forschungsbemühungen nur sehr bescheidene Ergebnisse erzielt werden konnten, da es – wie oben erwähnt – nicht nur ein einziges, leicht zu manipulierendes „Salztoleranz-Gen“ gibt, sondern weil sich Gene auf verschiedenen Funktionsebenen des pflanzlichen Lebens koordiniert verändert haben (FLOWERS et al. 2010). So erscheint es den einschlägig befassen Forscherinnen und Forschern neuerdings zielführender, in Forschungsprojekte in umgekehrte Richtung zu investieren, nämlich zu versuchen, Kulturpflanzen durch Züchtung aus Halophyten zu gewinnen (ROZEMA & FLOWERS 2008).

## Salzböden

Die Genese der beiden Salzbodentypen Solontschak und Solonetz in unserem Gebiet ist in einen ursächlichen Zusammenhang mit einem „salzführenden Horizont“ zu stellen (im Folgetext als SAHO bezeichnet), der sich während des warm-trockenen Riß-Würm-Interglazials bildete. Es ist eine Sedimentschicht, die sich als Mischung von salzführendem Lehm und sandigem Lehm mit wechselndem Grobkornanteil als unterbrochenes Mosaik in wechselnder Bodentiefe bis zu einem Meter und in einer Mächtigkeit von ca. 30 bis 70 cm durch das Neusiedler – See – Becken und den Seewinkel zieht. Der SAHO war auch für die Versalzung des Grundwassers verantwortlich. Wo in dem verzweigten Paläo-Gewässernetz feinkörnige Sedimente abgelagert wurden, konnten sich durch Ionenaustauschprozesse Grundwasser-beeinflusste Alkaliböden – unsere heutigen Salzböden – entwickeln (vgl. HÄUSLER 2020). Überall dort, wo entweder diese salzkontaminierten Sedimente oder der SAHO selbst (FRANZ & HUSZ 1961, NELHIEBEL 1980) die Oberkante des Landschafts-

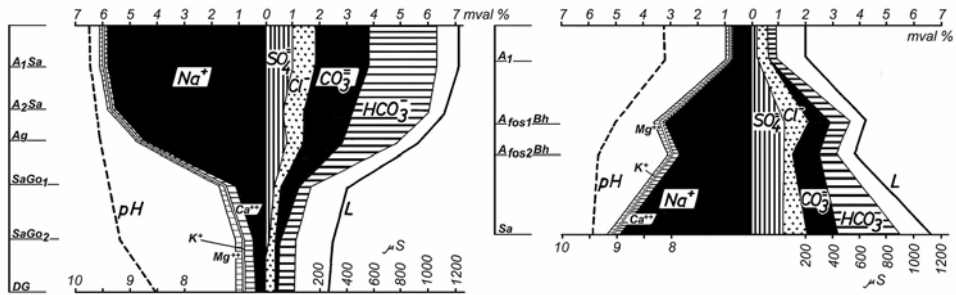


Abb. 1: Konzentration an löslichen Ionen, Leitfähigkeit (in Mikrosiemens –  $\mu\text{S}$ ) und pH in Solonchak-Solonetz (Sk-Sz; links, Salz im Oberboden) und Solonetz (Sz; rechts, Salz im Unterboden). **Sk-Sz:** wie beim typischen Sk bildet Sa den Oberboden, jedoch leicht überdeckt von ebenfalls sehr salzreichem Sediment. **Sz:** über Schotter liegt der salzführende Horizont (Sa), darüber der humose A-Horizont (A ...) als Folge spätglazialer und holozäner Bodenbildungen (aus GHOBADIAN 1966, verändert; dort nähere bodenkdl. Details). – Fig. 1: Concentrations of soluble ions, conductivity (microsiemens –  $\mu\text{S}$ ) and pH in solonchak-solonetz (Sk-Sz; left, salt in the topsoil) and solonetz (Sz; right, salt in the subsoil). **Sk-Sz:** as for typical Sk, Sa forms the topsoil layer, but is shallowly covered with sediments as saline as the Sa itself. **Sz:** the saline horizon (Sa) lies over gravel being covered with a humus-rich A-horizon (A ...) as a result of soil formations during late Glacial and/or Holocene periods (from GHOBADIAN 1966, modified).

profils bilden, liegen Solontschake vor. Dieser Bodentyp findet sich sporadisch im gesamten Gebiet um den Neusiedler See, besonders auffällig im Seevorgelände, im Umkreis der „Hölle“ zwischen Illmitz und Podersdorf, aber auch entlang des Westufers (besonders bei Oggau). Ebenso prägen Solontschake die Uferbereiche der Salzlacken. Es sind tonig-sandige Böden mit eingesprengtem Schotter, die als „Weißalkaliböden“ hell gefärbt, unstrukturiert und reich an leicht löslichen Salzionen sind, deren Konzentrationen mit der Profiltiefe abnehmen. Auf der Anionenseite sind dies Carbonat und Hydrogencarbonat, Sulfat und Chlorid, die kationenseitig überwiegend durch Natrium ausgeglichen werden (Abb. 1). Aufgrund des hohen  $\text{Na}^+$ -Anteils an den Tonmineral-Oberflächen sind die Böden stark gequollen und daher wasserundurchlässig (KRACHLER et al. 2000), die pH-Werte liegen zwischen 9 und 10. Typisch sind auch die Salzausblühungen: Während heißer und trockener Perioden im Sommer überwiegt die Evaporation, sodass die Salzionen aus dem Grundwasser sowie aus der hochkonzentrierten Bodenlösung hochgezogen werden. Nach Verdunstung des Wassers bleiben auskristallisierte Salze als „Sodaschnee“ zurück. Die saisonale Aufwärtsbewegung des Grundwassers sowie die oben erwähnte Wasserundurchlässigkeit der Salzböden verhindern offenbar eine Auswaschung der Bodensalze in unserem semihumiden Übergangsklima.

Wo nun der oberflächlich liegende primäre SAHO oder durch salzhaltiges Grundwasser kontaminierte Bodenschichten durch Sedimente überlagert wurden, haben sich Solonetzböden (Schwarzalkaliböden) entwickelt (WENDELBERGER 1950, FRANZ & HUSZ 1961). Diese ursprünglich salzfreien Sedimentauflagen ermöglichten zunächst eine geschlossene Vegetation, sodass sich ein strukturierter Boden mit humusreichem A-Horizont bilden konnte (daher die Bezeichnung Schwarzalkaliböden!). Bei hochstehendem Grundwasser traten jedoch die löslichen Natriumsalze des darunter liegenden SAHO immer wieder in Kontakt mit dem Humushorizont. Ionenaustauschprozesse führten dazu, dass die Bodenkolloide bis zu 70% mit  $\text{Na}^+$  belegt wurden, was zu Strukturverfall, Verschlammung, starker Verdichtung sowie hohen pH-Werten führte. Da  $\text{Na}^+$  stark quellend wirkt, ist Solonetz bei Feuchtigkeit eine schmierig-tonige, wasserundurchlässige Masse, während er bei Trockenheit steinhart wird. Typisch sind Trockenrisse mit polyedrischer Musterung. Die Konzentration an gelösten Salzionen ist im typischen Fall gering, sodass Salzausblühungen fehlen, nimmt aber nach unten gegen den SAHO stark zu (Abb. 1).

Da der Einfluss des SAHO mit Höhe der Sedimentauflagen kontinuierlich abnimmt, gibt es eine Serie von Übergangsformen der Solonetze zu nahezu salzfreien Böden Solonetzböden mit sehr geringen Sedimentauflagen weisen auch im Oberboden ähnlich hohe Konzentrationen an gelösten Salzionen wie Solontschake auf. Man bezeichnet diese besonders salzreichen Übergangsformen, die nach NELHIEBEL (1980) gegenüber typischen Solonetzböden im Seewinkel überwiegen, als Solontschak-Solonetze (s. Abb. 1 und die Bodenkarte von NESTROY 2021). Fehlen über dem SAHO Sedimente gänzlich, so hat man „Blindzickstellen“ oder „Fenster“ mit offener Vegetation vor sich, *de facto* kleine „Solontschak-Inseln“, auf denen sich auch typische Solontschakpflanzen wie z.B. *Lepidium cartilagineum* ansiedeln (s. folgendes Kap.). Zusammen mit sehr gering bis mäßig versalzten Feuchtschwarzerden in Muldenlagen ohne direkten Kontakt zum SAHO (vgl. NELHIEBEL 1980) prägt somit ein Mosaik höchst unterschiedlich salzhaltiger Böden in charakteristischer Weise Vegetation und Landschaft des Seewinkels.

## Die Salzvegetation im Neusiedler - See - Gebiet

In Abhängigkeit von der Bodenversalzung finden sich Vorkommen von Salzpflanzen rund um den Neusiedler See, wobei der Verbreitungsschwerpunkt im Seewinkel liegt. Aber auch am Westufer des Sees existieren nennenswerte Bestände (OBERLEITNER et al. 2006, WERNER 2018). Hier liegen die meisten Vorkommen im Seevorgelände, wobei das größte und wohl auch bedeutendste bei Oggau zu finden ist. Reste der von WENDELBERGER (1950) beschriebenen ausgedehnten Halophytenfluren finden sich heute bei Rust sowie zwischen Donnerskirchen und Neusiedl am See (KORNER et al. 2011). Auch im Bereich des ehemaligen Sulzsees zwischen St. Margarethen und Siegendorf finden sich Restbestände halophytischer Vegetation.

Die Salzfluren rund um den Neusiedler See zeichnen sich durch ein kleinräumiges, mosaikartiges Muster aus, das hauptsächlich durch Struktur, Wasserregime und Salzgehalt des Bodens bestimmt wird (WENDELBERGER 1950). Durch diese drei von Fall zu Fall sehr variablen Faktoren kommt es, abhängig vom Geländere relief, zur Entstehung sehr diverser eng verzahnter, mosaikartig im Gelände verteilter Salzhabitats, die eine breite Amplitude unterschiedlichster Standortsqualitäten aufweisen.

Die autökologischen Bedürfnisse der Halophyten sind nur in Ausnahmefällen bekannt (vgl. p. 135 ff.), doch erscheint es naheliegend anzunehmen, dass je nach Verhältnis der erwähnten Hauptfaktoren bestimmte Arten entsprechend mehr oder weniger konkurrenzfähig sind und es so zur Ausbildung unterschiedlichster Pflanzengesellschaften kommt. Diese wurden bereits in zahlreichen Arbeiten beschrieben (z. B. WENDELBERGER 1950, 1959, KÖLLNER 1983, MUCINA et al. 1993, BLAB 1997, FALLER 1999, RECHNITZER 2019). WILLNER (2015) hat die im Burgenland vorkommenden Pflanzengesellschaften in einer Checkliste, unter Berücksichtigung von MUCINA et al. (2016), zusammengefasst und kritisch kommentiert. Eine syntaxonomische Überarbeitung der Salzvegetation von WILLNER befindet sich aktuell in Vorbereitung. Im Folgenden soll die halophytische Vegetation des Neusiedler - See - Gebietes daher nur überblickshaft dargestellt werden.

Die Bereiche um die Lange Lacke und die Götsch-Pusztas bei Apetlon werden von Solonetz- bzw. Solontschak-Solonetzböden mit jeweils sehr unterschiedlicher Salinität geprägt. Hier dominieren die typischen Solonetz-Gesellschaften der Ordnung Puccinellietalia. Die oben erwähnte mosaikartige Standortvielfalt wird hier besonders deutlich. In den trockensten Bereichen, die zu den salzfreien Steppenrasen übergehen, finden sich die Schwingel-Salzsteppen des *Centaureo pannonicae-Festucetum pseudovinae*, die sowohl anthropogen als auch edaphisch bedingt sind. Bei den topographisch etwas tiefer liegenden Wermut-Salzsteppen (*Artemisietum santonicum*) handelt es sich dagegen um eine von der Bewirtschaftung unabhängige primäre Salzsteppe (WENDELBERGER 1950). Auf dieses Gebiet weitgehend beschränkt sind auch die Gesellschaften des Verbandes *Puccinellion limosae* (exkl. *Puccinellion peisonis*). Sehr sporadisch und kleinflächig findet sich in etwas feuchteren Mulden und Abzugsrinnen der Wermut-Salzsteppen das *Plantagini tenuiflorae* - *Pholiuretum pannonicum*, eine sehr seltene Annuellen-Gesellschaft mit *Pholius pannonicus* und *Plantago tenuiflora*. In derartigen etwas salzreicheren Mulden in der Wermutsteppe tritt *Camphorosma annua* auf – insbesondere in Stallnähe der Apetloner Hutweide, wo sie offenbar durch starke Beweidung gefördert wird (ALBERT et al. 2016). Immer wieder finden sich auch kleine, weiß leuchtende, wenige Zentimeter tiefer liegende „Blindzickstellen“ mit Salzausblühungen – gleichsam „Solontschak-Inseln“, die nur von

besonders gut salzangepassten Halophyten wie *Lepidium cartilagineum* und wenigen anderen Arten besiedelt werden.

Derartige „Blindzickstellen“ mit offener Vegetation finden sich vielerorts im Gebiet – im westlichen Seewinkel, etwa im Seevorgelände zwischen Illmitz und Podersdorf, nördlich von Illmitz (Geiselsteller) sowie gelegentlich auch im Umkreis von Lacken. Wie oben erwähnt, liegen hier typische Solontschake vor. Die charakteristische Pflanzengesellschaft ist das Lepidietum crassifolii mit der Salzkresse als Leitart und *Puccinellia peisonis* als konstantem Begleiter (MUCINA et al. 1993). Mitunter treten im Randbereich oder in Form von Vegetationsinseln (aufgrund von Sedimentauflagen) auch Solontschak-Solonetze mit Humusauflagen im Dezimeter-Bereich auf. Diese entstehen wahrscheinlich als Folge von Sedimentakkumulation an *Lepidium*- und *Puccinellia*-Horsten. So können sich kleinräumig Vegetationseinheiten auf „Solonetz-Inseln“ entwickeln. Dies ist nur ein Beispiel dafür, dass die Salzpflanzengesellschaften in der durch periodische Überschwemmungen und häufige Starkwindereignisse geprägten Landschaft des Seewinkels einer sowohl kurz- als auch längerfristigen Dynamik unterliegen.

Solontschake prägen auch die Uferbereiche der Salzlacken. Die lange überschwemmten Ufer, Spülsäume und Lackenböden stellen die unterste Reihe der Solontschakvegetation dar und werden von therophytenreichen Solontschakgesellschaften (Cypero-Spergularion salinae) mit Arten wie z. B. *Crypsis aculeata*, *Suaeda pannonica*, *Salicornia prostrata* und *Chenopodium chenopodioides* besiedelt. Im Anschluss an diese Zone, über dem oberen Wellenraum, liegt häufig das Atropidetum peisonis mit *Puccinellia peisonis* und *Tripolium pannonicum* (MUCINA et al. 1993). Zumindest sektoral fügen sich manche dieser Gesellschaften zonal um das Lackenzentrum aneinander. Die Vegetationseinheiten und -abfolgen sind jedoch von Lacke zu Lacke sehr unterschiedlich ausgeprägt (vgl. KORNER in KRACHLER et al. 2012). Erwähnt seien hier nur die besonders reichlichen Vorkommen von *Cyperus pannonicus* und *Crypsis schoenoides* (neben *C. aculeata*) in den Randbereichen der Wörthenlacken, sowie die seltenen Vorkommen von *Salicornia prostrata* (*S. perennans*) am Herrensee, zerstreut an periodisch trocken fallenden Lackenböden (Lange Lacke, Wörthenlacken) und besonders großflächig im Seevorgelände bei Oggau.

Brackwasser-Röhrichte mit *Bolboschoenus maritimus*, *Schoenoplectus tabernaemontani* und meist hohem Anteil an *Phragmites australis* besiedeln länger überstaute Standorte und gering bis mäßig salzige Lacken-Uferbereiche sowie den landseitigen Schilfgürtelrand des Neusiedler Sees. Hier finden sich typischerweise auch Vorkommen der Kurzkopf-Kratzdistel (*Cirsium brachycephalum*).

Der Lackensaum, aber auch Geländesenken und Stellen im Seevorgelände des Neusiedler Sees, die auch noch im Sommer feuchte bis wechselfeuchte, schwach salzige Böden aufweisen, werden von Salzumpfwiesen (Scorzonero-Juncetalia gerardii) mit Arten wie *Scorzonera parviflora*, *Carex distans* und *Juncus gerardii* besiedelt. Traditionelle extensive Nutzung mittels Mahd oder Beweidung verhindert das Eindringen des Schilfes und fördert die Vegetation der Salzumpfwiesen, die ohne angepasstes Management von Schilfröhrichten verdrängt werden (KORNER et al. 2008).

## Taxonomische Anmerkungen

Im Rahmen dieser Arbeit können nur Beispiele für einige prominente Gattungen gebracht werden. Auch für einige weitere halophile Arten scheint eine taxonomische Zuordnung noch nicht endgültig gesichert zu sein, doch muss auf eine eingehendere Darstellung aller kritischen Sippen aus Platzgründen verzichtet werden.

*Suaeda* umfasst ausschließlich sukkulente Halophyten, größtenteils wohl obligate. Die beiden heimischen Arten waren in Mitteleuropa lange Zeit verkannt, falsch identifiziert, oder mit anderen Arten verwechselt worden (FREITAG et al. 1996, vgl. auch FREITAG & LOMONOSOVA 2006). Die beiden im Seewinkel sind zwar voneinander sehr verschieden, unterscheiden sich auch etwas habitatökologisch (treten selten nebeneinander auf), sie wurden auch nie miteinander verwechselt, sondern „bloß“ falsch bestimmt, was über lange Zeit unbemerkt blieb (FISCHER & KÄSTNER 2011): *S. pannonica* (bis 1996 fälschlich als „*S. maritima*“ und sogar „*S. corniculata*“) und *S. prostrata* (bis 1996 fälschlich „*S. pannonica*“ genannt). Bei Verwendung dieser Namen muss daher stets das Referenzwerk zitiert werden.

*Salicornia* ist eine schwierige, scheinbar achsensukkulente Gattung und besteht aus obligaten Halophyten. Im Neusiedler - See - Gebiet (und in Österreich) existiert nach bisheriger Kenntnis nur eine einzige der zahlreichen Kleinarten von *S. europaea* agg.. Diese Verwandtschaftsgruppe ist äußerst schwierig, wurde sogar als „taxonomic nightmare“ bezeichnet und ist gegenwärtig mittels molekulargenetischer Techniken in Aufklärung begriffen (KADEREIT et al. 2007). Bis vor Kurzem hielt man „unsere“ Art für *S. prostrata*, entsprechend neuen Befunden handelt es sich jedoch um *S. perennans* (KADEREIT et al. 2012).

*Centaurium* umfasst bei uns zwei salztolerante Arten: das einjährige, wohl als salz-indifferent (s. p. 135 ff.) zu klassifizierende *C. pulchellum* (bei ELLENBERG & LEUSCHNER 2010 nur die Salzzahl 1, bei BRECKLE 1985 immerhin 4) und das deutlich stärker salz-affine, wohl fakultativ-halophytische *C. littorale* subsp. *compressum* (= subsp. *uliginosum*). Dieses fast nur auf salzigen Habitaten, besonders reichlich im Seewinkel vorkommende Taxon besiedelt hauptsächlich binnenländische Salzhabitats, so in Deutschland und in Österreich. Eine sehr nahe Verwandte (die Nominat-Unterart) lebt an den Küsten Nord-Deutschlands und Frankreichs, greift in Osteuropa aber anscheinend auch ins Binnenland über und fehlt weithin in binnenländischen Halophytenfluren.

Auch die Verwandtschaft um *Plantago major* ist erst unzureichend geklärt. Die bisher als Unterart eingestufte, wohl fakultativ halophile *P. major* subsp. *intermedia* (= subsp. *pleiosperma*) hat sich als gute Art erwiesen (PENKOVÁ 1986): *P. uliginosa*. Als nahe Verwandte wird zwar etwa bei JANCHEN (1977) „nur auf Salzböden, im Seewinkel ziemlich verbreitet“ und u. a. auch für Deutschland *P. major* subsp. *winteri* angegeben; sie ist aber kaum näher untersucht worden, vielmehr bestehen sogar Zweifel, ob es sich nicht bloß um eine halophile Modifikante handelt (FISCHER et al. 2008). Selbstverständlich dürfen in dieser Gattung die in den Salzfluren des Seewinkels sehr häufige, fakultativ halophytische *P. maritima* und auch die seltene, winzige, annuelle *P. tenuiflora* der feuchten Abzugsrinnen im Solonetz nicht unerwähnt bleiben.

Ob *Tripolium pannonicum* tatsächlich aus zwei unterscheidbaren Unterarten besteht: subsp. *pannonicum* in den Binnensalzfluren, wie im Seewinkel, und dem maritimen subsp.



*tripolium* ist bislang nicht geklärt (JÄGER 2017), dies gilt auch für Italien (PIGNATTI et al. 2018). Leider fehlen bisher auch hier Untersuchungen im Seewinkel.

Die große Gattung *Artemisia* (mit weltweit mehr als 500 Arten) ist potenziell/partiell halophytisch und im Seewinkel neben 7 glykischen (meist xerophytischen) durch eine markant halophytische Art repräsentiert, nämlich die vegetationsbestimmende *A. santonicum*, ein physiologisch (autökologisch) fakultativer (s. p. 135 ff.), synökologisch (vegetationsökologisch) jedoch obligater Halophyt, weil er eindeutig Salzböden anzeigt. Diese Art gehört zur Artengruppe *A. maritima* agg., einem Polyploidiekomplex, der neben *A. santonicum* noch Halophyten der Küstengebiete (wie die verbreitete, mediterrane, diploide *A. caerule-scens*) und auch die hexaploide *A. maritima* s. str. umfasst, die sowohl in küstennahen wie binnenländischen Salzfluren vorkommt, aber auch glykische Xerophyten (z. B. die tetraploide *A. vallesiaca* der innenalpischen Trockengebiete). Unsere *A. santonicum* besteht aus zwei Unterarten, deren eine (subsp. *santonicum*) östlich zentriert ist, in Österreich fehlt und bis Kasachstan reicht, während die andere (subsp. *pannonica* = subsp. *patens*), die unsrige, ein diploider, pannonischer Endemit ist. Diese taxonomischen Verhältnisse sind übrigens erst durch PERSSON (1974) entscheidend geklärt worden, vorher (JANCHEN 1977) nannte man den österreichischen Salz-Wermut „*A. maritima* subsp. *salina*“. Die beiden äußerlich auffallend verschiedenen Morphotypen (mit aufrechten bzw. hängenden Körben) haben sich als taxonomisch völlig unbedeutende, wahrscheinlich durch ein einzelnes Allel gesteuerte *Formae* erwiesen.

***Puccinellia*.** Fast alle 13 europäischen Arten sind mehr oder weniger ausgeprägte Halophyten, die meisten an den Küsten verbreitet. Die drei österreichischen Arten, *P. distans*, *P. peisonis* und *P. limosa*, sind eng miteinander verwandt und werden zu *P. distans* agg. zusammengefasst, einem z. T. noch ungeklärten Polyploidkomplex (zumindest aus Tetraploiden und Hexaploiden bestehend): *P. distans* s. str. (*P. distans* subsp. *distans* ss HUGHES & HALLIDAY 1980 sowie ss VALDÉS & SCHOLZ 2009) ist eine weit verbreitete Ruderalart, die sich seit einigen Jahrzehnten an den infolge der winterlichen Salzstreuung „gepökelten“ (NaCl) Straßen- und Autobahn-Banketten stark ausbreitet und daher als indifferenten Halophyt beurteilt werden muss. *P. peisonis* (*P. fasciculata* subsp. *intermedia* ss HUGHES & HALLIDAY 1980), im Seewinkel Charakterart der Zickgrasfluren im röhrichtfreien Überschwemmungsraum der Salzlacken (s. p. 119), die nach MUCINA et al. 1993 zum Verband Puccinellion peisonis (Ordnung Crypsidetalia) gehören, ist ein pannonischer Endemit. *P. limosa* (*P. distans* subsp. *limosa* ss HUGHES & HALLIDAY 1980 sowie ss VALDÉS & SCHOLZ 2009) ist von Deutschland und Österreich bis Südost-Europa und Moldawien verbreitet (die Angaben für die Schweiz und Italien in VALDÉS & SCHOLZ 2009 sind jedoch anscheinend irrig). Zuzufolge MUCINA et al. (1993) charakterisiert *P. limosa* einen anderen pflanzensoziologischen Verband, nämlich das Puccinellion limosae, das zur Ordnung Puccinellietalia zählt. Der Verband Puccinellion peisonis wird mittlerweile im Verband Puccinellion limosae inkludiert (MUCINA et al. 2016) – ob sein Inhalt dort oder beim Cypero-Spergularion salinae anzuschließen ist, ist allerdings nicht geklärt (WILLNER 2015). Auch deshalb verwundert es nicht, dass es bezüglich der Unterscheidbarkeit oder Differenzierung der beiden (in Österreich) Tetraploiden *P. limosa* und *P. peisonis* neuerdings eine gewisse Skepsis gibt (G. KIRÁLY und P. KÚR, mündl. Mitt.).

## Chorologische Aspekte

Die Salzflächen im Neusiedler See-Becken sind auf Grund ihrer Lage im östlichen Mitteleuropa ein Sammelbecken von Arten verschiedenster Herkunft und Arealtypen: Es treffen hier maritime Arten auf kontinentale Sippen, von denen die überwiegende Mehrheit in der Kleinen Ungarischen Tiefebene ihr westlichstes Vorkommen haben. In Tab. 1 sind Pflanzenarten mit dem Schwerpunkt ihrer Verbreitung im kontinentalen eurasiatischen Großraum zusammengestellt, sie erhebt aber, so wie Tab. 2, nicht den Anspruch auf Vollständigkeit (vgl. dazu p. 135 ff.). Das Flächenausmaß ihrer Areale reicht dabei sehr unterschiedlich weit nach Osten, und einige kommen auch (sehr disjunkt) an westeuropäischen Binnensalzstellen und an Meeresküsten vor.

Tab. 1: Kontinentale Halophyten-Arten im Neusiedler - See - Gebiet. Die fett gedruckten Arten haben nächstverwandte Sippen an europäischen und/oder außereuropäischen Meeresküsten; <sup>fak</sup> = fakultative Halophyten, (<sup>fak</sup>) = selten außerhalb von Salzflächen, s. p. 136 ff.; **W** = Westgrenze des Vorkommens im Pann. einschl. allfälliger Standorte bis zum Pulkautal, in Südmähren und der Slowakei; (**W**) = Arten mit binnenländischen (und fallweise maritimen) Exklaven **W** des Hauptverbreitungsgebietes; „aralokasp.-irano-tur.“ schließt irano-tur. Arealteile östl. der aralokasp. Florenprovinz mit ein; Areal-Abkürzungen siehe Text. (Gef.) = Gefährdungsgrad im Burgenland: G1 vom Aussterben bedroht, G2 stark gefährdet, G3 gefährdet. Areal- und Verbreitungsdaten: JANCHEN 1956–1960, MEUSEL et al. 1965–1992, FISCHER & FALLY 2006, FISCHER et al. 2008, JÄGER 2017, KÄSTNER & FISCHER 2008, 2011, PIGNATTI 2017–2019, <http://chorologie.biologie.uni-halle.de//chorol/>, <http://plantsoftheworldonline.org/>. – Tab. 1: Continental halophytic species in the region of lake Neusiedl. Species with closely related coastal relatives in bold; <sup>fak</sup> = facultative halophytes with habitats outside of saline soils (<sup>fak</sup>) = rarely outside of saline soils, s. p. 136 ff.); **W** = west border of the area in pann., including possible occurrences up to Pulkau valley, southern Moravia and Slovakia; (**W**) = species with inland (and occasionally maritime) exclaves **W** of the main area; “aralokasp.-irano-tur.” means aralokasp. province and irano-tur. areas further E; for area abbrev. see text, abbrev. for countries follows internat. license plates. (Gef.) = endangered status in Burgenland: G1 = threatened with extinction, G2 endangered, G3 vulnerable. Literature for distribution data as above.

Art	Gef.	Areal	Anmerkungen
<i>Achillea asplenifolia</i> <sup>fak</sup>	G3	pann.-pont.	<b>W</b> ; diploide Parentalart der <i>A. millefolium</i> -Gruppe
<b><i>Artemisia santonicum</i></b> subsp. <b><i>pannonica</i></b>	G2	pann.-pont.	<b>W</b> ; auch SO-Europa bis Kaukasus; eine östl. subsp. <i>santonicum</i> pont-aralokasp; Küsten: <i>A. maritima</i> (atlant.), <i>A. caerulescens</i> (med.)
<b><i>Atriplex intracontinentalis</i></b>	G1	pann.-pont.-südsib., aralokasp.-irano-tur.	( <b>W</b> ), Exklave Binnen- Dtl.; Küsten: <i>A. littoralis</i>
<i>Camphorosma annua</i>	G1	pann.-pont.	<b>W</b> ; auch SO-Europa
<i>Carex hordeistichos</i> ( <sup>fak</sup> )	G2	pann.-pont. sehr disj.	disj. kauk., Mittel- & SW-Eur., N-Afrika
<i>Carex secalina</i> ( <sup>fak</sup> )	G2	pann.-pont.-südsib.	( <b>W</b> ), Exklaven in Dtl.; insgesamt sehr disj., etwa bis in die Region Baikalsee
<b><i>Centaurium littorale</i></b> subsp. <b><i>uliginosum</i></b> <sup>fak</sup>	G3	pann.-pont- aralokasp.	( <b>W</b> ); Exklaven Binnen- Dtl.; Küsten: <i>C. littorale</i> subsp. <i>littorale</i> an Atlantik & Ostsee (s. p. 120)
<i>Cirsium brachycephalum</i> <sup>fak</sup>	G2	pann. Endemit	<b>W</b> ; bis Pulkautal im nördl. Niederösterreich
<i>Cyperus pannonicus</i>	G3	pann.-pont.-südsib. aralokasp.-irano-tur.	<b>W</b> ; bis O-China
<i>Festuca pseudovina</i> <sup>fak</sup>		eurosib. großflächig inkl. Zentralasien	
<i>Galatella cana</i> ( <sup>fak</sup> )	G2	pann.-pont.	<b>W</b> ; Niederösterreich: Marchtal; disj. S- & SO-Eur.
<i>Iris spuria</i>	G2	pann.-submed.	disj. W-Eur.; mehrere nahestehende kontin. Sippen, tw. bis Zentral-Asien



Art	Gef.	Areal	Anmerkungen
<i>Lepidium cartilagineum</i>	G3	pann.-pont.-südsib., aralokasp.-irano-tur.	W; auch anatol. & iran.
<i>Peucedanum officinale</i> <sup>fak</sup>	G2	pann.-submed.	Marchtal; mitteleur. Stromtal-Art; verw. kont. Sippen tw. bis Zentral-Asien
<i>Pholiusrus pannonicus</i>	G1	pann.-pont.-südsib., aralokasp.-irano-tur.	(W); disj. Vorkommen in Spanien
<i>Plantago tenuiflora</i>	G1	pann.-pont.-südsib., (aralokasp.)	(W); disj. Vorkommen in Schweden (auf Öland)
<i>Puccinellia limosa</i>	G2	pann.-pont.	(W), Exklave Binnen-Dtld.; Küsten: <i>P. distans</i> , <i>P. capillaris</i> , <i>P. maritima</i>
<i>Puccinellia peisonis</i>	G3	pann. Endemit	W; Küsten: <i>P. distans</i> , <i>P. capillaris</i> , <i>P. maritima</i>
<i>Rumex stenophyllus</i> <sup>fak</sup>	G3	pann.-pont.-südsib., aralokasp.-irano-tur.	(W), in Drtl entlang von Flüssen; SO-Eur. bis O-China; in Asien Ausstrahlung nach Norden
<i>Salicornia perennans</i> (= <i>S. prostrata</i> )	G3	pann.-pont.-eurosib. (großflächig?)	W; nach O bis O-Asien; Küsten: andere Arten der <i>Salicornia europaea</i> -Gruppe
<i>Scorzonera parviflora</i>	G2	pann.-pont.-südsib., aralokasp.-irano-tur.	(W), Exklaven in Deutschland, Frankreich, Spanien
<i>Suaeda pannonica</i>	G3	pann.-pont.	W; Küsten: <i>Suaeda maritima</i>
<i>Suaeda prostrata</i>	G2	pann.-pont.-südsib., aralokasp.-irano-tur.	W; auch mittelsib. & O-China
<i>Taraxacum bessarabicum</i> <sup>(fak)</sup>	G2	pann.-pont.-südsib., aralokasp.-irano-tur.	(W), Inland-Exklaven in Deutschland und Frankreich
<i>Tripolium pann.</i> <i>subsp. pann.</i> <sup>(fak)</sup>	G3	pann.-pont.-südsib., aralokasp.-irano-tur.	W; Küsten: <i>T. pannonicum</i> subsp. <i>tripolium</i>

Nur einige wenige Arten sind ausschließlich pannonic (pann.), eine größere Artengruppe ist pannonic-pontisch (pann.-pont.) verbreitet, mit Ausstrahlungen in die südsibirische (südsib.) Florenprovinz. Den Schwerpunkt nehmen jedoch Arten mit noch weiter reichenden Arealen ein, die zumindest Teilbereiche der aralokaspischen Florenprovinz (aralokasp.) und noch weiter östlich liegende Bereiche der irano-turanischen (irano-tur.) Großregion (oder zumindest deren Randbereiche) mit einschließen. Ein Großteil dieser Arten nimmt zudem einen zweiten, südlich des Schwarzen und des Kaspischen Meeres verlaufenden Arealast ein, der die gelegentlichen disjunkten (disj.) Vorkommen in S- und SO-Europa sowie in Anatolien (anat.) und im Mittleren Osten (bereits irano-tur.!) mit dem pann.-pont.-südsib. Teilareal östlich des Kaspischen Meeres verbindet.

Tab. 2: Binnenländisch **und** maritim (v. a. Atlantik, Mittelmeer, tw. auch pazifisch) verbreitete Arten; „eur.“ stets auch für Vorkommen in den pann. und pont. Florenprovinzen sowie im med.; „gesamt-eurasisch“ umfasst stets eur. (inkl. med.), die südsib. Florenprovinz sowie wechselnde Anteile an der irano-tur. Region, inkl. Bereiche der aralo-kasp. Provinz; Indices wie in Tab. 1. – Tab. 2: Inland **and** maritime (atlantic, mediterranean, partly pacific) species; „eur“ includes pann. and pont. flora provinces as well as med.; „gesamt-eurasisch“ means eur. (incl. med.), the south-siberian prov., and parts of the irano-tur. region, incl. the aralocas. prov.; indices and literature as in table 1.

Art	Gef.	Areal	Anmerkungen
<i>Agrostis stolonifera</i> <sup>fak</sup>		gesamt-eurasisch	N-Afrika; in S- und N-Amerika Neophyt
<i>Atriplex prostrata</i> <sup>fak</sup>		eur.-irano-tur., bis Zentralasien	Primärvorkommen an Salzstandorten; sekundär an Ruderalstellen verbreitet
<i>Bolboschoenus maritimus</i> <sup>fak</sup>	G3 ?	kosmopolit.	fehlt in Australien

Art	Gef.	Areal	Anmerkungen
<i>Bupleurum tenuissimum</i> <sup>fak</sup>	G2	eur.-pont.	pont. gemeinsam mit <i>Bupleurum orientale</i>
<i>Carex distans</i> <sup>fak</sup>	G3	eur.	Ausstrahlung W- irano-tur.
<i>Carex divisa</i>	G2	eur., pont.-südsib., aralokasp.-irano-tur.	bis W-China
<i>Centaureum pulchellum</i> <sup>fak</sup>		eur., pont.-südsib., aralokasp.-irano-tur.	Exklaven N-Afrika, Indien
<i>Cerastium subtetrandrum</i>	G?	eur.-litoral; pann.	Pannonisches Becken sowie Küsten der Nord- und Ostsee;
<i>Chenopodium chenopodioides</i>	G3	eur., pont.-südsib., aralokasp.-irano-tur.	Austrahlung nach N- und O-Asien
<i>Chenopodium glaucum</i> <sup>fak</sup>		gesamt-eurasisch; subtrop.; Australien	in China an der Küste (L1 et al. 2013); nicht an eur. Küsten (mündl. Mitt. J. WALTER)
<i>Crypsis aculeata</i>	G3?	med., pann.-pont.-südsib., aralokasp.-irano-tur; N-Afrika	bis O-Asien, auch tropisch; v. a. binnenl.; med. und pont. an Küsten, z. B. Israel (www.flora.il)
<i>Crypsis schoenoides</i>	G1	ähnlich <i>C. aculeata</i> , bis S-Afrika	ähnlich <i>C. aculeata</i> (www.flora.il)
<i>Juncus gerardii</i> <sup>fak</sup>	G3	eur., pont.-südsib., aralokasp.	in N-, W- und S-Europa vorwiegend an den Küsten, kontinental bis Sibirien
<i>Juncus maritimus</i>	G2	eur.	Ausstrahlung pont.-südsib. & aralokasp.
<i>Linum maritimum</i>	G1	med.(-pann.)	pann. nur in Ost-Österreich
<i>Lotus maritimus</i> <sup>fak</sup>	G3	eur.	Ausstrahlung kaukasisch
<i>Lotus tenuis</i> <sup>fak</sup>	G3	eur., pont.-südsib., aralokasp.-irano-tur.	Exklave in O-Asien
<i>Odontites vulgaris</i> <sup>fak</sup>		gesamt-eurasisch	in Dänemark: <i>O. verna s.lat.</i> , <i>O. litoralis</i> (NYGAARD & LAWESSON 1998)
<i>Plantago maritima</i> <sup>fak</sup>	G3	med., pann.; Mittel- und NW-Europa	pont.-südsib., aralokasp.-irano-tur. <i>Pl. maritima</i> subsp. <i>salsa</i>
<i>Rumex maritimus</i> <sup>fak</sup>	G3	gesamt-eurasisch	in Asien subtrop. & trop.
<i>Samolus valerandi</i> <sup>fak</sup>	G2	eur.-irano-tur.	ganz Afrika, China, Australien; nah verwandte <i>S. parviflora</i> in N- und S-Amerika
<i>Schoenoplectus pungens</i>	G1	eur. N- & S-Amerika, Austral., Neuseeland	
<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i> <sup>fak</sup>	G3	kosmopolit.	
<i>Spergularia marina</i> (= <i>S. salina</i> )	G1	eur., pont.-südsib., aralokasp.-irano-tur.	gesamte Nordhemisphäre, Südamerika
<i>Spergularia maritima</i> (= <i>S. media</i> )	G3	eur., pont.-südsib., aralokasp.-irano-tur.	
<i>Trifolium fragiferum</i> <sup>fak</sup>	G3	eur., ges. Zentral- und W-Asien	Ausstrahlung temp. & subtrop. Asien
<i>Triglochin maritimum</i> <sup>fak</sup>	G3	gesamt-eurasisch	in Asien Ausstrahlungen nach N und subtrop.; auch N- & S-Amerika

Die jeweils maritimen (litoralen) und kontinentalen Arealteile der Arten in Tab. 2 sind von extrem unterschiedlicher Größe und erstrecken sich azonal noch deutlicher als bei der kontinentalen Artengruppe meist über mehrere Vegetations- und Klimazonen hinweg. Dabei sind alle Arten ausnahmslos auch mediterran (med.) verbreitet. Bemerkenswert ist, dass die Areale von ca. zwei Drittel der maritim-kontinentalen Artengruppe mindestens in die aralokaspische Florenprovinz reichen, in den überwiegenden Fällen aber ihre Gren-

ze noch viel weiter östlich, manchmal erst an den ostasiatischen Küsten haben. So kommt *Chenopodium glaucum* an den Küsten Chinas vor (LI et al. 2013), nicht aber an europäischen Küsten (J. WALTER, pers. Mitteilung). Ein weiterer Unterschied zu den Arealen der kontinentalen Artengruppe liegt auch in einer viel weiteren Amplitude der nördlichen und südlichen Grenzen des Vorkommens vieler Arten in Mittel- und Nord-Sibirien bis in die Tropen (z. B. *Trifolium fragiferum*) oder mit einer Verbreitung von Nord-Norwegen bis an den Rand der Sahara (z. B. *Spergularia marina*). Die damit verbundenen, vielfach noch ausgeprägter disjunkten Areale vieler Arten spiegeln ihre Azonalität sehr deutlich wider. Arten, darunter durchwegs sehr prominente Halophyten (*Plantago maritima*, *Bolboschoenus maritimus* u. a.) weisen neben ihrem med. und eurasiat. Vorkommen noch Arealteile in Nord- und/oder Südamerika, Australien oder Zentral- und/oder Südafrika auf.

Der Fokus der Areale der meisten halophilen Arten beider Großgruppen in der aralokaspischen Florenprovinz scheint mit Blick auf die erdgeschichtliche Vergangenheit verständlich, bedeckte doch die Paratethys als einst größtes Binnenmeer der Erde mit fluktuierendem Salzgehalt ab dem Oligozän (vor rund 34–24 Millionen Jahre) diesen Großraum und hinterließ nach allmählicher Verlandung im Laufe des Pliozäns (ab ca. 5 Millionen Jahren) bis zum heutigen Tag ihre Spuren in den Beckenlagen des Schwarzen, des Kaspischen Meeres und des (ehemaligen !) Aralsees. Ließe sich hier nicht vermuten, dass die Evolution salztoleranter Arten Eurasiens aus salzintoleranten Stammformen an den Ufern der Paratethys während ihrer Existenz im Tertiär verlief? Gedanken in diese Richtung finden sich bei WENDELBERGER (1950), der sich auf diesbezügliche mündliche Mitteilungen von ILJIN und GAMS beruft. Für die Artengruppen der betont salztoleranten Unterfamilien Atriplicioideae, Suaedoideae und Salicornioideae der Chenopodiaceae s.str. mit einem phylogenetischen Alter von rund 30–40 Millionen Jahren scheint dies sehr wahrscheinlich zu sein, zumal sich in diesen Gruppen im Eozän bis Miozän bei zunehmender Trockenheit auch parallele xerophytische kontinental-asiatische Anpassungslinien differenzierten (siehe dazu die APG-Website <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/welcome.html>). Auf die Analogie von Halophyten und Xerophyten, die durch neuere stoffwechselphysiologische Gemeinsamkeiten bekräftigt werden konnte (ALBERT et al. 2000), machte schon SCHIMPER (1898) mit seinem Vergleich ähnlicher Wirkung physikalischer und „physiologischer“ (= osmotischer) Trockenheit aufmerksam.

## Ökophysiologische Aspekte – Strategien der Salzanpassung

### Osmotische Anpassung

Die hohen Salzkonzentrationen in der Bodenlösung senken das Wasserpotential im Boden stark ab, sodass auch auf feuchten Salzböden die Wasseraufnahme der Pflanzen erschwert ist. Eine wesentliche Voraussetzung für Salzpflanzen zur Sicherung ihres Wasserhaushalts ist daher ihre osmotische Anpassung. Die dafür wesentlichen Komponenten sind anorganische Ionen, lösliche Kohlenhydrate (also v. a. Zucker) und organische Säuren. Chemische Analysen unserer Halophyten haben gezeigt, dass daneben stets auch die im Boden reichlich vorhandenen Salzionen selbst, v. a.  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ , gelegentlich auch  $\text{SO}_4^{2-}$ , einen namhaften Anteil an der osmotischen Anpassung ausmachen (ALBERT & POPP 1977). Abb. 2 zeigt, dass sowohl die Intensität der Salzspeicherung als auch das Muster der sonstigen osmotisch wirksamen Inhaltstoffe von Fall zu Fall sehr unterschiedlich sind. In den Sprossen aller dikotylen Arten überwiegt  $\text{Na}^+$  gegenüber  $\text{K}^+$ , und insbesondere können Vertreter der

Chenopodiaceen als sodiophile Typen bezeichnet werden, bei denen die Natrium-Vorliebe genetisch verankert zu sein scheint (vgl. Zusammenfassung in ALBERT 1982, ALBERT et al. 2000, MATINZADEH et al. 2013). Neben  $\text{Cl}^-$ - und  $\text{SO}_4^{2-}$ -Speicherung unterstützt gelegentlich reichliche Synthese organischer Säure-Anionen den zellinternen Ladungsausgleich, wobei in Chenopodiaceen Oxalat im Vordergrund steht und diese dadurch kein gelöstes Calcium enthalten (s. Abb. 2). Analoge Ionenmuster charakterisieren die Mehrzahl anderer Dikotylen (inkl. der Chenopodiaceen s. str.) weltweit (ALBERT 1982, FLOWERS & COLMER 2008, MATINZADEH et al. 2013, OCAL-OZDAMAR et al. 2014).

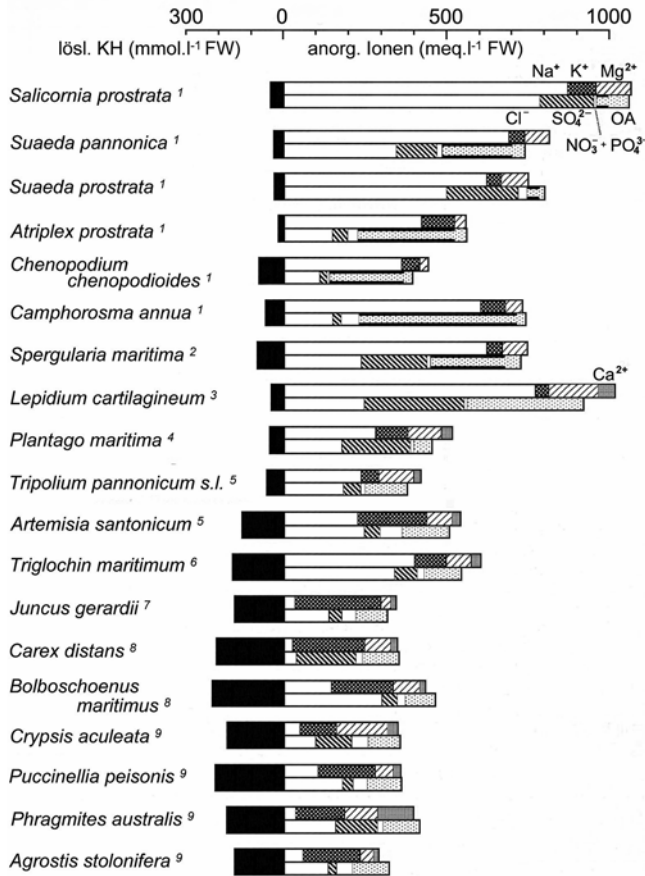


Abb. 2: Konzentration der Ionen und löslichen Kohlenhydrate im Zellsaft von Halophyten des Neusiedler - See - Gebietes. FW= Frischwasser, OA= organische Säureanionen (Oxalat ist durch kräftige Umrandung hervorgehoben). 1= Chenopodiaceae, 2= Caryophyllaceae, 3= Brassicaceae, 4= Plantaginaceae, 5= Asteraceae, 6= Juncaginaceae, 7= Juncaceae, 8= Cyperaceae, 9= Poaceae. (aus ALBERT 1982, basierend auf ALBERT & POPP 1977, 1978). – Fig. 2: Concentrations of ions and soluble carbohydrates in the cell sap of halophytes of the Lake Neusiedl area. FW= fresh water, OA = organic anions (oxalate marked by dark margins). For family affiliation and literature see abbreviation in the German text.

In deutlichem Gegensatz dazu speichern die einkeimblättrigen Halophyten Salzionen, insbesondere  $\text{Na}^+$ , in viel geringerem Ausmaß. Für den osmotischen Ausgleich sorgen gesteigerte  $\text{K}^+$ -Aufnahme sowie hohe Zuckergehalte (ALBERT & POPP 1977, 1978). Dieses Verhalten monokotyle Halophyten ist vielfach bestätigt worden (BRIENS & LARHER 1982, FLOWERS & COLMER 2008, SLAMA et al. 2015). Die um rund eine Zehnerpotenz (!) unterschiedlichen K/Na-Quotienten zeigen die Kalium-Vorliebe (Potassiophilie) der Monokotylen gegenüber der oben genannten Natrium-Vorliebe dikotyle Arten an Salzstandorten sehr deutlich (Abb. 3) und konnten für zwei repräsentative Arten auch im Kulturversuch gezeigt werden (Abb. 4). Man hat daher monokotyle Halophyten gelegentlich als „salzausschließende“ Halophyten (*salt excluders*) bezeichnet (z. B. KOYRO et al. 2008). Als einziger

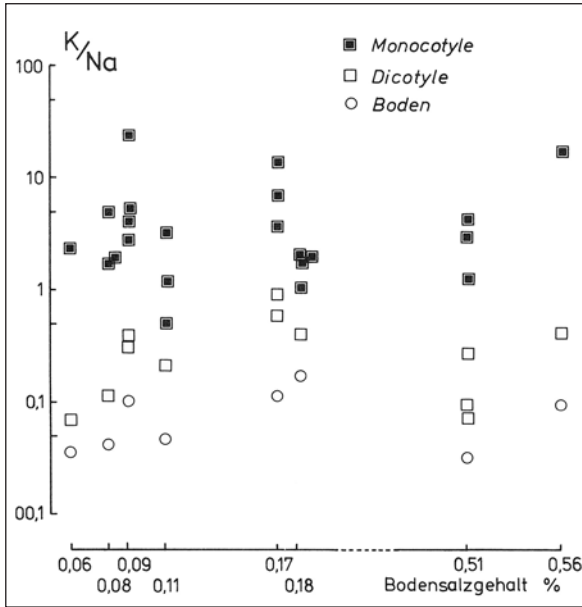


Abb. 3: Gegenüberstellung der K/Na-Quotienten in Blättern einkeimblättriger und zweikeimblättriger Pflanzen an Standorten im Neusiedler - See - Gebiet mit unterschiedlichem Bodensalzgehalt (=Gesamt-NaCl nach Extraktion mit 1 mol HNO<sub>3</sub>) (aus ALBERT 1982). – Fig. 3: Comparison of K/Na ratios in the leaves of monocotyledonous and dicotyledonous plant species on saline habitats in the Lake Neusiedl area with different soil salinity (total NaCl after extraction with 1 m HNO<sub>3</sub>); “Boden” = soil (from ALBERT 1982). 4 species of Poac., 4 sp. of Cyperac., 1 sp. of Juncac., 3 sp. of Chenopodiaceae, 2 sp. of Caryophyllac., 1 sp. of Plantaginac., 3 sp. of Asterac.

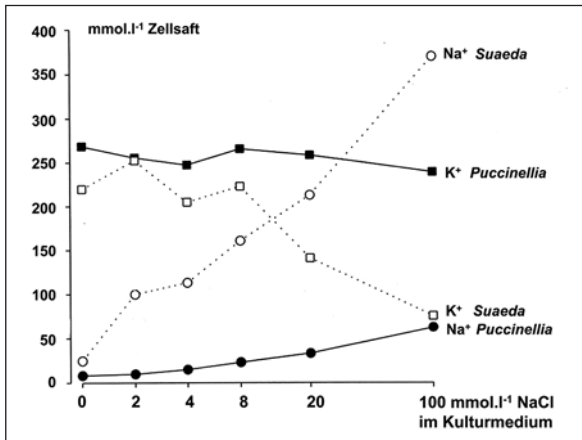


Abb. 4: K<sup>+</sup>- und Na<sup>+</sup>-Konzentrationen in Blättern von *Suaeda pannonica* und *Puccinellia peisonis* in Hydroponik-Kultur bei 8 mMol.l<sup>-1</sup> K<sup>+</sup> und unterschiedlichen NaCl-Konzentrationen im Kulturmedium (Original). – Fig. 4: Concentrations of K<sup>+</sup> and Na<sup>+</sup> in leaves of *Suaeda pannonica* and *Puccinellia peisonis* grown in hydroponic culture at 8 mMol.l<sup>-1</sup> K<sup>+</sup> and different concentrations of NaCl (original).

Salzakkumulierer fällt *Triglochin maritimum* aus der Reihe, der wie sonstige Monokotyle aber auch Zucker speichert. So gut wir über die allgemeinen Charakteristika von aktiven Ionenaufnahme-Prozessen in den Wurzeln gewisser „klassischer“ Modellpflanzen (v. a. Gerstenwurzeln) informiert sind, so lückenhaft sind unsere Kenntnisse über Variationen und Sonderfälle bei Arten unter Freilandbedingungen (abgesehen von der „Sodiophilie“ vieler – aber nicht aller! – Chenopodiaceen s. str.), insbes. über die zugrunde liegenden molekularbiologischen Mechanismen. Ebenso ungeklärt ist, wie hoch bei den einzelnen Arten der Anteil an Salzionen ist, der unter Einsatz von Stoffwechselenergie (aktiv) aufgenommen werden muss, gegenüber dem Anteil, der passiv mit dem Transpirationsstrom einsickert (siehe dazu Pkt. 6.3 sowie ALBERT 1982, KOYRO et al. 2008, MUNNS & TESTER 2008, MATINZADEH et al. 2013, FLOWERS et al. 2014, FLOWERS & COLMER 2008).

## Salzregulation auf zellulärer Ebene – „Kompartimentierungshypothese“

Zu Beginn intensiver stoffwechselphysiologischer Untersuchungen an Halophyten war das Phänomen „Salztoleranz“ vom Widerspruch geprägt, dass die aus halophilen Pflanzenarten isolierten Enzyme gegenüber *in vitro*-zugewaschtem NaCl ebenso empfindlich reagierten wie die gleichen Enzyme aus sehr salzempfindlichen Arten (GREENWAY & OSMOND 1972). Dabei genügte zur Inaktivierung schon NaCl-Zusätze, die einem Bruchteil der NaCl-Konzentrationen in Blättern vitaler Pflanzen an ihren natürlichen Standorten auf der Basis von Gesamt-Blatt-Analysen entsprachen. Als dann Methoden zur Verfügung standen, die eine quantitative Analyse einzelner Ionen in den unterschiedlichen Kompartimenten (gleichbedeutend mit unterschiedlichen „Funktionsräumen“) pflanzlicher Blattzellen erlaubten, wurde in *Suaeda maritima* und einigen anderen methodisch geeigneten Halophytenarten eine ungleiche Ionenverteilung entdeckt: Na<sup>+</sup> und Cl<sup>-</sup> waren in der zentralen Vakuole, die etwa 90 % des Zellvolumens einnimmt und ein wichtiges Speicherkompartiment darstellt, sehr stark gegenüber dem lebenden Cytoplasma (ca. 10 % des Zellvolumens) angereichert. Andererseits überstieg die K<sup>+</sup>-Konzentration im Cytoplasma diejenige in den Vakuolen um ein Mehrfaches, sodass die K/Na-Quotienten um ein bis zwei Zehnerpotenzen höher lagen als in der salzspeichernden Vakuole (s. Zusammenfassung in FLOWERS & COLMER 2008). Ein analoger Nachweis an *Scorzonera parviflora* gelang in einer Pionierarbeit auch BEIGL 1980 (zitiert und methodische Details in ALBERT 1982). Somit wurde verständlich, warum der Stoffwechsel auch bei „unphysiologisch“ hohen Gesamt-Salzgehalten der Blätter ungestört weiterläuft, da aufgrund des hohen Volumenanteils der Vakuolen (90 %) in den Pflanzenzellen Totalanalysen hauptsächlich die Salzverhältnisse in den Vakuolen widerspiegeln und über die stoffwechselphysiologisch relevanten Ionenverhältnisse im Cytoplasma keinerlei Aussagen zulassen. Die Enzyme von Halophyten sind also *in vivo* nie derartig hohen Salzkonzentrationen ausgesetzt, wie bei den zu Beginn dieses Abschnitts erwähnten *in vitro*-Versuchen.

Etwa gleichzeitig mit diesen Beobachtungen entdeckte man in Halophyten unterschiedlichster Familienzugehörigkeit höhere Konzentrationen an niedermolekularen osmotisch wirksamen Verbindungen (*low molecular weight compounds*) aus insgesamt drei Naturstoffklassen: (i) zyklische und azyklische Zuckeralkohole (Hexite und Cyclite sowie Stereoisomere derselben), (ii) die Aminosäure Prolin (und einige andere prolinanaloge Aminosäuren) sowie (iii) quaternäre Ammoniumverbindungen, überwiegend Glycinbetain (Abb. 5). Dabei erwies sich das Vorkommen dieser Verbindungen vielfach als familienspezifisch (WYN JONES et al. 1977, BRIENS & LARHER 1982, ALBERT et al. 2000, RHODES et al. 2002, FLOWERS et al. 2014, SLAMA et al. 2015). Auf der Basis der oben erwähnten Befunde über die unterschiedliche Verteilung der Salzionen in Vakuole und Cytoplasma sowie des Vorkommens der genannten niedermolekularen Verbindungen wurde von mehreren Forschungsgruppen unabhängig voneinander die „Kompartimentierungshypothese“ entwickelt (FLOWERS et al. 1977, WYN JONES et al. 1977), die den Hauptschlüssel zum Verständnis des Phänomens der Halophilie der Höheren Pflanzen lieferte. Sie besagt, dass neben den Salzionen auch die diversen oben erwähnten osmotisch wirksamen organischen Verbindungen zellintern ungleich verteilt sind und überwiegend im Cytoplasma akkumuliert werden, um den osmotischen Ausgleich gegenüber der salzreichen Vakuole zu bewerkstelligen. Gestützt wurde die Hypothese ganz wesentlich durch den Nachweis, dass Vertreter aller drei oben genannten Stoffgruppen in Konzentrationen bis zu 1 Mol pro Liter bei *in vitro*-Testverfahren keinerlei negative, allenfalls sogar leicht fördernde Wirkung auf



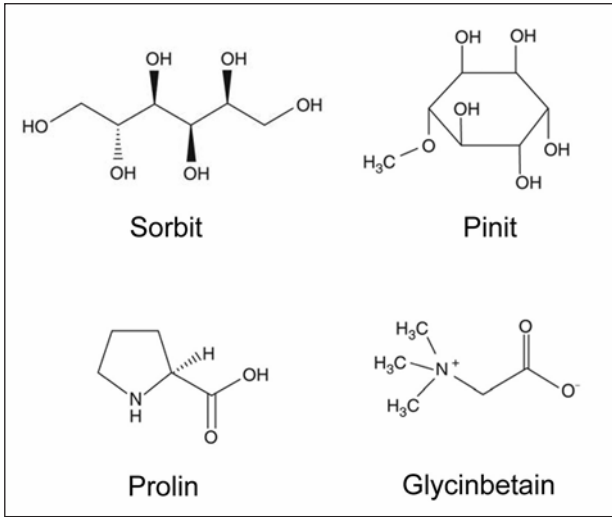


Abb. 5: Chemische Struktur der wichtigsten cytoplasmatischen Osmolyte in Halophyten. – Fig. 5: Chemical Structures of common cytoplasmatic osmolytes identified in halophytes.

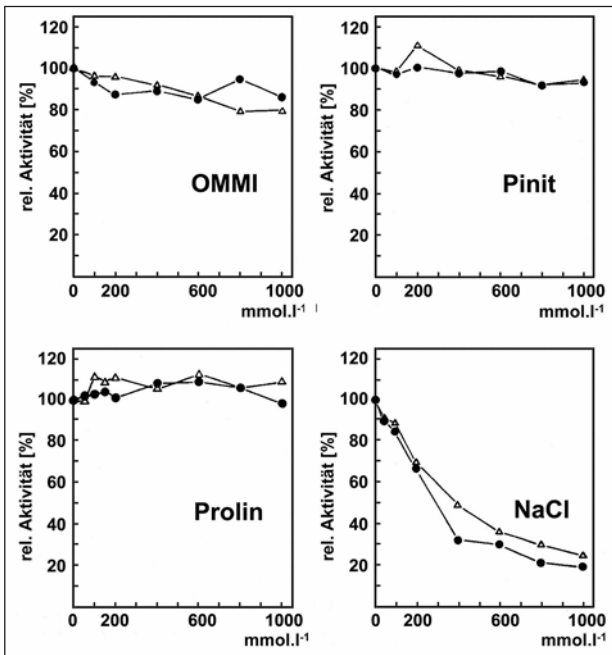


Abb. 6: Wirkung unterschiedlicher Konzentrationen von zugesetztem OMMI (= 1D-1-O-methyl-muco-Inosit), Pinit, Prolin und NaCl auf die Malatdehydrogenase in Blättern von *Rhizophora mangle*. Dreiecke: Pflanzen in 10% Meerwasser, Kreise: Pflanzen in 100% Meerwasser (aus SOMMER et al. 1990, verändert). – Fig. 6: Effect of OMMI (1D-1-O-methyl-muco-inositol), pinitol, proline and NaCl at various concentrations on malate dehydrogenase activity of *Rhizophora mangle* leaves. Triangles: leaves of plants grown in 10% sea water, dots: leaves of plants grown in 100% sea water (from SOMMER et al. 1990, modified).

Enzyme zeigten (Abb. 6). Im anglo-amerikanischen Sprachraum hat sich daher für alle diese stoffwechselfysiologisch verträglichen Verbindungen der Ausdruck *compatible solutes* eingebürgert, in der deutschsprachigen Literatur ist der Terminus cytoplasmatische Osmolyte (bzw. cytoplasmatische Osmotika) gebräuchlich. Freien Zuckern, v. a. Saccharose, deren hohe Spiegel in den monokotylen Pflanzenfamilien bereits weiter oben erwähnt wurde (vgl. Abb. 2), wird gelegentlich auch die Rolle von *compatible solutes* zugeschrieben.

Die Vorkommen von cytoplasmatischen Osmotika in Halophyten im Seewinkel und in Zwingendorf (Niederösterreich) sind in Tab. 3 zusammengefasst. Glycinbetain ist für sein regelmäßiges Vorkommen in Chenopodiaceen bekannt (KHAN et al. 1998, MURAKEÖZY et al. 2003, OCAL-OZDAMAR et al. 2014, SLAMA et al. 2015), ist aber auch in halophilen Asteraceen und Poaceen nachgewiesen worden (KHAN et al. 1998, ALBERT et al. 2000, RHODES et al. 2002). Prolin ist als proteinogene Aminosäure in allen Pflanzenarten zumindest in Spuren vorhanden und wird von verschiedenen halophilen Familien, darunter Brassicaceen, Compositen, Poaceen und Juncaceen sowie von *Triglochin* (Juncaginaceae) angereichert. Weit verbreitet sind auch die Cyclite: Pinit in Caryophyllaceen (*Spergularia* sp.; s. auch GORHAM et al. 1981) und Fabaceen (POPP & SMIRNOFF 1995). Neben Pinit treten – oft in Mischungen – auch andere methylierte und nicht-methylierte Cyclite (sehr oft *myo*-Inosit) auf, etwa bei Cyperaceen und Asteraceen (Tab. 3; s. RHODES et al. 2002, FLOWERS & COLMER 2008). Auch die Prolin- bzw. Glycinbetain- speichernden Arten *Lepidium cartilagineum* und *Camphorosma annua* enthalten Cyclite (Tab. 3; s. auch MURAKEÖZY et al. 2003 für diese beiden Arten in Ungarn). Seltener treten azyklische Zuckeralkohole auf, das bekannteste Vorkommen betrifft Sorbit in *Plantago maritima* (GORHAM et al. 1981, KÖNIGSHOFER 1983). Bisher noch nicht publiziert wurde der Nachweis von Pinit und Dulcitol in *Odontites vulgaris*.

Tab. 3: Gehalt an cytoplasmatischen Osmotika (*compatible solutes*) in saltoleranten Pflanzenarten aus dem Seewinkel/Bgl. und vom Glaubersalzstandort Zwingendorf/NÖ<sup>1)</sup> in mmol . l<sup>-1</sup> Frischwasser. Glycinbetain wurde nur in *Sonchus arvensis* und *Atriplex prostrata* aus Zwingendorf bestimmt! <sup>2)</sup> Pinit, <sup>3)</sup> nicht identifizierte Hauptkomponente + Pinit + *chiro*-Inosit + *myo*-Inosit, <sup>4)</sup> *chiro*-Inosit + *myo*-Inosit, <sup>5)</sup> *myo*-Inosit, sonst Cyclite nur summarisch. Hexite in allen Arten außer in *Odontites vulgaris* und *Plantago maritima* unter der Nachweisgrenze (aus ALBERT & POPP 1978, POPP & ALBERT 1980, ENGLMAIER et al. 1984, HÜTTERER & ALBERT 1993). – Tab. 3: Contents of cytoplasmatic osmolytes (*compatible solutes*) in salt tolerant species from the „Seewinkel“/Bgl. and a habitat containing Glauber's salt in Zwingendorf (Lower Austria) in mmol . l<sup>-1</sup> plant fresh water. Glycinebetaine was analyzed only in *Sonchus arvensis* and *Atriplex prostrata* from Zwingendorf! <sup>2)</sup> Pinit, <sup>3)</sup> unidentified main compound + pinitol + *chiro*-inositol + *myo*-inositol, <sup>4)</sup> *chiro*-inositol + *myo*-inositol, <sup>5)</sup> *myo*-inositol, cyclitol content summarily in all other species. Hexitols in all species except *Odontites vulgaris* and *Plantago maritima* below the detection limit (literature as above).

Art	Familie	Cyclite	Sorbit	Prolin	Glycinbetain
<i>Salicornia prostrata</i>	Chenopodiaceae	1,5	-	+	n.b.
<i>Suaeda pannonica</i>	-,-	+	-	+	n.b.
<i>Suaeda prostrata</i>	-,-	8,0	-	+	
<i>Atriplex prostrata</i> <sup>1)</sup>	-,-	1,6	-	+	20,8
<i>Chenopodium chenopodioides</i>	-,-	+	-	+	n.b.
<i>Camphorosma annua</i>	-,-	17,0	-	+	n.b.
<i>Spergularia maritima</i>	Caryophyllaceae	43,0 <sup>2)</sup>	-	1,4	n.b.
<i>Spergularia maritima</i> <sup>1)</sup>	-,-	38,1 <sup>2)</sup>	-	2,3	n.b.
<i>Lotus maritimus</i> <sup>1)</sup>	Fabaceae	45,2 <sup>2)</sup>	-	+	n.b.
<i>Trifolium fragiferum</i> <sup>1)</sup>	-,-	50,5 <sup>2)</sup>	-	+	n.b.
<i>Lepidium cartilagineum</i>	Brassicaceae	7,2	-	36,1	n.b.
<i>Odontites vulgaris</i> <sup>1)</sup>	Orobanchaceae	21,8 <sup>2)</sup>	51,1	+	n.b.
<i>Plantago maritima</i>	Plantaginaceae	+	24,5	+	n.b.
<i>Plantago maritima</i> <sup>1)</sup>	-,-	+	34,0	+	n.b.
<i>Artemisia santonicum</i>	Asteraceae	75,0 <sup>3)</sup>	-	21,2	n.b.

Art	Familie	Cyclite	Sorbit	Prolin	Glycinbetain
<i>Tripolium pannonicum</i>	Asteraceae	13,2	-	+	n.b.
<i>Inula britannica</i> <sup>1)</sup>	-,-	16,3 <sup>4)</sup>	-	+	n.b.
<i>Taraxacum bessarabicum</i> <sup>1)</sup>	-,-	31,5 <sup>4)</sup>	-	+	n.b.
<i>Sonchus arvensis</i>	-,-	18,4 <sup>5)</sup>	-	+	n.b.
<i>Sonchus arvensis</i> <sup>1)</sup>	-,-	10,4 <sup>5)</sup>	-	6,6	n.b.
<i>Triglochin maritimum</i>	Juncaginaceae	4,0	-	12,0	n.b.
<i>Carex distans</i>	Cyperaceae	+	-	1,0	n.b.
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	-,-	12,0 <sup>5)</sup>	-	1,2	n.b.
<i>Bolboschoenus maritimus</i> <sup>1)</sup>	-,-	14,8 <sup>5)</sup>	-	1,6	n.b.
<i>Crypsis aculeata</i>	Poaceae	4,3	-	10,1	n.b.
<i>Puccinellia peisonis</i>	-,-	2,2	-	3,0	n.b.
<i>Phragmites australis</i>	-,-	+	-	15,2	n.b.
<i>Agrostis stolonifera</i> <sup>1)</sup>	-,-	18,4	-	+	46,6

Neben ihrer primären Rolle eines osmotischen Ausgleichs zwischen Vakuole und Cytoplasma schützen alle diese Verbindungen die Hydratationshüllen der Makromoleküle (v. a. Enzyme) in einem Milieu niedrigen Wasserpotentials, also bei abgesenkter Wasserverfügbarkeit, sodass die für ihre Funktion optimale Faltung (= Tertiärstruktur) erhalten bleibt. Zudem stabilisieren sie Biomembranen. Gelegentlich taucht daher die Bezeichnung *osmo-protectants* in der Literatur auf. Es erstaunt daher nicht, dass cytoplasmatische Osmolyte regelmäßig auch von Pflanzen in trockenen Lebensräumen, also nicht nur bei „osmotischer (physiologischer)“ sondern auch bei „physikalischer Trockenheit“ (siehe SCHIMPER 1898!) gespeichert werden (ALBERT et al 2000). Eine weitere Funktion besteht im Abfangen reaktiver schädlicher Sauerstoff-Radikale (engl. *reactive oxygen species* – ROS), die in Blättern von stressbelasteten Pflanzen regelmäßig entstehen. Viele Details zu den genannten Funktionsbereichen sind noch ungenügend verstanden (vgl. dazu SLAMA et al. 2015). Die Tatsache, dass alle diese als cytoplasmatische Osmotika wirksamen Verbindungen auch in nah verwandten nicht-halophilen bzw. xerophilen Sippen vorkommen (siehe dazu HEGNAUER 2013) lässt vermuten, dass eine Akkumulationstendenz für diese Verbindungen genetisch verankert ist und die Anpassung der betreffenden Taxa an Salz- und Trockenhabitats gefördert hat (siehe dazu ALBERT et al. 2000 und FLOWERS & COLMER 2008).

### Salzregulation auf Ebene der Gesamtpflanze

Obwohl die Ionenaufnahme von Pflanzenwurzeln durch molekulare Transportsysteme an den äußeren Plasmagrenzschichten der Wurzelzellen sowie v. a. durch die Endodermis kontrolliert wird, sickern bei hoher Salzkonzentration im Medium unvermeidlich Salzionen in die Wurzeln ein (Bereich undifferenzierter Wurzelspitzen? Seitenwurzelzonen?), gelangen mit dem Transpirationswasserstrom in die Blätter und reichern sich dort wie in Verdunstungspfannen an. Dies ist für die Pflanzen einerseits zwar ökonomisch, weil der Einsatz von Energie zur aktiven Aufnahme von Ionen oder zur Synthese von Zuckern zum Zwecke der osmotischen Anpassung geringer ist, stellt sie aber andererseits vor das Problem überhöhter und trotz ihrer Salztoleranz letztlich toxisch wirkender innerer Salzspiegel. In Halophyten finden sich daher Maßnahmen, die diesen Anstieg verzögern. Entsprechend ihrer konstitutiven anatomisch-morphologischen und physiologischen Möglichkeiten lassen sich dabei unterschiedliche Mechanismen beobachten (WASEL 1972, ALBERT 1982, BRECKLE 2002, KOYRO et al. 2008).

### Salzverdünnung durch Salzsukkulenz

Durch kontinuierliche Zellstreckung vergrößert sich das Zellvolumen und somit die absolute Menge an Wasser in den Vakuolen der Blattzellen. Sichtbares Zeichen dafür ist ein deutliches Dickerwerden der Blätter mit zunehmendem Alter (Abb. 7). Auch wenn der absolute Gehalt an Salzionen in den Zellen laufend zunimmt, so bleibt deren tatsächliche Konzentration aufgrund des parallel dazu ebenfalls ansteigenden Zellwassergehaltes wesentlich länger auf einem physiologisch tolerierbaren Niveau. Diese Strategie einer Salzverdünnung ist ausschließlich dikotylen Arten vorbehalten. Eindrucksvolle Beispiele für sukkulent werdende Arten sind Chenopodiaceen (*Suaeda pannonica* und *S. prostrata*, *Chenopodium chenopodioides* und *Ch. glaucum*, *Atriplex prostrata*), *Spergularia maritima* und *S. marina*, *Lepidium cartilagineum*, *Plantago maritima* und *Tripolium pannonicum*, also Arten, die auch salzreichere Standorte besiedeln. Die an salzärmere Salzhabitate gebundenen Dikotylen zeigen Salzsukkulenz nur ansatzweise. Seit Langem ist bekannt, dass die Salzsukkulenz ein komplexes, durch Cl-Ionen induzierbares und hormonell gesteuertes Phänomen ist, worauf im Rahmen dieser Arbeit nicht weiter eingegangen werden kann (s. WEISSENBÖCK 1969 und die Ausführungen in ALBERT 1982).

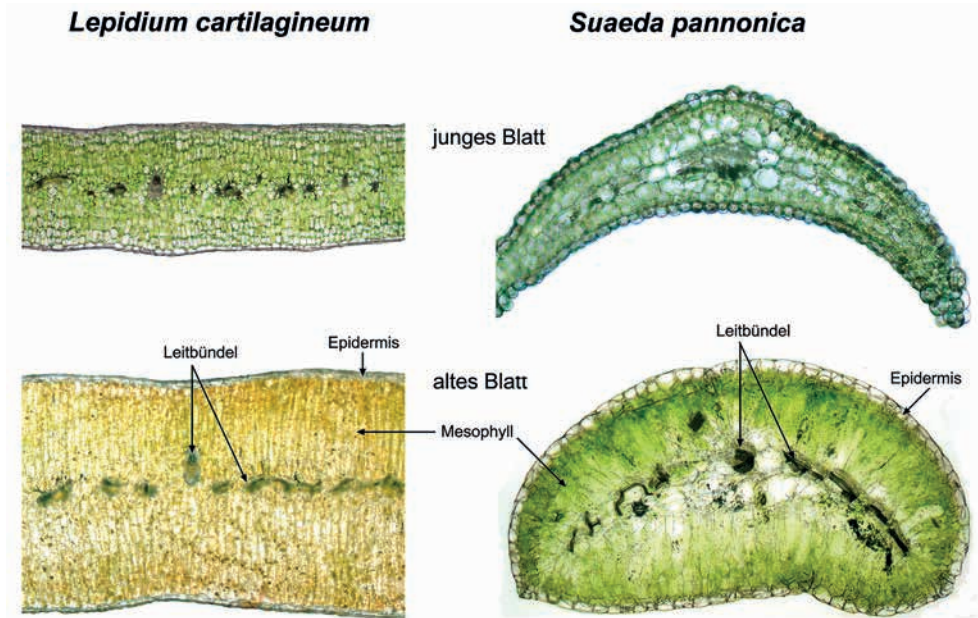


Abb. 7: Blattquerschnitte von *Lepidium cartilagineum* und *Suaeda pannonica* als Beispiele für Halophyten, deren Blätter mit zunehmendem Alter sukkulent werden. Blätter beider Arten sind amphistomatisch und annähernd äquifacial mit beidseitigem dichten Palisadengewebe (Original). – Fig. 7: Leaf cross-sections of *Lepidium cartilagineum* and *Suaeda pannonica* as examples of halophytes with leaves becoming progressively succulent during ageing. Leaves of both species are amphistomatic and almost equifacial with palisade cells on both sides (original).

### Salzverdünnung durch Wachstum

Für Poaceen und Cyperaceen ist Salzsukkulenz aufgrund ihrer xeromorphen Konstitution wenn überhaupt, dann nur in sehr bescheidenem Ausmaß möglich. Dies ist auch für das mesomorpe Blatt von *Juncus gerardii* der Fall, das Luftkammern enthält, die mit dem

Aerenchym in den Wurzeln in Verbindung stehen und eine Anpassung an Staunässe darstellen (GRIGORE et al. 2014). Die Blätter dieser Monokotylen wachsen auch nach ihrer Entfaltung aufgrund eines embryonalen, teilungsfähigen Gewebes (Interkalarmeristem) an ihrer Basis für längere Zeit noch weiter, während die mittleren Bereiche voll ausdifferenziert sind, und die Blattspitzen schon altern. Dadurch steht dem Blatt ständig junges, noch wenig salzbelastetes Gewebe für eine optimale Photosynthese zur Verfügung, während die Blattspitzen als älteste, salzbelastete Blattabschnitte vergilben und abgeworfen werden. Die auf Seite 126 berichteten hohen Zuckergehalte sowie effiziente  $K^+$ -Aufnahme der Monokotylen sorgen dabei für die osmotische Anpassung des wachsenden und noch salzarmen basalen Blattabschnittes. Diese Möglichkeit der Monokotylen, den Salzgehalt der Blätter insgesamt während der Wachstumsperiode auf niedrigem Niveau zu halten, haben zuerst australische Forscher für salztolerante *Hordeum*-Kultivare beschrieben (GREENWAY & THOMAS 1965). Wir vermuten, dass *Puccinellia peisonis*, *Agrostis stolonifera*, *Juncus gerardii* und (weniger ausgeprägt) *Bolboschoenus maritimus* diese Art der „Wachstumsverdünnung“ betreiben.

Ein zweiter Weg, Wachstumsprozesse zur Ausdünnung eingeschwemmter Salze zu nutzen, steht Rosettenpflanzen und Halbrosettenpflanzen offen, wobei nicht der Salzgehalt des Einzelblattes, sondern des Individuums insgesamt reguliert wird. Mit Vergilbung und Tod der äußeren (alten) Blätter entledigen sich die Pflanzen des überschüssigen Salzes, bilden aber während der gesamten Vegetationsperiode kontinuierlich junge, noch salzarme und physiologisch aktive Blätter neu. Beispiele dafür sind *Scorzonera parviflora*, *Plantago maritima* und insbesondere *Triglochin maritimum*. Für die zuletzt genannte Art konnte im Vergleich zum nicht-halophilen *Triglochin palustre* nachgewiesen werden, dass die mit der rascheren Blatt-Erneuerung (*leafturn-over*) verbundene Gefahr der Verarmung des Individuums an Hauptnährstoffen durch eine wesentlich effizientere Rückverlagerung (Retranslokation) von Kalium und Stickstoff aus vergilbenden Blättern in junge verbunden ist (LADENBURGER & ALBERT 1981).

### Strategien eines sparsamen Wasserhaushaltes

Maßnahmen zur Einschränkung der Transpiration könnten an salzreichen Habitaten auch Selektionsvorteile gebracht haben, da die Einspülung von Salzionen dadurch insgesamt geringer ist. Tatsächlich zeigen Halophyten neben anatomischen Merkmalen hygro- und mesomorpher, v. a. aber sukkulenter Pflanzen auch eine Reihe xeromorpher Merkmale wie Faltblätter (bes. bei Monokotylen), oft nahezu äquifacialen Blattbau mit beidseitigem dichten Palisadengewebe (siehe Abb. 7), dickwandige Epidermiszellen mit dicker Cuticula und Wachsauflagen, die den Pflanzen ein blaugrünes Aussehen verleihen (z. B. *Lepidium cartilagineum*). Hohe Dichte an rel. kleinen und oft in die Epidermis eingesenkten Spaltöffnungen sind weitere Merkmale (KOYRO et al. 2008, WEISSENBÖCK 1969, GRIGORE et al. 2014). Die Kombination an sukkulent-hygomorphen und xeromorphen Merkmalen möge Abb. 8 am Beispiel zweier monokotyleyler Arten illustrieren. Ein auffällig großzelliger und sehr dünnwandiger chlorophyllfreier Zellkomplex im Mesophyll von *Carex distans* könnte als Wasserspeichergewebe gedeutet werden. Diesem Zweck dienen möglicherweise auch die etwas größeren dünnwandigen, in diesem Fall aber noch chlorophyllführenden zentralen Mesophyllzellen von *Puccinellia peisonis*. Beide Arten kennzeichnet gleichzeitig ein hoher Grad an Xeromorphie, wie die reichliche Ausstattung mit Festigungselementen und die dickwandigen Epidermiszellen zeigen. Die Fächerzellen (Gelenkzellen) an der Blattoberseite entlang des zentralen Blattnervs steuern die Blattfaltung durch ihren unter-



schiedlichen Turgor: bei Trockenheit fällt dieser, das Blatt faltet sich ein, und im schmaler werdenden Zwischenraum wird die Transpiration (insbes. bei der epistomatären *Puccinellia*) eingeschränkt.

C<sub>4</sub>-Pflanzen verlieren aufgrund ihrer effizienten CO<sub>2</sub>-Primärfixierung pro g aufgenommenem Kohlenstoff etwa nur die Hälfte an Wasser gegenüber C<sub>3</sub>-Pflanzen. Somit ergibt sich auch für unsere vier autochthonen C<sub>4</sub>-Halophyten *Camphorosma annua*, *Cyperus pannonicus* sowie *Crypsis aculeata* und *C. schoenoides* (Messung M. WATZKA) ein Vorteil auf Salzstandorten.

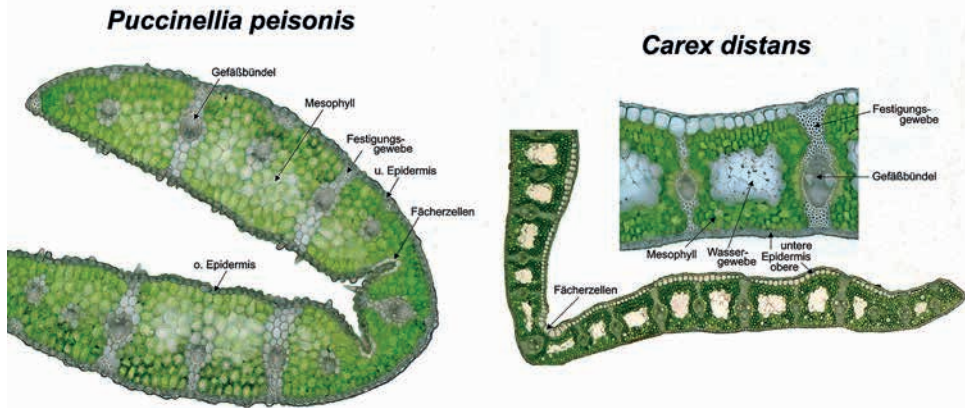


Abb. 8: Blattquerschnitte von *Puccinellia peisonis* und *Carex distans* als Beispiele für die Kombination unterschiedlicher Strukturprinzipien der Blätter einkeimblättriger Halophyten. Spaltöffnungen bei *Puccinellia* auf der Blattoberseite, bei *Carex* auf der Blattunterseite (Original). – Fig. 8: Leaf cross-sections of *Puccinellia peisonis* and *Carex distans* as examples of the combination of different leaf structure principles of monocotyledonous halophytes. Stomata of *Puccinellia* on the upper leaf surface, of *Carex* on the lower leaf surface (original).

In der Salzflora des Neusiedler - See - Gebietes fehlen Pflanzen mit Salzdrüsen. *Glaux maritima* an den Glaubersalz-Standorten in Zwingendorf/Pulkautal ist der einzige Halophyt mit Salzdrüsen in Österreich. Es sei aber der Vollständigkeit halber erwähnt, dass es mit *Chenopodium glaucum* und *Atriplex prostrata* Arten gibt, deren Blätter im Jugendstadium vornehmlich auf der Unterseite die für diese beiden Gattungen charakteristischen Blasenhaare (*bladders*) tragen, mit denen v. a. die zahlreichen xerohalophytischen *Atriplex*-Arten an trockenen binnenländischen Salzstandorten beidseitig dicht überzogen sind, und die wie Salzdrüsen funktionieren (SCHIRMER & BRECKLE 1982). Über Vermittlung der viel kleineren Stielzellen werden Salzionen zur Entlastung des Blattgewebes in die Vakuolen der großen kugeligen Blaszellen gepumpt und stark angereichert. Nach Absterben und Austrocknung der Blaszellen wird das Salz von den Blättern abgeweht oder mit dem Niederschlag abgewaschen. Obwohl nicht untersucht, ist anzunehmen, dass dieser Mechanismus bei den beiden genannten Arten für die Gesamtsalzbilanz der Blätter von nur sehr geringer Bedeutung sein kann, weil die Blasenhaare je nach Art schon im Jugendstadium der Blätter mehr oder weniger kollabieren. Möglicherweise wird dadurch aber der Vegetationskegel mit den embryonalen Blattanlagen salzarm gehalten.



## Obligat – fakultativ – salzindifferent? – Gedanken zu unterschiedlichen „Halophytypen“

Anpassungsmechanismen auf verschiedenen Ebenen – Biochemie, Physiologie sowie Anatomie und Morphologie – müssen optimal zusammenspielen, um Salzpflanzen zum ökologischen Erfolg zu verhelfen. Je nach stammesgeschichtlicher Herkunft und Gesamtkonstitution wurden dabei unterschiedliche Strategien zur Entwicklung von Salztoleranz eingeschlagen, wie besonders ein Vergleich der beiden Familien der Poaceen und Chenopodiaceen s. str. verdeutlicht. Alle diese Toleranzmechanismen benötigen Energie und Baustoffe (Ionenpumpen, Synthesen cytoplasmatischer Osmotika, anatomisch-morphologische Strukturen), die ansonsten für Wachstumsprozesse verwendet werden könnten (FLOWERS et al. 2014). Salzpflanzen sind daher vergleichsweise langsamwüchsig und konkurrenzschwach, unterliegen also den „Nicht-Salzpflanzen“ („Glykophyten“), wenn sie auf salzfreie Böden verschlagen werden, es sei denn, sie finden dort etwas offenere Sonderstandorte vor (siehe Ausführungen weiter unten). Analoge Zusammenhänge bestehen auch hinsichtlich pflanzlicher Spezialisten in anderen ökologischen Extremsituationen (Hochgebirge, Wüsten, Schwermetallstandorte).

Je nach Kriterien und je nach Disziplin, aus deren Blickwinkel man Halophyten betrachtet, gibt es zahlreiche Möglichkeiten, sie zu kategorisieren (WASEL 1972, SCHIRMER & BRECKLE 1982, BRECKLE 2002), worauf hier nicht näher eingegangen werden kann. Es wird aber eine Gliederung versucht, die (a) alle in unseren Salzfluren angetroffenen Arten mit einschließen soll und die (b) physiologisch-autökologisches Verhalten **und** tatsächliches Vorkommen im Freiland (synökologisches Verhalten) berücksichtigt und damit der Multidisziplinarität Ökophysiologie–Vegetationsökologie–Taxonomie gerecht wird. Ganz bewusst soll dadurch auch Anstoß für weitere wissenschaftliche Überlegungen und Arbeiten gegeben werden. Im Folgenden daher der Versuch, die salztoleranten Arten in drei Gruppen zu gliedern.

### 1. Obligate Salzpflanzen

sind solche Arten, die ausschließlich an Salzstandorten wachsen und unter Kulturbedingungen auch bei ausreichender Versorgung mit Hauptnährstoffen ohne zusätzliche Salzgabe nur suboptimal gedeihen. Dies konnte WEISSENBÖCK (1969) an der Salz-Kresse (*Lepidium cartilagineum*) zeigen, die bei Kultur auf Gartenboden kümmernde und sehr niedrige Gehalte an  $K^+$  und anderen anorganischen Ionen aufwies. Offenbar war eine optimale osmotische Anpassung zur Sicherung des Wasserhaushaltes nicht möglich. In Kulturversuchen anderer Autoren ergab sich eine Förderung durch Salz auch für viele Chenopodiaceen-Arten, die – wie auf p. 125 ausgeführt wurde –, im Freiland durch besonders hohe Natriumgehalte auffallen. Dabei hat sich gezeigt, dass diese „extrem“ halophytischen Arten schon durch geringe Salzgaben gefördert werden, bei steigenden Salzgehalten im Kulturmedium (die fallweise noch etwas unter den Bodensalzgehalten am natürlichen Standort liegen!) aber bereits Wachstumseinbußen gegenüber ihrem Optimum bei mäßiger Substratsalinität erleiden. Grund dafür ist wahrscheinlich, dass die diversen Regulationsmechanismen, insbesondere die zelluläre Salzkompartmentierung bei steigendem Bodensalzgehalt auch mit steigendem energetischen und stofflichen Einsatz verbunden sind, sodass die Wuchsleistung beeinträchtigt wird. Bei Übersalzung schließlich ist auch bei sehr „extrem“ angepassten Halophyten die Kapazität der Regulationssysteme erschöpft, das Cytoplasma wird mit Salzionen „überschwemmt“, und der Stoffwechsel kommt zum Erliegen.

Im Einzelnen sind noch viele Fragen bezüglich dieser komplexen Zusammenhänge offen (FLOWERS et al. 2014). Auch zeigten einzelne Arten optimales Wachstum bei verschiedenen hohen Salzgaben, sodass es offenbar innerhalb dieser Gruppe der obligaten Halophyten Untergruppen gibt. Denkbar wäre, dass die evolutive Anpassung dieser Arten an Standorte mit permanent hohen Salzkonzentrationen, an denen also eine „Gratis-Einschwemmung“ von Ionen zur osmotischen Anpassung garantiert ist, mit einer fortschreitenden Ineffizienz der Ionenaufnahmesysteme, speziell für Alkali-Ionen verbunden war. Wie im Fall von *Lepidium cartilagineum* ist für derartige „Extremisten“ auf salzfreien Substraten eine ausreichende osmotische Anpassung durch aktive, energiebedürftige Aufnahme anderer Kationen, v. a.  $K^+$ , nicht mehr möglich. Neben der Salz-Kresse sind wahrscheinlich nur die beiden *Suaeda*-Arten und *Salicornia perennans* (*prostrata*) obligate Salzpflanzen in der Flora des Neusiedler - See - Gebietes. Für eine allfällige Ergänzung dieser Liste (*Spergularia*-Arten? *Crypsis*? *Triglochin*? u. a.) fehlen allerdings entsprechende Kultivierungsversuche. Ob für manche Arten eine obligate „Alkaliphilie“ vorliegt, wie etwa für *Camphorosma annua*, deren Vorkommen ausschließlich auf zwar salzarme, aber extrem alkalische Solonetzböden mit pH-Werten von 10 und darüber beschränkt ist, ist eine offene Frage, wäre aber vorstellbar, da wir wissen, dass eine Reihe sehr spezieller stoffwechselphysiologischer Anpassungen an stark alkalische Böden viele Pflanzen von Standorten mit neutralen oder gar sauren Böden ausschließen (vgl. dazu KINZEL 1982).

### 2.–3. Nicht obligate Halophyten

ELLENBERG gliedert die Salztoleranten im Rahmen seines Systems der ökologischen Zeigerwerte anhand der „Salzzahl“ in 9 Stufen, wobei die Salzmeidenden mit Stufe 0 bezeichnet sind (s. ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Seine Angaben beziehen sich auf den Gehalt an Chlorid-Ionen im Wurzelbereich und hauptsächlich auf die deutschen Küstenbereiche. Die von uns nachfolgend erwähnten Rahmenangaben für Salzzahlen orientieren sich an den Salzzahlen, die BRECKLE auf der Basis zahlreicher zumeist lokaler Literaturangaben für die rumänische Salzflora zusammenstellte (siehe BRECKLE 1985 und darin zit. Literatur) und die sich bzgl. der prominenten Arten weitgehend mit den ELLENBERG'schen Zahlen decken.

Neben jener eindeutig abgrenzbaren (kleinen) Artengruppe der obligaten Halophyten (1) mit Salzzahlen von 8 und 9 verbleibt eine heterogene Liste von unterschiedlich salztoleranten Arten mit kontinuierlich ansteigender bzw. abfallender Häufigkeit des Vorkommens auf Salzböden **und** auf salzfreien Habitaten. Alle diese salztoleranten Arten (2 und 3) wachsen auch auf salzfreien Böden, und zwar in der Regel besser als auf salzhaltigen. An dem einen Ende dieser langen Liste stehen prominente Arten wie *Tripolium pannonicum*, *Plantago maritima* und *Artemisia santonicum*, für die auch der experimentelle Nachweis erbracht worden ist, dass sie auf Gartenboden optimal gedeihen (WEISSENBOCK 1969). Besseres Wachstum ohne Salzgabe zeigte in Hydroponik-Versuchen auch *Puccinellia peisonis* (ALBERT, unveröffentlicht). Dennoch sind diese Arten aufgrund mangelnder Konkurrenzkraft überwiegend an Salzstandorte gebunden, kommen aber – wie in Florenwerken nachzulesen (JANCHEN 1977, FISCHER et al. 2008, JÄGER 2017) – gelegentlich auch außerhalb ihres „typischen“ Lebensraums vor. Ökologische Brücken von Salzstandorten gibt es etwa zu sehr basen- und/oder nährstoffreichen Feuchtbiotopen oder zu trockenen und überdüngten Ruderalstandorten, denen in beiden Fällen durch den hohen Ionengehalt der Böden eine gewisse Analogie zu Salzhabitaten zugeschrieben werden kann. Als

## 2. Fakultative Salzpflanzen

bezeichnen wir jene halophytischen (salztoleranten) Arten – ausgenommen die obligaten Halophyten –, die in Salzpflanzengesellschaften mehr als nur zufällig, sondern als Charakterarten oder Begleitarten mit hoher Stetigkeit auftreten, das sind die Gesellschaften der Klasse Puccinellio-Salicornietea (MUCINA 1993). Sie entsprechen etwa den Salzzahlen von 5 bis 8 (*Spergularia marina* 9, *Crypsis aculeata* 9). Je nach Grad ihrer Salztoleranz sind sie also regelmäßige Komponenten unterschiedlich „halophiler“ Pflanzengesellschaften auf Solontschak- oder Solonetzböden bzw. in Salzwiesen und Salzsümpfen. Beispiele sind die in Tabelle 1 und 2 mit Zusatz <sup>fak</sup> oder <sup>(fak)</sup> erwähnten Arten.

## 3. Salzindifferente Pflanzenarten

Das andere Ende der oben erwähnten heterogenen Liste nehmen schwach salztolerante Arten ein, die ihre primär „glykischen“ Vorkommen auf in der Regel salzarme – trockene wie feuchte – Randbereiche der Halophytenfluren oder andere nur schwach salzige Habitate ausweiten konnten und die wir hier Salzindifferente nennen. Diese Arten lassen gegenüber Fakultativen keinen direkten Bezug zu den Salzpflanzengesellschaften erkennen. In der Regel besiedeln sie nur deren Randbereiche oder etwa auch leicht salzhaltige Wiesen abseits der Salzflächen rund um den Neusiedler See. Sie entsprechen etwa den Arten mit den Salzzahlen von 1 bis 4. Zumeist handelt es sich um konkurrenzschwache Arten, die deshalb in den etwas offeneren, salzhaltigen Habitaten erfolgreicher sind als die salzfeindlichen „Glykophyten“, darunter auch Arten, deren natürliche Standorte in unserer Kulturlandschaft immer mehr verloren gehen. Somit sind die Randbereiche unserer Salzflächen und die nur schwach salzigen Habitate als Refugialräume auch für seltene und gefährdete Pflanzenarten von allergrößter Bedeutung für den Biodiversitätsschutz. Etliche dieser Arten besiedeln auch nährstoffreiche Ruderalfluren. Aus der langen Artenliste seien hier nur einige Beispiele genannt: *Myosurus minimus*, *Gypsophila muralis*, *Trifolium retusum* und *T. striatum*, *Carex divisa* und *C. stenophylla* auf trockenen Habitaten; *Ranunculus baudotii* und *R. sardous*, *Lythrum virgatum* und *L. byssopifolia*, *Euphorbia palustris*, *Mentha pulegium*, *Pulicaria vulgaris* auf Feuchthabitaten.

Auch salztolerante Neophyten fallen in diese Kategorie, etwa *Xanthium orientale* s. lat., das seit einigen Jahren im nährstoffreichen Lackensaum der Östlichen Wörthenlacke ausgedehnte, ja fast bedrohliche Bestände entwickelt hat; *Panicum*-Arten und die Mähnen-Gerste (*Hordeum jubatum*) als weitere Beispiele. Erwähnt sei ferner die auch aufgrund ihrer starken Sprossdornen schwer beherrschbare Ölweide (*Elaeagnus angustifolia*), die einst wegen ihrer Salztoleranz gepflanzt worden war (um die „öde Steppe“ aufzuforsten), nun aber zu einem Problembaum im Nationalpark geworden ist.

## Naturschutzfachliche Aspekte

Das Gebiet um den Neusiedler See ist als Europaschutzgebiet (nach FFH- und Vogelschutz-Richtlinie), als Natur- und Landschaftsschutzgebiet inkl. einigen Naturschutzgebieten und als Ramsar-Gebiet ausgewiesen. Am Ostufer des Sees liegt der Nationalpark Neusiedler See – Seewinkel.

„Pannonische Salzsteppen und Salzwiesen“ sind als prioritärer Lebensraumtyp \*1530 im Anhang I der Fauna-Flora-Habitatrichtlinie (92/43/EEC) gelistet. Durch seine Lage am westlichen Rand des Verbreitungsareals trägt Österreich eine hohe Verantwortung für die

Erhaltung dieses Lebensraumtyps (ESSL 2005). Trotz des hohen Schutzstatus sind rund 90 % aller Halophyten des Neusiedler - See - Gebietes in der Roten Liste zu finden (NIKLFELD & SCHRATT-EHRENDORFER 1999). Dies ist wohl im Wesentlichen auf die starke Bedrohung ihrer Lebensräume zurückzuführen. In der Roten Liste der gefährdeten Biotop-typen Österreichs (ESSL et al. 2008) werden mit Ausnahme des Brackwasser-Röhrichts alle Biotoptypen der Salzlebensräume in der Kategorie „stark gefährdet“ (EN) eingestuft. Auch nach den Kriterien der FFH-Richtlinie befinden sich Salzlebensräume in Österreich in einem ungünstig-schlechten Erhaltungszustand, und auch die Zukunftsaussichten werden mit ungünstig bis schlecht bewertet (ELLMAUER et al. 2013). Nur wenige Vorkommen um den Neusiedler See liegen in einem guten Erhaltungszustand vor (KORNER et al. 2011).

Zahlreiche Meliorationsmaßnahmen zur Verbesserung der landwirtschaftlichen Nutzbarkeit wie Entwässerungen und Aufschüttungen, aber auch Verbauung im 19. und 20. Jahrhundert führten dazu, dass 80 % der Salzlebensräume in Niederösterreich und dem Burgenland zerstört oder schwer geschädigt wurden (ZULKA et al. 2006, WIESBAUER 2007, DICK et al. 1994). Auch die verbliebenen Restflächen sind heute weiter durch Eingriffe in die Hydrologie, Zerstörung, Eutrophierung und Umbruch für intensive landwirtschaftliche Nutzung, aber auch Nutzungsaufgabe bedroht (ESSL 2005, KORNER et al. 2011). Kommt es durch Eingriffe in die Hydrologie zu Störungen des Wasserhaushaltes, kann kein Salz mehr nachgeliefert werden und der Boden süßt aus (KRACHLER et al. 2012). Unter diesen Bedingungen können auch nicht halophytische, konkurrenzstärkere Arten einwandern und die konkurrenzschwachen, lichtliebenden Halophyten verdrängen, sodass es zu einer Verarmung und Trivialisierung der Vegetation kommt (EULLER et al. 2014).

Durch die Weiterführung und Reetablierung extensiver Bewirtschaftungsformen (insb. Beweidung) sowie die Durchführung kleinräumiger Renaturierungsprojekte konnten bereits einige Teilerfolge erzielt werden. Zur langfristigen Erhaltung dieser einzigartigen Lebensräume erscheint die Wiederherstellung eines naturnahen Wasserhaushaltes allerdings als der Schlüsselfaktor (vgl. z. B. EULLER et al. 2014, KRACHLER et al. 2012, HÄUSLER 2020).

## Dank

Unser Dank gilt Dr. Johannes WALTER, Dr. Pavel KÚR und Mag. Clemens PACHSCHWÖLL für wertvolle Hinweise zum Vorkommen einzelner Pflanzenarten.

## Literatur

- ALBERT R. & POPP M., 1977: Chemical composition of halophytes from the Neusiedler lake region in Austria. *Oecologia* (Berlin) 27, 157–170.
- ALBERT R. & POPP M., 1978: Zur Rolle der löslichen Kohlenhydrate in Halophyten des Neusiedlersee-Gebietes (Österreich). *Oecol. Plant.* 13, 27–42.
- ALBERT R., 1982: Halophyten. In KINZEL H. (Hg.): *Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel*, 33–215. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- ALBERT R., PFUNDNER G., HERTENBERGER G., KÄSTENBAUER T. & WATZKA M., 2000: The physiotype approach to understanding halophytes and xerophytes. In BRECKLE S.-W., SCHWEIZER B. & ARNDT U. (Hg.): *Ergebnisse weltweiter ökologischer Forschung. Beiträge des 1. Symposiums der A.F.W. Schimper-Stiftung von H. & E. WALTER*, Stuttgart-Hohenheim, Oktober 1998, 69–87.

- ALBERT R., STEINGRUBER R. & WRBKA Th., 2016: Bodennährstoffe und Vegetationsverhältnisse entlang von Weidegradienten im Nationalpark Neusiedlersee-Seewinkel. *Acta ZooBot Austria* 153, 77–106.
- BLAB A., 1997: Vegetationsökologische Kartierung in der Bewahrungszone Lange Lacke (Nationalpark Neusiedler See - Seewinkel) unter Anwendung der Sigensoziologie. Diplomarbeit Formal- u. Naturwiss. Fak. Univ. Wien.
- BRECKLE S.-W., 1985: Die Siebenbürgische Halophyten-Flora – Ökologie und ihre pflanzengeographische Einordnung. *Siebenbürgisches Archiv – Archiv des Vereins für Siebenbürgische Landeskunde*, 3. Folge, Bd. 20. Naturwissenschaftliche Forschungen über Siebenbürgen III, 53–105. Böhlau Verlag, Köln u. Wien.
- BRECKLE S.-W., 2002: Salinity, halophytes and salt affected natural ecosystems. In LÄUCHLI A. & LÜTTGE U. (eds.): *Salinity: Environment – Plants – Molecules*, 53–77. Springer, Dordrecht.
- BRIENS M. & LARHER F., 1982: Osmoregulation in halophytic higher plants: a comparative study of soluble carbohydrates, polyols, betaines and free proline. *Plant, Cell and Environment* 5, 287–292.
- DICK G., DVORAK M., GRÜLL A., KOHLER B. & RAUER G., 1994: Vogelparadies mit Zukunft. Ramsar-Gebiet Neusiedler See-Seewinkel. Umweltbundesamt, Wien.
- ELLENBERG H. & LEUSCHNER CH., 2010: *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 6. Aufl. Ulmer UTB, Stuttgart. [https://www.utb-shop.de/download/dl/file/id/27//zusatzkapitel\\_zeigerwerte\\_der\\_pflanzen\\_mittleuropas.pdf](https://www.utb-shop.de/download/dl/file/id/27//zusatzkapitel_zeigerwerte_der_pflanzen_mittleuropas.pdf)
- ELLMAUER T., MOSER D., RABITSCH W., ZULKA K.P. & BERTHOLD A., 2013: Ausarbeitung eines Entwurfs des österreichischen Berichts gemäß Artikel 17 FFH-Richtlinie, Berichtszeitraum 2007–2012. Kurzfassung. Umweltbundesamt, Wien.
- ENGLMAIER P., ALBERT R. & GREGER H., 1984: Das Muster der freien und methylierten Cyclitole innerhalb der Gattung *Artemisia* – Bedeutung in ökophysiologischer und chemotaxonomischer Hinsicht. *Mitteilungsband d. Tagung d. Deutschen Bot. Ges. Wien*, p. 95.
- ESSL F., 2005: 1530 \*Pannonische Salzsteppen und Salzwiesen. In ELLMAUER T. (Hg.): *Entwicklung von Kriterien, Indikatoren und Schwellenwerten zur Beurteilung des Erhaltungszustandes der Natura-2000-Schutzgüter*. Band 3: Lebensraumtypen des Anhangs I der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie. Im Auftrag d. neun österreichischen Bundesländer, d. Bundesministerium f. Land- u. Forstwirtschaft, Umwelt u. Wasserwirtschaft u. d. Umweltbundesamt GmbH., 30–39.
- ESSL F., EGGER G., POPPE M., RIPPEL-KATZMAIER I., STAUDINGER M., MUHAR S., UNTERLECHNER M. & MICHOR K., 2008: Rote Liste der gefährdeten Biotoptypen Österreichs. Binnengewässer, Gewässer- und Ufervegetation, Technische Biotoptypen und Siedlungsbiotoptypen. Umweltbundesamt. Monographien REP-0134. Neuer Wiss. Verlag Wien, pp. 316.
- EULLER K., ZMELIK K., SCHNEIDERGRUBER A., WRBKA Th. & KORNER I., 2014: Auswirkungen der Beweidung in der Bewahrungszone des Nationalparks Neusiedlersee-Seewinkel. – Eine statistische Analyse der Vegetationsdaten des Dauerflächenmonitorings. *Acta ZooBot Austria* 150/151, 41–62.
- FALLER W., 1999: Pflanzensoziologische Kartierung des Seevogeländes Illmitz (Neusiedler See) mit Berücksichtigung landschaftspflegerischer Maßnahmen für den Naturschutz. Diplomarbeit Univ. f. Bodenkultur, Wien.
- FISCHER M.A. & FALLY J., 2006: *Pflanzenführer Burgenland*. Eigenverlag Mag. Dr. Josef FALLY.
- FISCHER M.A., OSWALD K. & ADLER W., 2008: *Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol*. 3. Auflage. Linz: Land Oberösterreich, Biologiezentrum der Oberöstr. Landesmuseen, 1392 pp., ca. 800 Abb.
- FISCHER M.A. & KÄSTNER A., 2011: Die *Suaeda*-Verwechslungsgeschichte: Zwei prominente Arten der österreichischen Flora – und dennoch jahrzehntelang verkannt! *Neilreichia* 6, 165–182.
- FLOWERS T.J. & COLMER T.D., 2008: Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist* 179, 945–963.

- FLOWERS T.J., GALAL H.K. & BROMHAM L., 2010: Evolution of halophytes: multiple origin of salt tolerance in land plants. *Functional Plant Biology* 37, 604–612.
- FLOWERS T.J., MUNNS R. & COLMER T.D., 2014: Sodium chloride toxicity and the cellular basis of salt tolerance in halophytes. *Annals of Botany* 114, 1–13.
- FLOWERS T.J., TROKE P.F. & YEO A.R., 1977: The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28, 89–121.
- FRANZ H., HÖFLER K. & SCHERF E., 1937: Zur Biosoziologie des Salzlachengebietes am Ostufer des Neusiedlersees. *Verl. Zool. Bot. Ges. Wien* 86/87, 297–364.
- FRANZ H. & HUSZ G., 1961: Die Salzböden und das Alter der Salzsteppe im Seewinkel. *Mitteilungen der Österr. Bodenkundl. Gesellschaft*, Heft 6.
- FREITAG H., WALTER J. & WUCHERER W., 1996: Die Gattung *Suaeda* (Chenopodiaceae) in Österreich, mit einem Ausblick auf die pannonischen Nachbarländer. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 98 B Suppl., 343–367.
- FREITAG H. & LOMONOSOVA M., 2006: Typification and identity of *Suaeda crassifolia*, *S. prostrata* and *S. salsa*, three often confused species of *Suaeda* sect. *Brezia* (Chenopodiaceae, Suaedoideae). *Willdenowia* 36, 21–35.
- GHOBIADIAN A., 1966: Salz- und Steppenböden des Seewinkels (Burgenland, Österreich); Charakteristik, Meliorisationsergebnisse und bodenwirtschaftliche Aspekte. *Österr. Bodenkundl. Ges.* 6, 61 pp.
- GORHAM J., HUGHES L.L. & WYN JONES R.G., 1981: Low-molecular-weight carbohydrates in some salt-stressed plants. *Physiol. Plant.* 53, 27–33.
- GREENWAY H. & THOMAS D.A., 1965: Plant response to saline substrates. V. Chloride regulation in the individual organs of *Hordeum vulgare* during treatment with sodium chloride. *Aust. J. Biol. Sci.* 18, 505–524.
- GREENWAY H. & OSMOND C.B., 1972: Salt responses of enzymes from species differing in salt tolerance. *Plant Physiol.* 49, 256–259.
- GRIGORE M.-N., IVANESCU L. & TOMA C., 2014: *Halophytes: An integrative anatomical study*. Springer International Publishing, Switzerland.
- HÄUSLER H., 2020: Wie gelangte das Salz in die Salzlacken? – zum Stand der Forschung über die Entstehung des „Salzführenden Horizontes“ und der Salzböden des Seewinkels. *Acta ZooBot Austria* 157, 145–157.
- HEGNAUER R., 2013: *Chemotaxonomie der Pflanzen*. Springer-Verlag, 529 S.
- HUGHES W.E. & HALLIDAY G., 1980: *Puccinellia*. In TUTIN T.G., HEYWOOD V.H., BURGESS N.A., MOORE D.M., VALENTINE D.H., WALTERS S.M. & WEBB D.A. (eds.): *Flora Europaea* 5, 167–169. Cambridge (UK) etc., Cambridge University Press.
- HÜTTERER F. & ALBERT R., 1993: An ecophysiological investigation of plants from a habitat in Zwingendorf (Lower Austria) containing Glauber's salt. *Phyton* 33, 139–168. Horn, Austria.
- JÄGER E.J., 2017: ROTHMALER – Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Grundband, 21. durchgesehene Auflage, Spektrum Springer, Berlin-Heidelberg.
- JANCHEN E., 1956–1960: *Catalogus Florae Austriae*. Ein systematisches Verzeichnis der auf österreichischem Gebiet festgestellten Pflanzenarten. *Österr. Akad. Wiss.*, Springer-Verlag, Wien, 999 pp.
- JANCHEN E., 1977: *Die Flora von Wien, Niederösterreich und Nordburgenland*. Verein für Landeskunde von Niederösterreich und Wien, 758 pp.
- KADEREIT G., BALL P., BEER S., MUCINA L., SOKOLOFF D., TEEGE P., YAPRAK A.E. & FREITAG H., 2007: A taxonomic nightmare comes true: Phylogeny and biogeography of glassworts (*Salicornia* L., Chenopodiaceae). *Taxon* 56, 1143–1170.



- KADEREIT G., PÜRÄINEN M., LAMBINON J. & VANDERPOORTEN A., 2012: Cryptic taxa should have names: Reflections in the glasswort genus *Salicornia* (Amaranthaceae). *Taxon* 61, 1227–1239.
- KÄSTNER A. & FISCHER M.A., 2008: Porträts ausgewählter seltener österreichischer Gefäßpflanzenarten (III): (16) bis (30). *Neilreichia* 5, 131–172.
- KÄSTNER A. & FISCHER M.A., 2011: Porträts ausgewählter seltener österreichischer Gefäßpflanzenarten (IV): (31) bis (41). *Neilreichia* 6, 123–164.
- KHAN M.A., UNGAR I.A., SHOWALTER A.M. & DEWALD H.D., 1998: NaCl-induced accumulation of glycinebetaine in four subtropical halophytes from Pakistan. *Physiol. Plant.* 102, 487–492.
- KINZEL H., 1982: Die calcicolen und calcifugen, basiphilen und acidophilen Pflanzen. In KINZEL H. (Hg.): *Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel*, 33–215. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- KÖLLNER J., 1983: Vegetationsstudien im westlichen Seewinkel (Burgenland) – Zitzmannsdorfer Wiesen und Salzlackenränder. Dissertation, Univ. Salzburg.
- KÖNIGSHOFER H., 1983: Veränderungen der Ionenzusammensetzung und des Hexitgehaltes verschiedener *Plantago*-Arten unter dem Einfluss von Salzstress. *Plant and Soil* 72, 289–296.
- KORNER I., WRBKA Th., STAUDINGER M. & BÖCK M., 2008: Beweidungsmonitoring im Nationalpark Neusiedlersee – Seewinkel. Ergebnisse der vegetationsökologischen Langzeitmonitoring-Studie 1990–2007. *Abhandl. Zoolog.-Bot. Ges.* 37, 83 pp.
- KORNER I., MAIR E., STAUDINGER M., SCHEIBLHOFER J., RÖTZER H., KRAUS R., WRBKA Th., BÖCK M. & RECHNITZER S., 2011: Erfassung der Lebensraumtypen des Anhangs I der Flora Fauna-Habitat-Richtlinie 92/43/EWG im Natura-2000-Gebiet Neusiedler See - Seewinkel. AVL – Arge Vegetationsökologie & Landschaftsplanung, Wien.
- KOYRO H.W., GEISSLER N., HUSSIN S., DEBEZ A. & HUCHZERMAYER B., 2008: Strategies of halophytes to survive in a salty environment, 83–104. In KHAN N.A. & SINGH S. (eds.): *Abiotic stress and plant responses*. I.K. International Publishing House, New Delhi.
- KRACHLER R., KRACHLER R., MILLERET E. & WESNER W., 2000: Limnochemische Untersuchungen zur aktuellen Situation der Salzlacken im burgenländischen Seewinkel. *Burgenländische Heimatblätter* 62 (3), 49 pp.
- KRACHLER R., KORNER I., DVORAK M., MILAZOWSKY N., RABITSCH W., WERBA F., ZULKA P. & KIRSCHNER A., 2012: Die Salzlacken des Seewinkels: Erhebung des aktuellen ökologischen Zustandes sowie Entwicklung individueller Lackenerhaltungskonzepte für die Salzlacken des Seewinkels (2008–2011). In KRACHLER R., KIRSCHNER A. & KORNER I. (Red.), Verlag & Hg. Österreichischer Naturschutzbund, Eisenstadt, Österreich.
- LADENBURGER K. & ALBERT R., 1981: Stoffwechselphysiologische Untersuchungen an verschieden alten Blättern einiger Halophyten und Glykophyten. *Z. Pflanzenphysiol.* 102, 303–314.
- LI L., WANG X., SUN J., ZHANG Y & QIN S., 2013: Pyrolytic and kinetic analysis of two coastal plant species: *Artemisia annua* and *Chenopodium glaucum*. *BioMed Research International Volume* 2013, Article ID 162907, 7 pp.
- LÖFFLER H., 1974: Der Neusiedler See. *Naturgeschichte eines Steppensees*. F. Molden, Wien.
- LÖFFLER H., 1982: Der Seewinkel. *Die fast verlorene Landschaft*. Niederösterreich. Pressehaus, St. Pölten.
- MATINZADEH Z., BRECKLE S.-W., MIRMASSOUMI M. & AKHANI H., 2013: Ionic relationships in some halophytic Iranian Chenopodiaceae and their rhizospheres. *Plant and Soil* 372 (1–2), 523–539.
- MEUSEL H., JÄGER E.J., RAUSCHERT S. & WEINERT E., 1965–1992: *Vergleichende Chorologie der zentral-europäischen Flora*, 3 Bde. Gustav Fischer Verlag, Jena und Stuttgart.
- MUCINA L., GRABHERR G. & ELLMAUER T. (Hg.), 1993: *Die Pflanzengesellschaften Österreichs*. Teil I. *Anthropogene Vegetation*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- MUCINA L. et al., 2016: Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science* 19, 3–264.

- MUNNS R. & TESTER M., 2008: Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology* 59, 651–681.
- MURAKEÖZY É.P., NAGY Z., DUHAZÉ C., BOUCHEREAU A. & TUBA Z., 2003: Changes in the levels of compatible osmolytes in three halophytic species of inland saline vegetation in Hungary. *J. Plant Physiol.* 160, 395–401.
- NELHIEBEL P., 1980: Die Bodenverhältnisse des Seewinkels. *BFB – Bericht* 37, 41–48.
- NESTROY O. 2021: Zur Kenntnis der Böden der österreichischen Region östlich des Neusiedler Sees und südlich der Parndorfer Platte. Arbeitsgemeinschaft natürlicher Ressourcen (AGN), Eisenstadt.
- NIKLFELD H. & SCHRATT-EHRENDORFER L., 1999: Rote Liste gefährdeter Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta und Spermatophyta) Österreichs. 2. Fassung. In NIKLFELD H. (Ed.): Rote Listen gefährdeter Pflanzen Österreichs. Grüne Reihe des Bundesministeriums für Umwelt, Jugend & Familie 10, 33–152. Austria medien service, Graz.
- NYGAARD B. & LAWESSON J.E., 1998: Systematics and ecology of Danish salt marsh communities. *Annali di Botanica* 56 (1), 53–72.
- OBERLEITNER I., WOLFRAM G. & ACHATZ-BLAB A. (Red.), 2006: Salzlebensräume in Österreich. Wien, Umweltbundesamt. 216 pp.
- OÇAL-OZDAMAR F., TIPIRDAMAZ R. & DUMAN H., 2014: Ecophysiology of the Chenopodiaceae members around Tuz Lake (Turkey). *Ekoloji* 23 (93), 8–17.
- PENKOVÁ T., 1986: Beitrag zur Taxonomie von *Plantago major* L. s. l. *Preslia* 58, 117–139.
- PERSSON K., 1974: Biosystematic studies in the *Artemisia maritima* complex in Europe. *Opera Bot.* 35, 188 pp.
- PIGNATTI S., 2017–2019: Flora d'Italia, 2. Aufl., 4 Bände. Edagricole, Milano.
- PIGNATTI S., 2018: *Tripolium*. In: Flora d'Italia 3, 2. Aufl., 745–746. Edagricole, Milano.
- POPP M. & ALBERT R., 1980: Freie Aminosäuren und Stickstoffgehalt in Halophyten des Neusiedlersee-Gebietes. *Flora* 170, 229–239.
- POPP M. & SMIRNOFF N., 1995: Polyol accumulation and metabolism during water deficit. In SMIRNOFF N. (ed.): *Environment and plant metabolism: flexibility and acclimation*. Bios Scientific Publishers, Oxford, 199–215.
- RECHNITZER A.M., 2019: Halophytes at soda pans in northern Burgenland under the influence of soil conditions and conservation management. Masterarbeit Univ. Wien.
- RHODES D., NADOLSKA-ORCZYK A. & RICH P.J., 2002: Salinity, osmolytes and compatible solutes. In LÄUCHLI A. & LÜTTGE U. (eds.): *Salinity: environment–plant–molecules*, 181–204. Dordrecht, the Netherlands, Kluwer.
- ROZEMA J. & FLOWERS T., 2008: Crops for a salinized world. *Science* 322, 1478–1480.
- SCHIMPER A.F.W., 1898: *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*. Verlag Gustav Fischer, Jena.
- SCHIRMER U. & BRECKLE S.-W., 1982: The role of bladders for salt removal in some Chenopodiaceae (mainly *Atriplex* species). In SEN D.N. & RAJPUROHIT K.S. (eds.): *Tasks for vegetation science* 2, 215–231. W. Junk Publishers, The Hague.
- SLAMA I., ABDELLY CH., BOUCHEREAU A., FLOWERS T. & SAVOURÉ A., 2015: Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress. *Annals of Botany* 115, 433–447.
- SOMMER CH., THONKE B. & POPP M., 1990: The compatibility of D-pinitol and 1d -1-O-methyl-muco-inositol with malate dehydrogenase activity. *Bot. Acta* 103, 270–273.
- VALDÉS B. & SCHOLZ H. & AL., 2009: Poaceae. In: *Euro+Med Plant Base – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity*. <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/query.asp>

- WASEL Y., 1972: *Biology of Halophytes*. Academic Press, New York and London.
- WEISSENBOCK G., 1969: Einfluss des Bodensalzgehaltes auf Morphologie und Ionenspeicherung von Halophyten. *Flora B* 158, 369–389.
- 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.* 108, 1–180, Wien.
- WENDELBERGER G., 1959: Die Vegetation des Neusiedler See-Gebiets. *Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl. I* 168 (4 u. 5), 21–41, Wien.
- WIESBAUER H., 2007: Salzlebensräume in Österreich. In: *Binnensalzstellen Mitteleuropas. Internationale Tagung, Bad Frankenhausen 8.–10. September 2005, 7–14.* Thüringer Ministerium für Landwirtschaft, Naturschutz.
- WERNER V., 2018: Restaurationsbedarf der Salzlebensräume am Westufer des Neusiedler Sees. Masterarbeit Univ. Wien.
- WILLNER W., 2015: Checkliste der im Burgenland nachgewiesenen Pflanzengesellschaften. *BCBEA / Biodiversität und Naturschutz in Ostösterreich 1* (1), 107–134.
- WYN JONES R.G., STOREY R., LEIGH R.A., AHMAD N. & POLLARD A.N., 1977: A hypothesis on cytoplasmic osmoregulation. In MARREÉ E. & CIFFERI O. (eds.): *Regulation of cell membrane activities in plant*, 121–136. Elsevier North Holland Biomedical Press, Amsterdam.
- ZULKA K.P., MAZZUCCO K., KORNER I., HOLZER Th., SAUBERER N., DANIELKA J., SCHLICK-STEINER B.C., STEINER M. & WOLFRAM G., 2006. In OBERLEITNER I., WOLFRAM G. & ACHATZ-BLAB A.: *Salzlebensräume in Österreich, 169–194.* Umweltbundesamt Wien.

**Eingelangt:** 2020 07 02

**Anschriften:**

Univ.-Prof. i.R. Dr. Roland ALBERT, Department für Mikrobiologie und Ökosystemforschung, Althanstraße 14, A-1090 Wien. E-Mail: roland.albert@univie.ac.at

Univ.-Prof. i.R. Dr. Marianne POPP, Department für Mikrobiologie und Ökosystemforschung, Althanstraße 14, A-1090 Wien. E-Mail: marianne.popp@univie.ac.at

Victoria WERNER MSc., Biologische Station Neusiedler See, Seevorgelände 1, A-7142 Illmitz. E-Mail: victoria.werner@bgld.gv.at

Univ.-Prof. i.R. Dr. Manfred A. FISCHER, Department für Botanik und Biodiversitätsforschung, Rennweg 14, A-1030 Wien. E-Mail: manfred.a.fischer@univie.ac.at

Univ.-Prof. i.R. Dr. Harald NIKLFELD, Department für Botanik und Biodiversitätsforschung, Rennweg 14, A-1030 Wien. E-Mail: harald.niklfeld@univie.ac.at

