

**Zeitschrift:** Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich  
**Herausgeber:** Geobotanisches Institut Rübel (Zürich)  
**Band:** 33 (1958)

**Artikel:** Lagunenverlandung und Vegetationsentwicklung an der französischen Mittelmeerküste bei Palavas : ein Sukzessionsexperiment  
**Autor:** Braun-Blanquet, J. / Wikus, E. / Sutter, R.  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-308015>

#### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

#### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

#### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 09.12.2025

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## Lagunenverlandung und Vegetationsentwicklung an der französischen Mittelmeerküste bei Palavas, ein Sukzessionsexperiment<sup>1</sup>

(Contributions à la Connaissance de la Végétation du Littoral  
méditerranéen français II)

Von J. BRAUN-BLANQUET  
unter Mitwirkung von E. WIKUS, R. SUTTER und  
G. BRAUN-BLANQUET

WERNER LÜDI zählt mit R. SIEGRIST und E. FURRER zu den Wegbereitern, welche die amerikanischen Sukzessionsmethoden auf unserem Kontinent eingeführt, den gegebenen Verhältnissen angepaßt und gefördert haben.

Seine 1921 gedruckte Dissertation über die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession ist der erste Versuch einer Darstellung der Vegetationsgliederung eines Alpenbezirks nach genetisch-dynamischen Gesichtspunkten. Sie fußt auf den anregenden Gedankengängen der nordamerikanischen Forscher CLEMENTS und COWLES und hat zur Weiterentwicklung der Sukzessionslehre wesentlich beigetragen.

Die amerikanische Sukzessionslehre war durch R. SIEGRIST und E. FURRER 1913/1914 erstmals in die Diskussion geworfen und mit Erfolg verfochten worden. Hierauf beruht es wohl auch, daß 1915 einige Dauerflächen bei Montpellier in Untersuchung genommen wurden. Eine einzige dieser Dauerflächen hatte Bestand und ist bis zum heutigen Tage weiter beobachtet worden.

Sie gibt Aufschluß über die Vegetationsentwicklung und ihre zeitliche Dauer, sowie über die gleichzeitigen Bodenänderungen und den Bodenzuwachs, der die Verlandung der Lagunen bedingt.

Das Untersuchungsfeld liegt 2 km westlich des früheren Fischerdorfes und modernen Strandbades Palavas in der Richtung gegen Sète zu, auf dem schmalen Lido, der die salzige Lagune vom Meer abtrennt (s. Abb. 1). Diese Stelle wurde zur Daueruntersuchungsfläche erkoren, weil sie leicht zugänglich und vom Menschen völlig unberührt war und bis in allerjüngster Zeit auch geblieben ist.

Die Aufnahme und Vermessung der Beobachtungsfläche erfolgte anfangs öfter, später im Verlauf längerer Zeitspannen. Die Skizzen von R. SUTTER, Assistent an der SIGMA, überarbeitet und auf gleiches Format gebracht, geben ein getreues Bild der Veränderungen, wie sie sich im Verlauf der 43 Jahre am Südufer des Etangs abgespielt haben.

<sup>1</sup> Communication № 142 de la Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine, Montpellier.

In den ersten Jahren beteiligten sich meine Frau, vom November bis zum Juli 1952—53 Fräulein Dr. ERIKA WIKUS vom pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien (Direktor Prof. Dr. HÖFLER), heute Frau Dr. PIGNATTI, dann auch Herr R. SUTTER an den Untersuchungen. Frl. WIKUS untersuchte allmonatlich Bodenfeuchtigkeit, Salz- und Karbonatgehalt des Bodens und bestimmte laufend den osmotischen Wert einiger Halophyten.

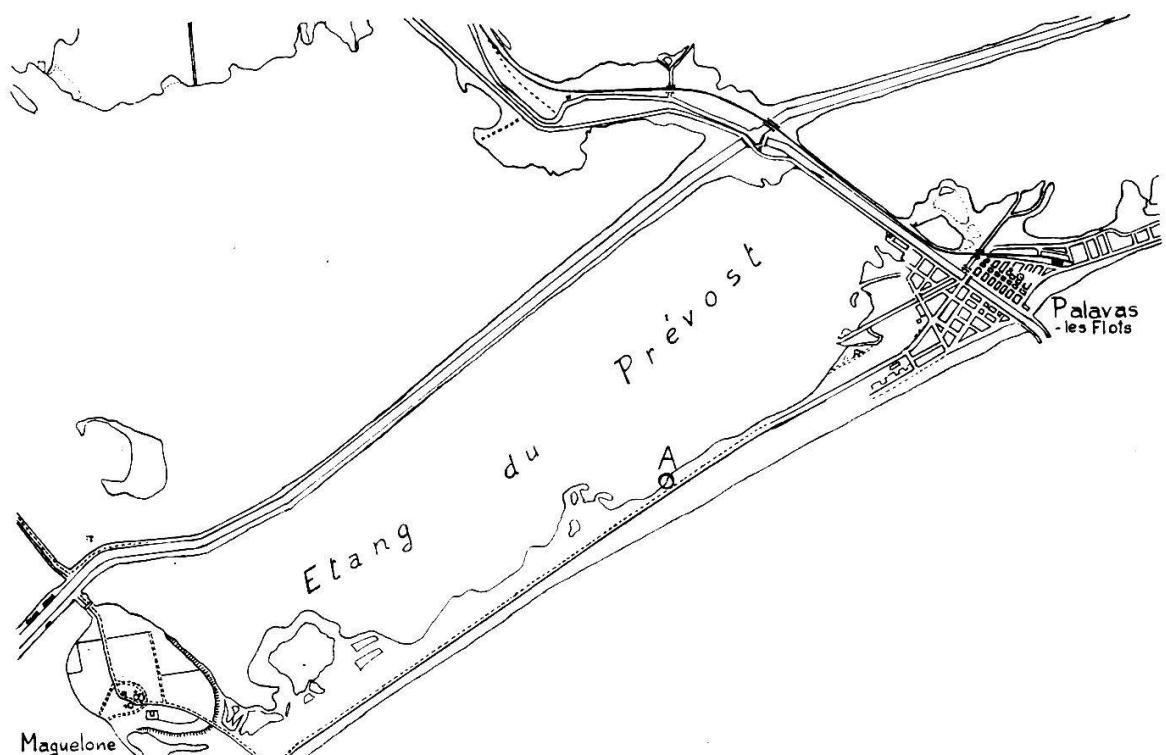


Abb. 1. Ortslage der Untersuchungsfläche (A)

Über Klima und allgemeine Vegetationsverhältnisse des Gebietes geben zahlreiche Arbeiten, auf die hier nicht eingegangen werden kann, Aufschluß.

Einzelheiten über Temperatur und Niederschläge in Montpellier und im nahegelegenen Aeroport von Fréjorgues während der Untersuchungsperiode vom Oktober 1952 bis August 1953 finden sich in der Arbeit von BR.-BL. und de RAMM (1958).

Eine wertvolle Studie über die Etangs, ihre Bildung, die physikalisch-chemischen Verhältnisse, Benthos und Plankton der Lagunen verdanken wir J. PAVILLARD (1905).

Sie bezieht sich zwar in erster Linie auf den westlich angrenzenden Etang de Thau, der aber mit dem Etang von Palavas über den Etang des Eaux Blanches in Verbindung steht. Ihre Ergebnisse haben daher, zum nicht geringen Teil, auch für den Etang von Palavas Gültigkeit.

Der Etang von Palavas oder du Prévost bildet ein Teilstück der Lagunenkette, die sich vom Etang de Mauguio oder de l'Or westwärts bis zum Etang de Thau bei Sète hinzieht und die mit dem Mittelmeer durch die sog. Graus in Verbindung steht. Ihr Salzgehalt entspricht nahezu dem des Meerwassers und bewegt sich in der Regel um 3,7%. Bei Windstille und schwachem Zufluß von Meerwasser kann er jedoch bis auf etwa 3,0% zurückgehen (PAVILLARD). Die Wassertiefe des Etang du Prévost ist gering und erreicht kaum mehr als 3—4 Meter. Über die planktologische und die höhere Algenvegetation der Etangs sei auf PAVILLARD (l. c.) verwiesen.

Besonders massenhaft treten im Etang du Prévost die Blattalgen *Ulva lactuca*, *Chaetomorpha linum*, *Enteromopha intestinalis*, *E. compressa*, und von höheren Wasserpflanzen *Zannichellia spec.*, *Ruppia maritima*, *Zostera marina* auf. Sie werden bei heftiger Wasserbewegung losgerissen, ans Ufer geschwemmt und zu Tangwällen aufgeschichtet, die zwanzig und mehr Zentimeter Höhe erreichen können. Der Tang, der nicht als Dünger zusammengescharrt und weggeführt wird, verwest rasch.

Die an Ort und Stelle unter der Mitwirkung von Schwefelbakterien in Zersetzung übergegangenen organischen Reste entwickeln durch den, bei der Oxydation frei werdenden Schwefelwasserstoff, einen unangenehm penetranten Geruch.

Der Vorgang spielt sich folgendermaßen ab.

Unter dem frischen Algenhaufen mit Flagellaten und Spirillen entwickeln sich Purpurbakterien und färben den Grund blutrot. Etwas später folgen unter starker Sauerstoffentwicklung *Beggiatoa*-Arten und Diatomeen.

Mit den Algen werden bei Hochwasser Massen von Molluskenschalen (hauptsächlich *Cardium edule* ssp. *lamarckiana* und *Paludestrina stagnalis*) an Land geschwemmt und zu Wällen aufgeschüttet, worauf sich alsbald halophile Vegetationspioniere einstellen.

Haben die Mollusken-Anschwemmungen eine gewisse Höhe, etwa 40 cm erreicht, so daß sie über den normalen Wasserstand zu liegen kommen, so setzt die progressive Vegetationssukzession ein, wie wir sie über einen langen Zeitraum verfolgen konnten.

Es handelt sich wohl um eine der am weitesten zurückreichenden Untersuchungen über Vegetationsänderungen auf engbegrenztem Raum. Sie zeigt im kleinen, wie man sich im großen Verlandung, Bodenzuwachs und Vegetationssukzession an den Etangs vorzustellen hat.

Vorerst seien die durch Zeichnungen festgelegten, zeitlich weit auseinander liegenden Aufnahmen der untersuchten Dauerfläche chronologisch angeordnet, kurz besprochen.

Erste Aufnahme am 15. Juni 1915 (Abb. 2)

Den Ausgangspunkt des Sukzessionsexperiments bildet eine in den Etang vorstoßende 20 m lange, 1 bis 2 m breite, nahezu vegetationslose Molluskenzunge von etwa 30 cm Maximalhöhe, die sich einem dahinter und etwas erhöht liegenden Weingarten anheftet. Der Raum zwischen Molluskenwall, Weinberg und Fahrweg mit *Tamarix gallica*-Büschen bildet eine halbkreisförmige, etwa 50 cm tiefe und 30 m breite Bucht.

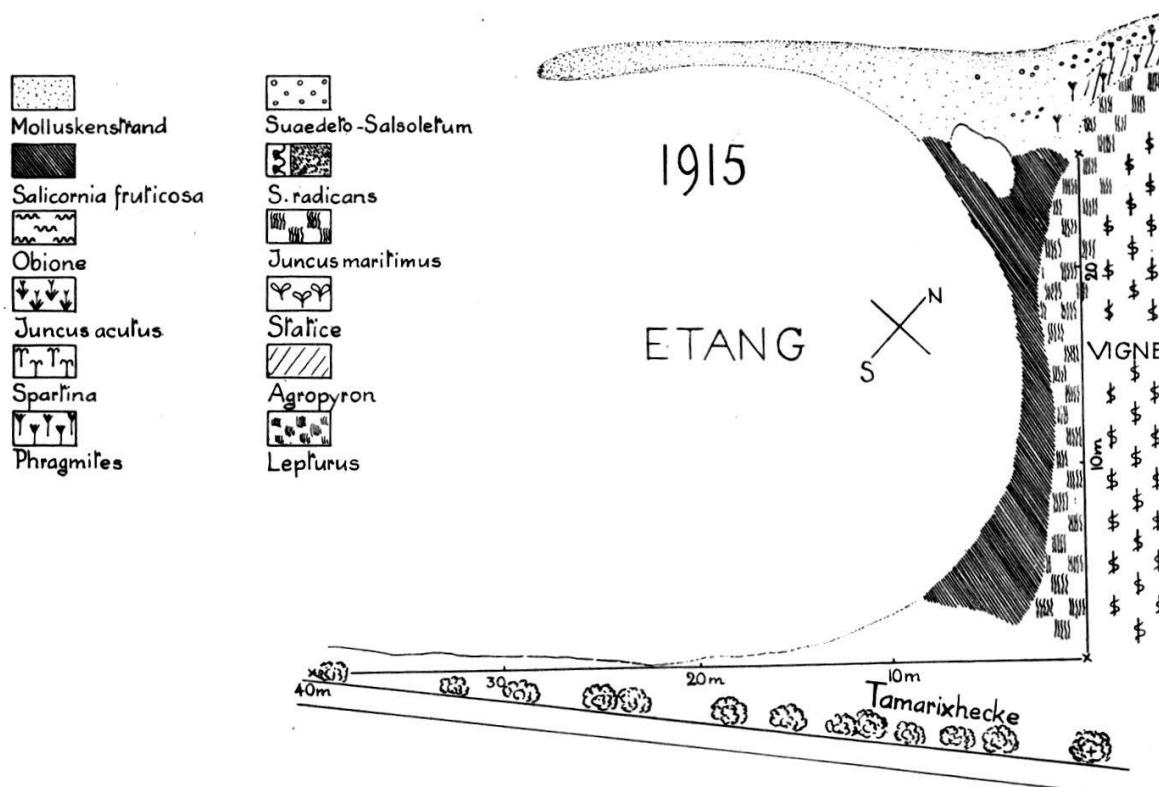


Abb. 2. Aufnahme 1915

Die Mollusken-Landzunge steht bei jedem Hochwasser, ja selbst bei starkem Wellenschlag unter Wasser. Nach dessen Rückzug ist sie von Algenmassen, Resten von *Zannichellia* und *Ruppia*, sowie vereinzelt angeschwemmten Rhizomstücken von *Phragmites communis* ssp. *isiacus* überdeckt. Landeinwärts anschließend verläuft längs des Etangs ein schmales Band einjähriger Halophyten (*Suaeda maritima*, *Salicornia herbacea* ssp. *emerici*, *Salsola soda*). Etwas höher haben vereinzelte *Phragmites*-Rhizome Wurzel geschlagen, ihre Ausläufer überkriechen den Spülsaum ohne sich einzuwurzeln.

Ein schmaler, etwa 2—3 Meter breiter *Salicornietum fruticosae*-Gürtel am Innenrand der Bucht zwischen Wasser und Weingarten setzt sich zusammen aus:

5.5 <i>Salicornia fruticosa</i>	+	<i>Dactylis glomerata</i>
1.2 <i>Obione portulacoides</i>	+	<i>Statice limonium</i>
1.2 <i>Arthrocnemum glaucum</i>	+	<i>Aster tripolium</i>
+ <i>Glyceria convoluta</i>	+	<i>Salicornia radicans</i> (Rand)

Wenige Zentimeter höher wird er von einem etwa 2 m breiten Juncto-Trieglochinetum-Streifen abgelöst, der folgende Arten einschließt:

<i>Juncus maritimus</i>		<i>Statice limonium</i>
<i>Carex extensa</i>		<i>Lepturus filiformis</i>
<i>Plantago crassifolia</i>		<i>Agrostis maritima</i>
<i>Dorycnium jordanii</i>		<i>Schoenus nigricans</i>
<i>Phragmites communis</i>		<i>Orchis (laxiflorus?)</i>
<i>Carex distans</i>		<i>Atriplex hastata</i> var. <i>triangulare</i>
<i>Plantago cornuti</i>		<i>Spergularia marginata</i>
<i>Sonchus maritimus</i>		<i>Linum maritimum</i>
<i>Aster tripolium</i>		

Die Breite des Vegetationsgürtels vom Rande des Weingartens bis zum Wasser beträgt nicht mehr als 4—5 Meter.

### Zweite Aufnahme, 7. Mai 1922 (Abb. 3)

Im Verlauf der sieben Jahre von 1915 bis 1922, hat sich die Molluskenzunge auf 4 bis 5 Meter verbreitert und etwas erhöht. Vom Mistral bestrichen, steigt sie auf der Windseite ganz allmählich an, um auf der windabgekehrten Innenseite unvermittelt abrupt in die Bucht abzufallen.

Den Außenrand des Molluskenwalls begrenzt ein schmaler Streifen lockerstehender einjähriger Halophyten der *Salsola soda*-*Suaeda maritima*-Assoziation. Er entspricht dem Herbsthochwasserstand, der die schwimmfähigen Samen längs des Strandes linienartig ablagert. Die Tanganhäufung bleibt vegetationslos.

Das initiale *Salsoleto-Suaedetum* am unteren Rand des Molluskenwalles setzt sich zusammen aus:

3.3 <i>Suaeda maritima</i>	2.1 <i>Salicornia herbacea</i>
2.2.3 <i>Salsola soda</i>	+ 2 <i>Atriplex hastata</i> var. <i>triangularis</i>

Auf diesen Therophytengürtel folgt am flachen Rücken der Molluskenwälle ein buntes Gemisch von Halophyten und nitrophilen Ubiquisten. Am reichlichsten ist darin *Obione portulacoides* vertreten; daneben notieren wir:

<i>Agropyron elongatum</i>	<i>Polygonum aviculare</i>
<i>Lolium rigidum</i> (1 ex.)	<i>Beta maritima</i>
<i>Lepturus filiformis</i>	<i>Spergularia marginata</i>

*Stellaria media* var. *apetala* (1 ex.)

*Lepidium draba*

*Cakile maritima*

*Anacyclus clavatus* (1 ex.)

*Aster tripolium*

Zwischen den sehr zerstreut stehenden Erstbesiedlern haben angeschwemmte *Phragmites*-Rhizone Fuß zu fassen vermocht. Das Ganze

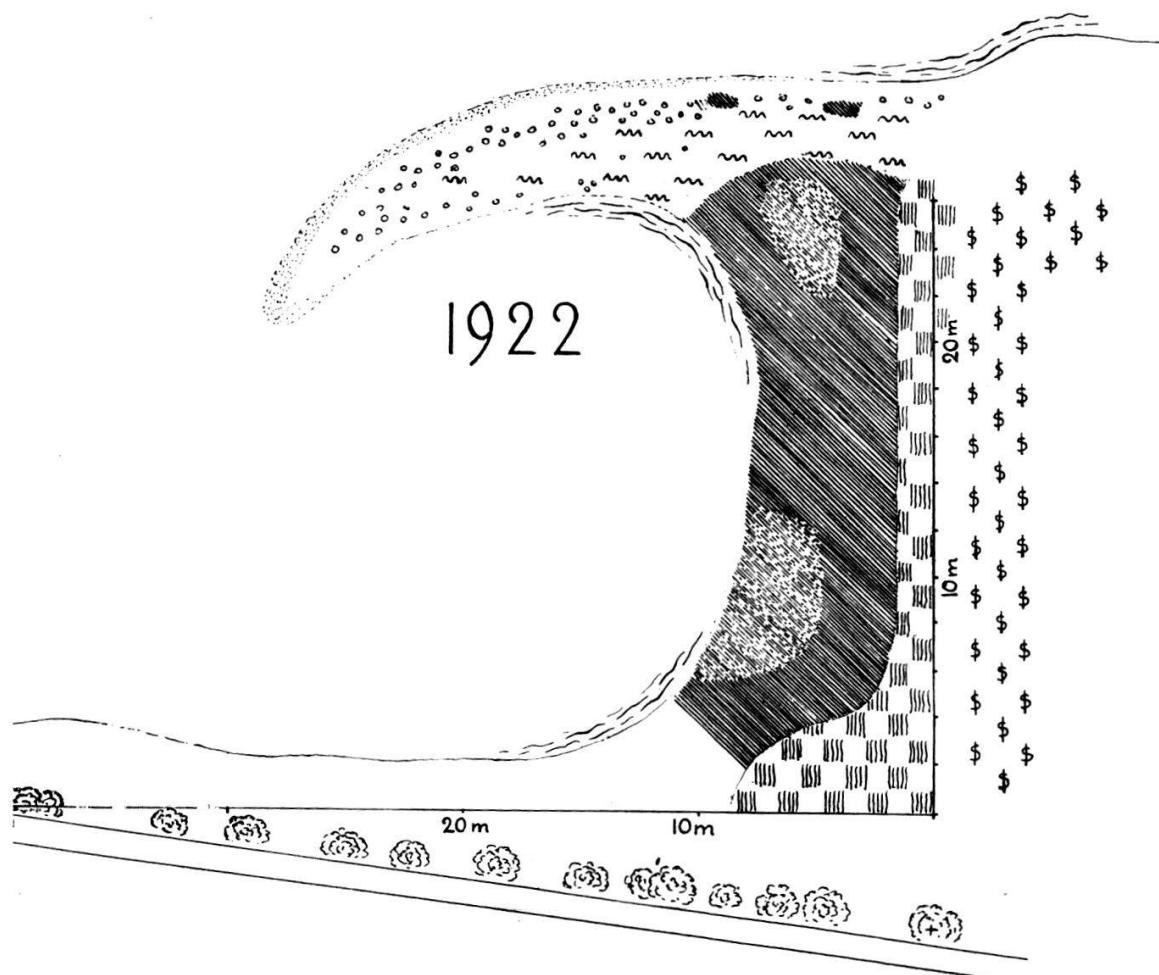


Abb. 3. Aufnahme 1922

bildet ein stark zufälliges Gemisch. Der ordnende Wettbewerb um Raum und Nahrung hat noch nicht eingesetzt. Die oberflächliche Entsalzung der äußerst lockeren, durchlässigen Molluskenunterlage führt an den höchsten Stellen des Walles bereits zum Absterben von *Salicornia fruticosa* und zur Ansiedlung einiger Glykophyten.

*Dritte Aufnahme, 1. Nov. 1926 (Abb. 4)*

Über die niedrige Molluskenzunge hinweg ist viel Mollusken- und Tangmaterial (hauptsächlich *Cardium*-Schalen) in die Bucht einge-

schwemmt worden und hat zur Bildung eines quer durch die Bucht verlaufenden Molluskenwalls Veranlassung gegeben. Die Distanz zwischen Weinberg und Wasserrand hat sich auf 20 Meter vergrößert. Auf der etwas nach Süden einschwenkenden Molluskenzunge haben einige wenige *Salicornia fruticosa*-Sträucher Fuß gefaßt; den Spülrand besäumt

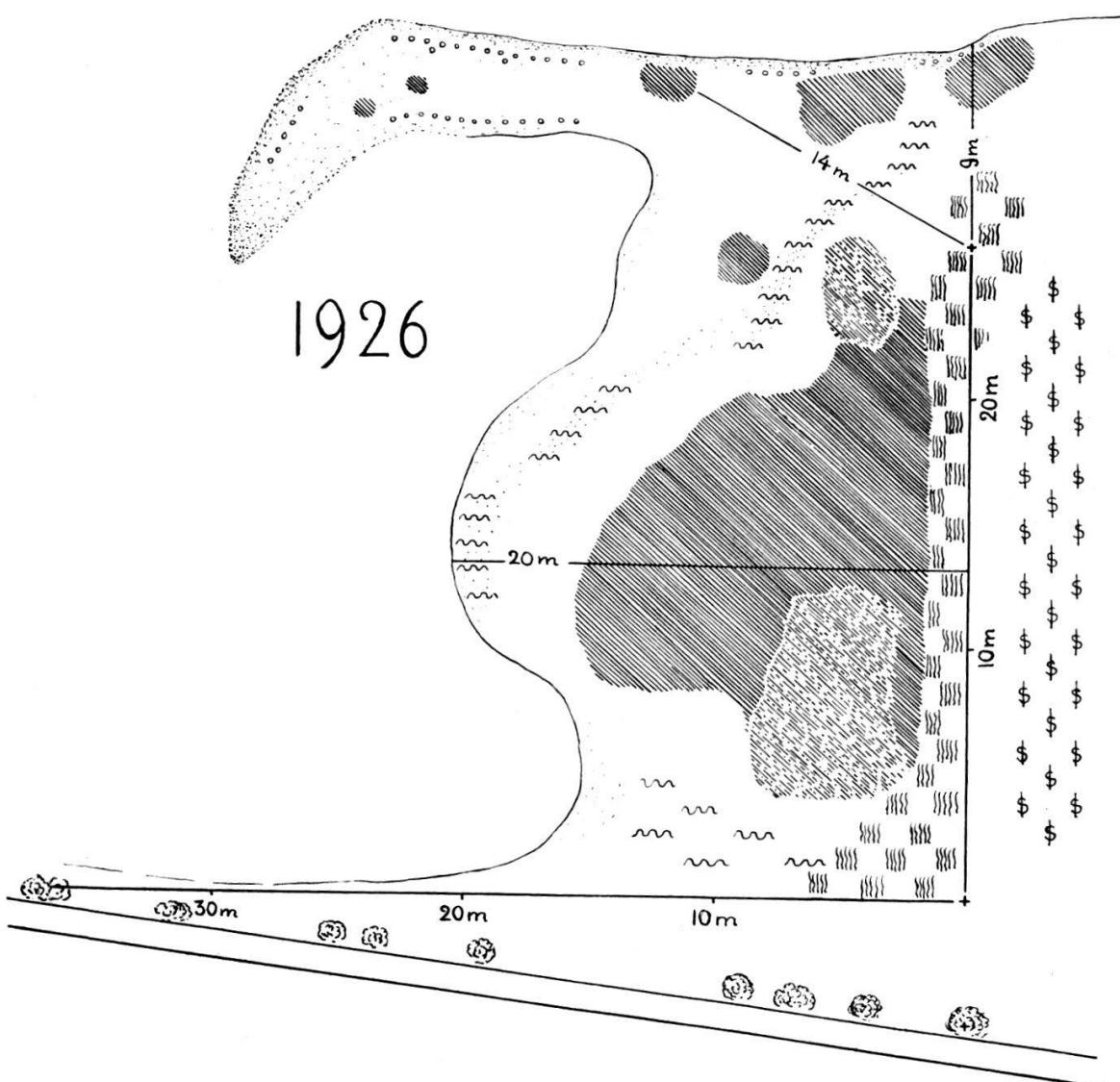


Abb. 4. Aufnahme 1926

die *Salsola soda* - *Suaeda maritima* - Assoziation. Dahinter breitet sich auf den Molluskenerhöhungen *Obione portulacoides* weiter aus und verdrängt die Erstansiedler, während die tiefer liegenden, feuchteren Stellen vom *Salicornia fruticosa*-Bestand eingenommen werden. Von der Landseite her dringen *Juncus maritimus*-Horste in das *Salicornietum* vor.

*Vierte Aufnahme, 12. Mai 1929 (Abb. 5)*

Die Auffüllung der Bucht hat weitere Fortschritte gemacht, so daß der Raum zwischen Wasserrand und Weinberg auf 23 Meter angewachsen ist. Der *Salicornia fruticosa*-Bestand hat erheblich an Ausdehnung gewonnen.

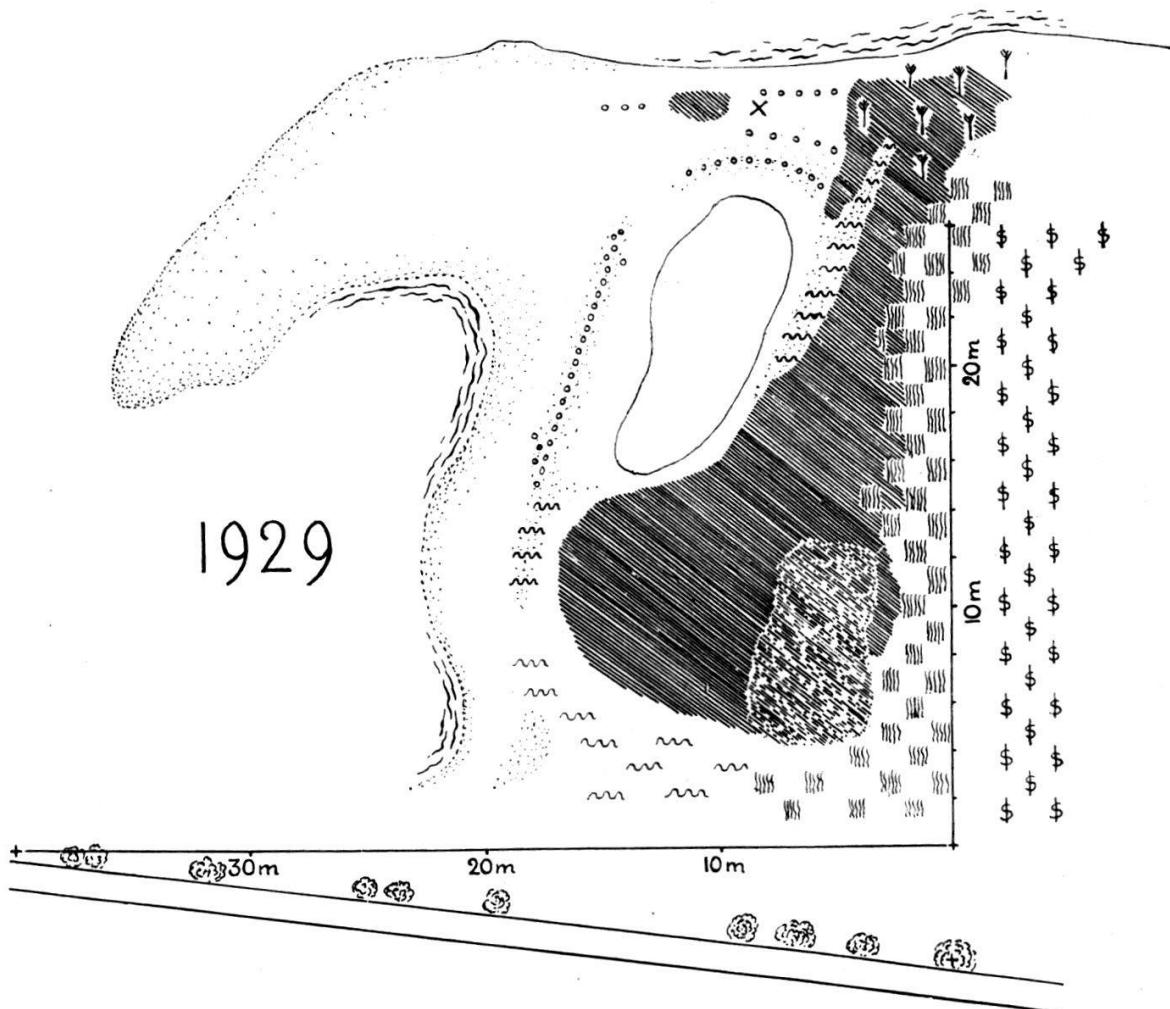


Abb. 5. Aufnahme 1929

Ein zweiter Molluskenwall, von etwas *Obione portulacoides* und einem schmalen *Salsola soda*-*Suaeda maritima*-Streifen gekrönt, führt zur Abschnürung eines Teiles der Bucht und zur Bildung eines größeren Binnen-Tümpels.

Der Schnabel des Molluskenwalls ist breiter geworden, bleibt aber vegetationslos; die 1926 hier vorhandenen Pflanzen sind verschwunden, wohl von einer Molluskenschicht überdeckt.

Eine photographische Aufnahme, die wir Herrn H. JENNY-LIPS verdanken, zeigt die Bucht morgens um neun Uhr bei ruhigem Normalwas-

serstand (Abb. 6). Im Verlauf des Tages setzt heftiger Wind ein und abends wird fast die ganze Fläche vom Wasser überflutet (Abb. 7).

Auf Abbildung 8 tritt der *Salsola soda-Suaeda maritima*-Streifen, der rechts an das etwas höher liegende *Salicornietum fruticosae* anschließt, deutlich hervor.

*Fünfte Aufnahme, 10. Aug. 1940 (Abb. 9)*

Im Laufe der langen Zeitspanne von 1929 bis 1940 hat die Aufnahmefläche bedeutende Veränderungen erfahren.

Die Bucht ist völlig aufgefüllt und, von dem 9,5 m breiten Tümpel abgesehen, verlandet. Der Bodenstreifen vom Weinberg bis zum Wasserrand hat sich auf 38 m verlängert.



Abb. 6. Dauerfläche morgens 9 Uhr am 12. V. 1929. (Phot. H. Jenny-Lips)



Abb. 7. Dasselbe Bild abends 6 Uhr bei heftigem Mistral. (Phot. H. Jenny-Lips)



Abb. 8. Cardium-Wall mit Reihenkeimung von *Salicornia herbacea*. 12. V. 1929.  
Vergl. Abb. 5 oben<sup>1</sup>. (Phot. H. Jenny-Lips)

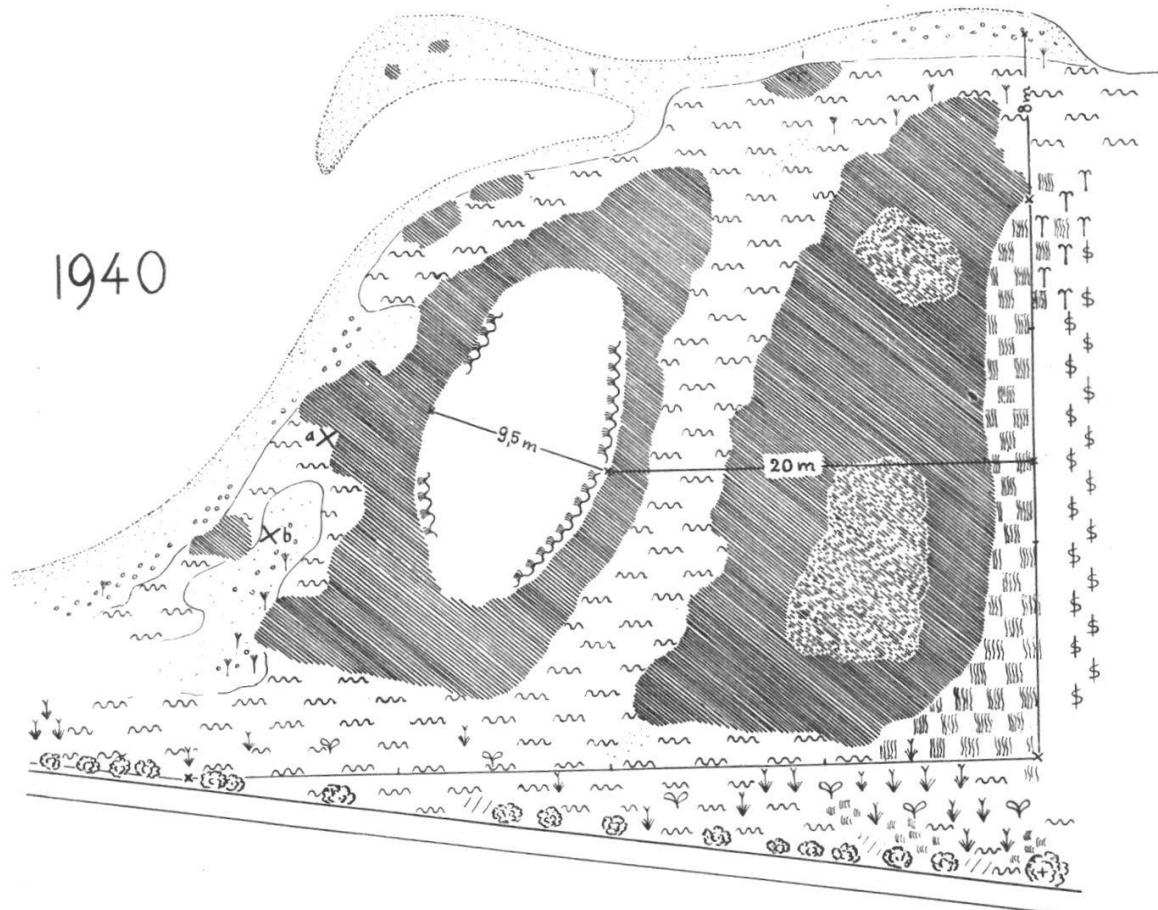


Abb. 9. Aufnahme 1940.

<sup>1</sup> Der Standplatz der Detailbilder auf den Zeichnungen (Abb. 2—5, 9, 12, 14, 15) ist mit einem x bezeichnet.

Auf den zum Teil noch vegetationslosen Molluskenwällen herrscht *Obione portulacoides*, in den Vertiefungen *Salicornia fruticosa*. Den Tümpel besäumt *Salicornia radicans*. Es sind dies Initialstadien der Assoziationen *Salicornietum fruticosae* und *Salicornietum radicans*. Der abgeschnürte Tümpel, von üppigen *Salicornia fruticosa*-Herden umschlossen, ist auf Bild 10 deutlich erkennbar.

Abbildung 11 zeigt den Außenrand der jungen, nur teilweise von Pflanzen bedeckten Molluskenwälle; unten rechts erscheint *Phragmites communis* ssp. *isiacus* im Vordringen.

Im *Obione portulacoides*-Bestand haben sich da und dort *Juncus acutus* und *Statice limonium* eingenistet.

Am Außenrand des Molluskenrückens verläuft ein Tangwall, von



Abb. 10. Dauerfläche mit abgeschnürtem Tümpel. 10. VIII. 1940.  
Vergl. Abb. 9, a (Phot. J. Louis)



Abb. 11. Molluskendünen am Westrand der Dauerfläche. Vergl. Abb. 9, b.  
(Phot. J. Louis)

einem dunklen Streifen des *Salsolo-Suaedetum* begrenzt. Dahinter wird der helle, pflanzenarme Molluskenwall sichtbar. Weiterhin folgen *Obione portulacoides*- und *Salicornia fruticosa*-Bestände. Auf dem Bild ist rechts davon der abgeschnürte Tümpel gerade noch schwach kenntlich.

Der seit Kriegsbeginn sich selbst überlassene Weinberg ist dem vordringenden *Juncion maritim* mit viel *Juncus maritimus*, *Agropyron acutum (pycnanthum)* und etwas *Spartina versicolor* ausgeliefert. Die Reben sind am Absterben.

Der *Juncus maritimus*-Streifen am Ostrand der früheren Bucht hat sich verengt und verdichtet. Die meisten 1915 notierten Begleitarten sind verschwunden. *Spartina versicolor* stellt sich darin ein.

#### Sechste Aufnahme, Januar 1948 (Abb. 12)

Seit 1940 hat ein weiteres starkes Vorrücken der *Cardium*-Anschwemmungen stattgefunden. Der Abstand vom ehemaligen Weingarten bis zum Wasserrand beträgt 44 m.

Der Durchmesser des langsam zuwachsenden Innentümpels ist von 9,5 m auf 8 m zurückgegangen. Während ihn aber Bild 15 vom August 1940 halb ausgetrocknet wiedergibt, finden wir ihn im Januar 1948 mit

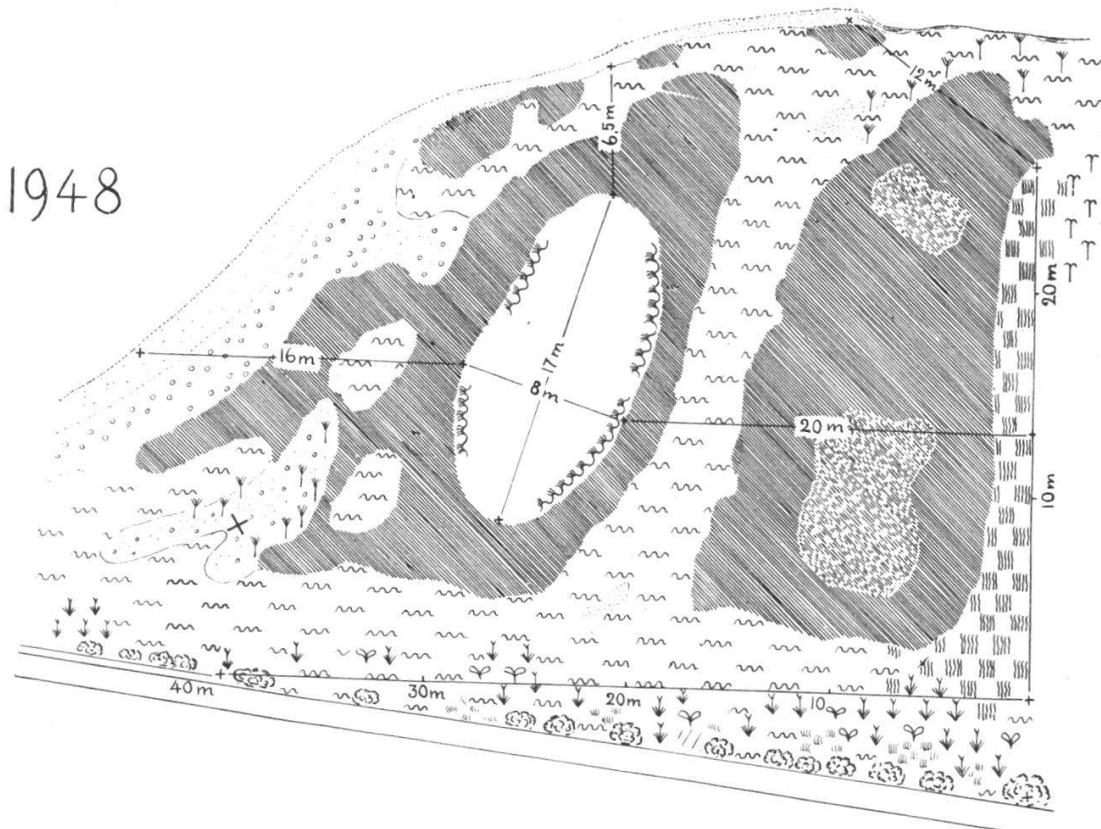


Abb. 12. Aufnahme 1948

Wasser angefüllt (Abb. 13). In seiner Umrandung haben sich *Salicornia radicans* und *Salicornia fruticosa* ausgebreitet. *Juncus acutus* und *Statice limonium* gewinnen im *Obione*-Bestand am Südrand an Boden. Vom Südostrand her drängt der *Juncus maritimus*-Bestand vor; er enthält ganz vereinzelte Exemplare von *Lepidium latifolium*, *Aster tripolium* und etwas *Lepturus filiformis*.



Abb. 13. Salicornietum in der Tümpelumrandung der Dauerfläche. 18. 1. 1948.  
Vergl. Abb. 12. (Phot. Cl. Mathon)

Die Vegetationsdecke hat ganz allgemein an Dichte und Üppigkeit gewonnen.

Hinter dem ersten, pflanzenlosen *Cardium*-Wall keimen Massen von *Salsola soda*, *Suaeda maritima*, *Salicornia herbacea*. Die *Salsola soda* - *Suaeda maritima*-Assoziation setzt sich hier zusammen aus:

4.5 <i>Salsola soda</i>	1.1 <i>Phragmites communis</i> ssp.
3.4 <i>Suaeda maritima</i>	<i>isiacus</i>
2.2 <i>Salicornia herbacea</i> ssp. <i>emerici</i>	r <i>Obione portulacoides</i>
	r <i>Statice limonium</i>

Die Firste der höchsten *Cardium*-Wälle haben während der Regenzeit ihren Salzgehalt eingebüßt. *Obione portulacoides*, obwohl reichlich vorhanden, kümmert, von *Salicornia fruticosa* findet sich ein einziges Sträuchlein. Für die Bodenauswaschung der obersten Schicht zeugt die Überhandnahme der salzmeidenden Unkräuter:

3.3 <i>Stellaria media</i> ssp. <i>apetala</i>	1.1 <i>Sinapis incana</i>
2.2 <i>Galium aparine</i>	1.1 <i>Sonchus oleraceus</i>
2.1 <i>Lagosseris sancta</i>	+ <i>Cerastium glomeratum</i>
2.1 <i>Senecio vulgaris</i>	+ <i>Geranium molle</i>
	+ <i>Lamium amplexicaule</i>

Sie nehmen den größten Teil eines *Cardium*-Buckels von 6 m<sup>2</sup> Umfang in Anspruch, wurzeln aber sehr oberflächlich. Moose oder Flechten fehlen.

Im anstoßenden ehemaligen Weingarten sind die meisten Rebstöcke abgestorben. Der tiefgründige, lockere Boden wird von *Spartina versicolor*, *Juncus maritimus* und *Agropyron acutum* in Beschlag genommen. Auch *Phragmites isiacus*, *Dorycnium jordani* und andere Begleiter des *Juncion maritimi* haben sich ausgebreitet, wogegen die Unkräuter des *Diplotaxidetum* der ehemaligen Rebenkultur verschwunden sind.

*Siebente Aufnahme, 6. Mai 1950*

Der *Juncus maritimus*-Bestand am Ostrand wird von *Spartina versicolor* stark bedrängt. Die Art gewinnt auch im ehemaligen Weingarten an Ausdehnung und überwächst *Juncus maritimus*.

Den Obionebestand nächst der Tamariskenhecke durchsetzen die straffen, stechenden, bis über meterhohen *Juncus acutus*-Horste.

*Achte Aufnahme, November 1952 (Abb. 14)*

Am Molluskenstrand haben *Suaeda maritima*, *Salsola soda* und *Salsicornia herbacea* streifenartig angeordnet und getrennt voneinander, gekeimt, was auf zeitlich abweichende Wasserverfrachtung der Samen hindeutet.

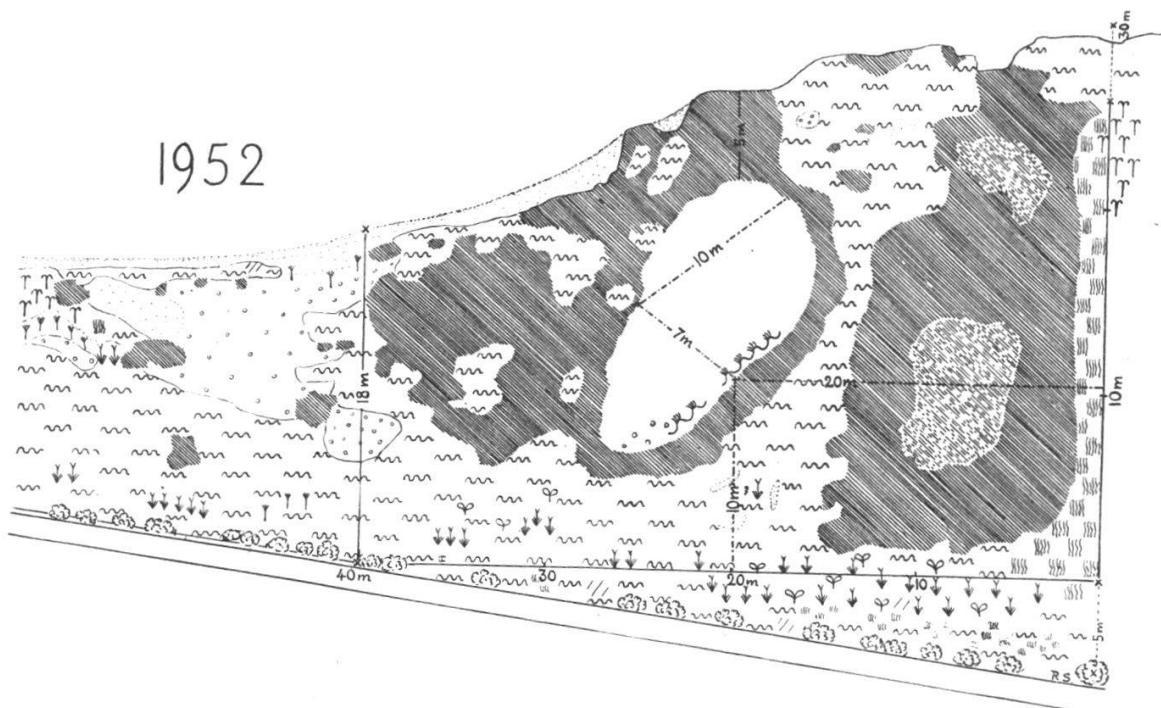


Abb. 14. Aufnahme 1952

Vom Wasser bis zum Molluskenwall lassen sich fünf Gürtel unterscheiden:

Ein pflanzenloser Algenschwemmgürtel von 1—2 m Breite, ein 1 bis 1,5 m breiter Streifen mit vorherrschender *Suaeda maritima*, dahinter ein etwa 2 m breiter *Salsola soda*-Gürtel und hierauf ein ebenso breiter *Salicornia herbacea*-Streifen. Den Wallrücken krönt *Obione portulacoides*.

Im Bodenprofil des Strandwalls sind Art und Herkunft des Schwemmmaterials ablesbar. Sechs Schichten können auseinandergehalten werden:

1. Eine 5 cm mächtige, hellbraune Schwemmschicht aus *Ruppia* und verschiedenen Algen, vor allem *Ulva lactuca*, von *Obione* gut durchwurzelt mit lebhafter biologischer Aktivität.
2. 10—15 cm hellgraue Schicht aus im Zerfall begriffenen Mollusken, hauptsächlich *Cardium*-Schalen, von zahlreichen Obionewurzeln durchzogen. Karbonatgehalt 88%.
3. 2 cm dunkelbraungraue Schwemmschicht von organischem Material mit Mollusken durchmischt, durchwurzelt. Karbonatgehalt 64%.
4. 5—6 cm Mollusken-, zumeist *Paludestrina*-Reste. Karbonatgehalt 68%.
5. 7—12 cm Lagunenschlamm mit spärlichen Molluskenresten, schwach durchwurzelt, Karbonatgehalt 32%.
6. Unterhalb 40 cm beginnen die Rostflecken des Gleyhorizontes. Der nasse, schwach sandige, tintenschwarze Boden aus Lagunenschlamm hat Schwefelgeruch. Die biologische Aktivität ist stark herabgesetzt, wenige Wurzelspitzen von *Obione* sind erkennbar. Karbonatgehalt 18%.

#### *Neunte Aufnahme, 8. März 1958 (Abb. 15—18)*

Bei der letzten Aufnahme am 8. März dieses Jahres mußten wir leider feststellen, daß sich der menschliche Einfluß in allerjüngster Zeit auch auf unsere Beobachtungsfläche ausgedehnt hat. Die beiden Vertiefungen hinter den Molluskenwällen sind mit ausgerissenen toten *Juncus maritimus*-Pflanzen angefüllt und ausgeebnet worden.

Der unweit unserer Dauerfläche errichtete Campingplatz von Palavas scheint der natürlichen Weiterentwicklung der Vegetation wenig günstig. Schon jetzt ist das stürmische Meer über ein durch menschliche Dünenbeschädigung entstandenes temporäres Grau eingedrungen und hat im angrenzenden früheren Weingarten eine dünne Schicht von Dünen sand mit Ammophilionarten wie *Pancratium maritimum*, *Matthiola sinuata*, *Anthemis maritima*, *Silene italica* abgelagert.

Der Spülsaum der Untersuchungsfläche hat gegen Westen auf Kosten des Etangs an Breite gewonnen, so daß jetzt der Raum zwischen Tamarixhecke und Etang, 40 m vom ehemaligen Weinberg entfernt, 20 m beträgt. Die frühere Einbuchtung ist nicht mehr erkennbar (Abb. 16).

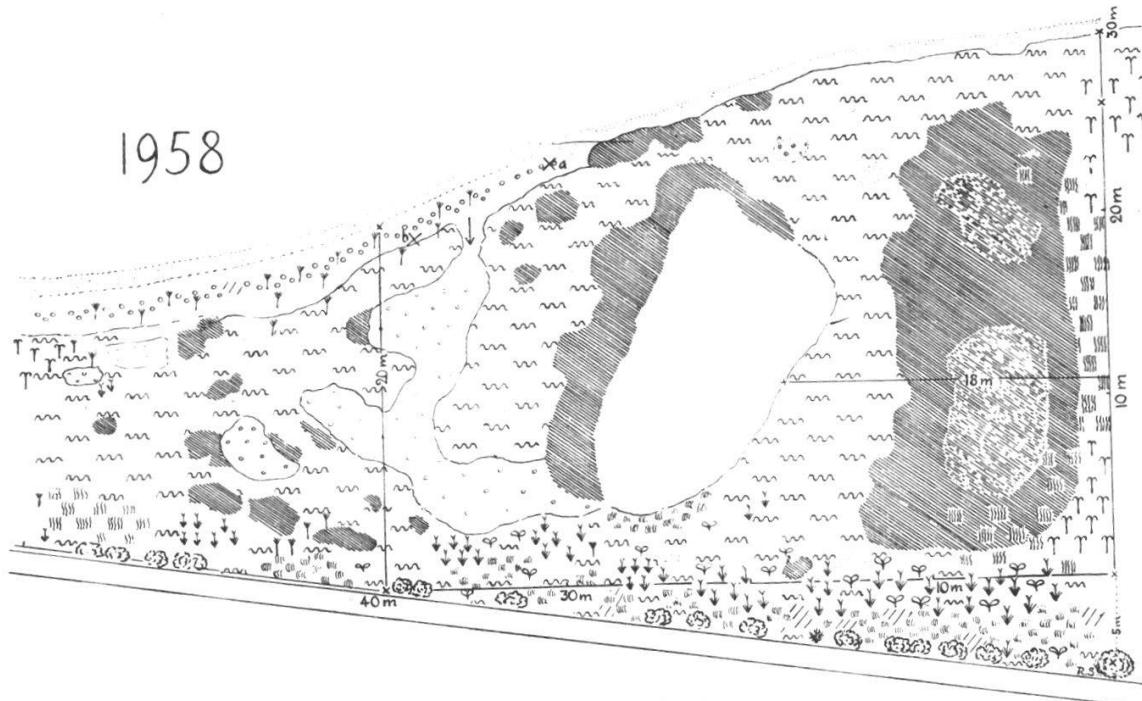


Abb. 15. Aufnahme 1958

Bei heftigem Mistral wird immer noch Spülmaterial, vor allem die schwimmfähige *Ulva lactuca*, über die Cardiumwälle hinweg eingeschwemmt.



Abb. 16. Gesamtbild der Untersuchungsfläche am 8. März 1958. (Phot. Sutter)

Auch stellenweise Überdeckung der bereits gefestigten Vegetationsdecke mit Molluskenmaterial findet statt. So sind die *Salicornia fruticosa* und *Obione*-Flächen westlich des Binnentümpels (s. Abb. 3 ) teilweise eingesargt und von der *Sal sol a s o d a - S u a e d a m a r i - t i m a*-Assoziation ersetzt worden.



Abb. 17. Cardium-Wall mit schwach erodiertem *Salicornietum fruticosae* (östlicher Strandteil der Dauerfläche. 8. III. 1958). Vergl. Abb. 15, a. (Phot. Sutter)



Abb. 18. Akkumulationstrand mit viel *Paludestrinaschalen*. Vorn (links) *Salsoleto-Suaedetum* mit schwächlichen sterilen *Phragmitesstengeln*. Rechts *Obione-Subassoziation* des *Salicornietum fruticosae*. 8. III. 1958. Vergl. Abb. 15, b. (Phot. Sutter)

Weitere Vegetationsänderungen sind besonders gegen die *Tamarix*-hecke hin festzustellen, wo *Juncus acutus*, *Statice limonium* und *Agropyron acutum (pycnanthum)* an Boden gewonnen haben und *Lepturus filiformis* hellgrüne Rasenflecken bildet. Am Ostrand breitet sich *Spar-*

*tina versicolor* auf Kosten von *Juncus maritimus* weiter aus; zwischen den Tamarixbüschchen hat sich ein *Suaeda fruticosa*-Strauch festgesetzt.

Sehr auffällig ist das Massenauftreten einer schon am 8. März fruchttenden, zentimeterhohen Miniaturform von *Hutchinsia procumbens* im Obionebestand und auf den hervorragenden kahlen Molluskenhöckern dazwischen. In ihrer Begleitung wachsen *Galium aparine* sowie vereinzelte Rosetten von *Sonchus oleraceus*, *Plantago coronopus* und *Sagina maritima*. Am Spülzaum hat sich *Phragmites isiacus* vegetativ stark ausgedehnt, doch verlaufen die Rhizome ganz oberflächlich und die Pflanze bleibt äußerst kümmerlich.

Das Profil eines alten Molluskenwalles, am 8. März untersucht, zeigt folgende Schichtung:

- 14 cm verwitternde, trockene Molluskenschalen (*Cardium* und *Patulastrina*; 100% Karbonat).
- 12—14 cm grausandig-lehmige Feinerde mit Molluskenschalen vermischt, gut durchwurzelt, nach unten erste kleine Rostflecken sichtbar; 38% Karbonat.
- 6—8 cm starkdurchfeuchtete, sandige Feinerdeschicht ohne Mollusken, hellgrau, mit großen dunkelbraunen Rostflecken und ganz vereinzelten Wurzelspitzen; 27% Korbonat.
- 40 cm durchnässte, dunkelgraue, sandige Feinerde; 26% Karbonat.

\*

Vom Februar bis Juli 1953 wurde die Beobachtungsfläche von Fr. Dr. WIKUS allmonatlich besucht, um den Wasser-, Salz- und Kalkgehalt des Bodens in den verschiedenen Assoziationen oder Assoziationsfragmenten festzustellen.

Die entsprechenden Zahlen und Kurven folgen anbei. Die Proben wurden 3—10 cm unter der Bodenoberfläche entnommen und stets auf dieselbe Art behandelt. Daten der Probenentnahme: 24. Februar, 24. März, 25. April, 21. Mai, 25. Juni, 30. Juli 1953.

Monatlicher Niederschlag in Fréjorgues (mm) 1953	Wassergehalt des Bodens in %			NaCl-Gehalt des Trockenbodens in %			Karbonengehalt in %		
	Salic. frutic. Subass. Obione	Salso-leto-Suaede-tum	Salic. frutic. Typus	Salic. frutic. Subass. Obione	Salso-leto-Suaede-tum	Salic. frutic. Typus	Salic. frutic. Subass. Obione	Salso-leto-Suaede-tum	Salic. frutic. Typus
II. 5,2	47,3	23,0	67,8	10,6	5,1	17,6	32	39	30
III. 38,5	37	18,2	49,5	3,2	2,7	11,4	24	49	15
IV. 28,2	11,8	22,3	66,0	5,9	7,9	15,0	70	78	19
V. 15,8	8,6	38,3	67,0	14,8	12,7	24,5	61	69	18
VI. 65,7	13,0	44,6	60,0	4,8	8,8	18,7	83	75	55
VII. 5,8				15,4	12,1	13,3			
Mittel	28,5	29,3	62	9,1	8,2	16,7	54	62	28

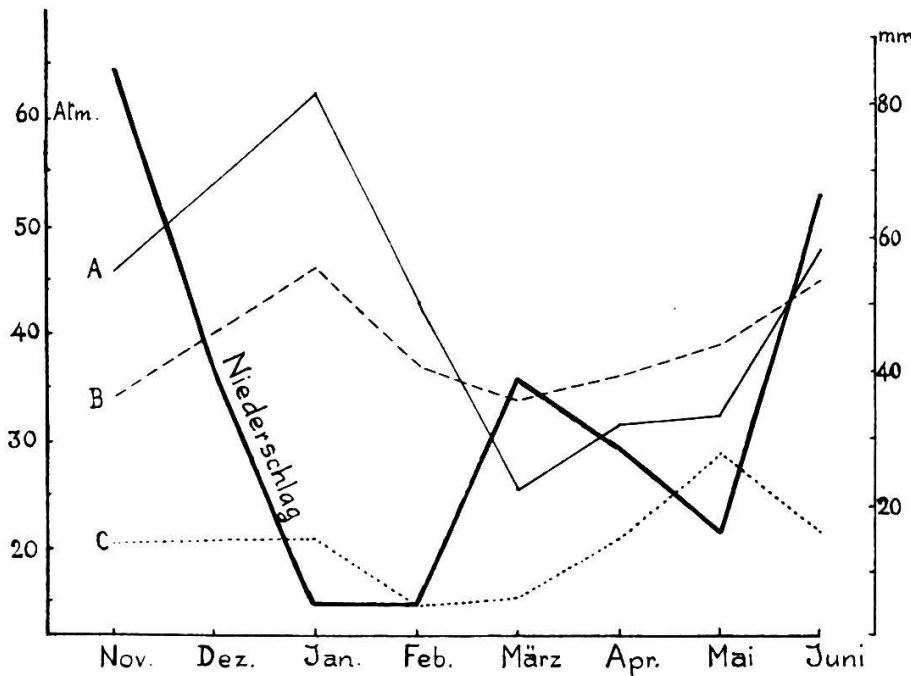


Abb. 19. Osmotischer Druck

- A Obione portulacoides
- B Salicornia fruticosa
- C Juncus maritimus

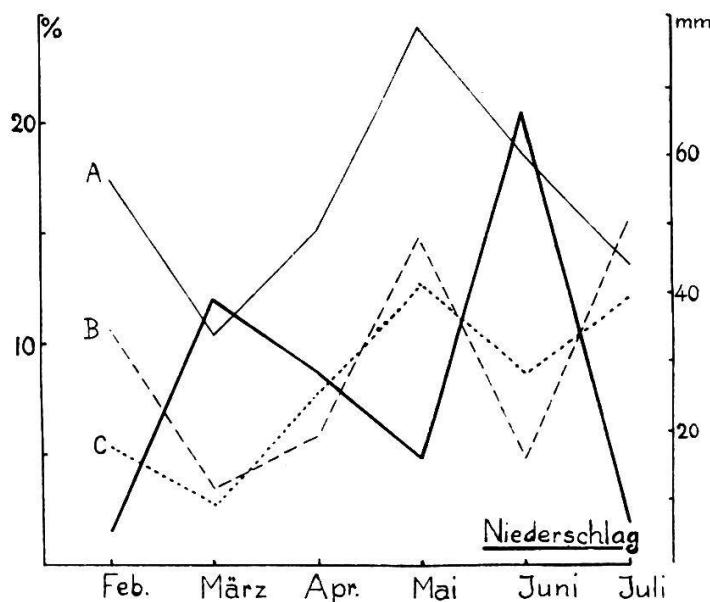


Abb. 20. NaCl-Gehalt vom Februar bis August 1953

- A Salicornietum fruticosae, Typus
- B Salicornietum fruticosae, Subass. von Obione portulacoides
- C Salsoleto-Suaedetum maritimi

Der NaCl-Gehalt ist stark von den Niederschlägen abhängig. Nach der Trockenperiode zu Beginn des Jahres, im Februar, erreicht er einen bedeutend höheren Wert als im regnerischen März und im April, um mit der Trockenheit im Mai von neuem anzusteigen. Auf die hohen

Niederschläge des Juni (65,7 mm) folgt erneut eine starke Abnahme des Salzgehaltes, der erst gegen den Hochsommer im Juli wieder zunimmt.

Der mittlere Kochsalzgehalt des Bodens ist im *Salicornietum fruticosae* mindestens doppelt so hoch, als in den beiden andern Assoziationen. Nach Regenperioden kann er sogar in den weniger durchlässigen Böden auf das Vierfache ansteigen.

Die stärksten monatlichen Schwankungen des Salzgehaltes ergeben, wie nicht anders zu erwarten, die Assoziationen der lockeren, durchlässigen Molluskenwälle, das obionereiche *Salicornietum fruticosae* und das *Salsoleto-Suaedetum maritimi*, worin auch die Bodenfeuchtigkeit die größten Ausschläge anzeigt. Geringere Ausschläge ergibt das *Salicornietum fruticosae typicum*, dessen Wurzelspitzen bis in das Grundwasser hinabreichen.

Im *Salicornietum radicans*, das ständig mit dem Lagunenwasser in Berührung bleibt, hat der wasserdurchtränkte Boden einen dauernd hohen Salzgehalt, der zwischen 12% (März) und 33% (Mai) schwankt.

Die Kurven des zeitlich wechselnden Salzgehaltes im Boden der drei Halophytengesellschaften *Salicornietum fruticosae typicum*, Subassoziation mit *Obione* und *Salsoleto-Suaedetum* zeigen ein schönes Zusammengehen (Abb. 20) und lassen das Zusammenfallen der Niederschlagsmaxima im März und im Juni mit den Minima des Salzgehaltes und jene des Regenminimums vom Mai mit dem parallel verlaufenden Salzmaximum deutlich hervortreten.

Eine Bodenprobe aus dem Molluskenwall mit *Obione*, am 25. Juni mit den Kopeckyzylinder untersucht, ergab 46,8% Luftgehalt, also bedeutend mehr als im *Salicornietum fruticosae typicum*, wo der mittlere Luftgehalt nach ADRIANI (1945, p. 161) 33% beträgt.

Der Kalkgehalt ist in allen diesen Böden sehr hoch, geht aber mit zunehmender Verwitterung des anorganischen und organischen Schwemmmaterials stark zurück. Bei weiter fortgeschrittener Entwicklung und steigendem Humusgehalt sinkt der Karbonatgehalt bis auf 15%.

Die Böden der untersuchten Gesellschaften, nach abnehmendem Kalkgehalt angeordnet, zeigen gleichzeitig den fortschreitenden Verwitterungsgrad des Schwemmbodens an:

Mittelwerte des Kalkgehaltes bei 5—10 cm Bodentiefe.

<i>Salsoleto-Suaedetum sodae</i>	51%
<i>Obione-Subass. des Salicornietum fruticosae</i>	45%
<i>Salicornietum radicans</i>	32%
<i>Salicornietum fruticosae typicum</i>	28%

Mit dem Fortschreiten der Bodenbildung geht natürlich auch eine Änderung in den Dimensionen der Bodenteilchen, ihre Zerkleinerung,

Hand in Hand, was mittels der Schlämmanalyse nach Atterberg gezeigt werden kann. Je eine Bodenprobe bei 3—10 cm Tiefe aus zwei der bodenphysikalisch am stärksten abweichenden Assoziationen entnommen, ergibt:

Korngrößen		im Suadeto-Salsoletum sodae	im initialen Salicornietum fruticosae typicum
Grobkies (mehr als 20 mm Korndurchmesser)	Bodenskelett	6,7%	.
Kies (2—20 mm)		19,2%	4,0%
Grobsand (0,2—2 mm)		71,2%	22,6%
Feinsand (0,02—0,2 mm)		2,9%	29,2%
Schluff (0,002—0,02 mm)	Feinerde	.	33,9%
Kolloidton (weniger als 0,002 mm)		.	10,3%

Die groben Kornfraktionen sind stark vertreten, um so stärker, je mehr das *Cardium*-Material überwiegt.

Die Zerkleinerung der groben Bestandteile geht verhältnismäßig rasch vonstatten; Tonbildung ist aber nur in den von Algen und *Salicornia*-Arten bewohnten, ständig oder doch oft unter Wasser stehenden und vom Etang abgetrennten Tümpeln nachweisbar. Es sind dies die Standorte des *Salicornietum fruticosae* und *S. radicans*.

Die jungen Molluskendünen mit *Obione portulacoides* bestehen größtenteils aus Grobsand (71,2%), dessen Anteil im *Salicornietum fruticosae* auf 22% zurückgeht. Der Boden dieser Assoziation enthält zur Hauptsache Schluff (33,9%).

Fräulein WIKUS bestimmte auch vom November 1952 bis zum Juli 1953 den osmotischen Wert einiger wichtiger, in die Vegetationsentwicklung eingreifender Halophyten. Ihre Ergebnisse sind hier zusammengestellt. Über die Methodik vergl. H. WALTER (1931).

#### Osmotischer Druck (Atmosphären)

	Obione portulacoides	Salicornia fruticosa	Statice limonium	Juncus maritimus	Spartina versicolor
21. XI. 52	46,2	34,3	28,1	20,7	—
27. I. 53	62,4	46,5	39,1	20,9	40,7
24. II. 53	42,7	37,2	31,7	15,0	22,6
24. III. 53	25,8	34,1	20,9	15,9	16,1
25. IV. 53	31,7	36	35,7	21,4	21,1
21. V. 53	32,4	39,1	26,7	29,0	19,5
25. VI. 53	47,7	45	34,9	21,9	21,4

*Salsola soda*, am 24. März untersucht, ergab einen Wert von 15,4 Atmosphären.

Aus den Messungen geht die Abhängigkeit des osmotischen Wertes von den Niederschlägen und dem Salzgehalt des Bodens klar hervor. *Obione* reagiert auf die Wintertrockenheit durch ein starkes Ansteigen des osmotischen Wertes, der nach den Märzregen zurückgeht, um gegen den Sommer wieder anzusteigen (s. Abb. 19). *Juncus maritimus* und auch *Spartina versicolor* reagieren den Niederschlägen gegenüber weniger empfindlich.

Wie schon ADRIANI (1945) betont, erreichen die Xerohalophyten durchwegs höhere osmotische Werte, als die weniger xerischen Pflanzen. Unter den von ihm untersuchten Halophyten zeigt der ausgesprochene Xerophyt *Obione portulacoides* maximale Werte, im September bis 110 Atmosphären. Diese Feststellung stimmt mit unseren Untersuchungen überein. *Obione* erreicht den höchsten Wert; da aber die Untersuchungsreihe schon im Juni abbricht, ist mit 62 Atmosphären das Jahresmaximum der Art zweifellos noch lange nicht erreicht.

Je niedriger der osmotische Wert ist, desto günstiger sind die Hydraturverhältnisse, je höher der osmotische Wert, desto ungünstiger liegen die Verhältnisse.

Es wird somit verständlich, daß *Obione* als einzige ausdauernde Pflanze die äußerst ungünstigen Feuchtigkeitsverhältnisse der jungen Molluskenwälle, die im Hochsommer völlig trocken liegen, ohne großen Schaden zu ertragen vermag.

Welche allgemeineren Schlüsse lassen sich aus unserem Sukzessionsexperiment ableiten.

1. Die Lagunenverlandung wird in erster Linie durch den Wind gefördert, der die Unterlage schafft, worauf sich die Vegetation ansiedeln und weiterentwickeln kann. Im Verlauf von 43 Jahren hat sich die Untersuchungsfläche auf Kosten des Etangs, durch Anschwemmung von Molluskenschalen und Tang, von etwa 100 m<sup>2</sup> auf über 1200 m<sup>2</sup> vergrößert, was einem jährlichen Zuwachs von etwa 26 m<sup>2</sup> gleichkommt.
2. Die gesetzmäßige, durch Klima und Bodenbildung vorgezeichnete Entwicklungstendenz leitet von ausgesprochen halophilen zu salztragenden und schließlich zu salzmeidenden Gesellschaften. Diese Entwicklung geht aber nicht ohne zeitweilige Rückschläge unter Vernichtung des bereits Geschaffenen vor sich.
3. Dem neu gebildeten Schwemmboden entsprechen drei Hauptstandorte: a) der den Etang begleitende Spülraum; b) die trockenen Molluskenwälle und c) die feuchten Depressionen dazwischen und dahinter.

4. Den Spülsaum der Akkumulationsküste besetzt die ephemere Pioniergesellschaft des *Salsoleto-Suaedetum*, die von pflanzenlosen Stellen unterbrochene Vegetation der Molluskenwälle der halbstrauchige *Obione*-Bestand (*Salicornietum fruticosae obionetosum*) (Abb. 17 u. 18). In den feuchteren Vertiefungen setzen sich *Salicornia radicans* und *Salicornia fruticosa* fest.
5. Die Sukzession endigt an Ort und Stelle beim fragmentarischen, artenarmen *Junceto-Triglochinetum*, und zwar folgt auf den *Obione*-Bestand eine *Juncus acutus*-Variante, auf den feuchteren *Salicornia*-Bestand (*Salicornietum radicans*, *S. fruticosae*) die von *Juncus maritimus* beherrschte Subassoziation, worin sich *Spartina versicolor* mehr und mehr ausbreitet. Landeinwärts sind Mischbestände und noch unausgeglichene Gesellschaften des *Juncion maritimi* ausgebildet. Über die Weiterentwicklung des *Junceto-Triglochinetum* ist in der Arbeit von BR.-BL. und von RAMM (1957) das Nötige gesagt.
6. Der von den Niederschlägen beeinflußte Salzgehalt der untersuchten Gesellschaften variiert im Laufe des Jahres beträchtlich. Er ist am höchsten im ständig mit dem Grundwasser in Berührung stehenden *Salicornietum radicans* (12—33%), etwas geringer im höher gelegenen *Salicornietum fruticosae* (11,4—24,5%) und am geringsten in den zwei Gesellschaften der durchlässigen Molluskenwälle (2,7—15,4%). Die oberflächliche Regenauswaschung kann im *Obione*-Bestand soweit führen, daß sich eine salzmeidende Thero-phytengesellschaft ansiedelt.
7. Schon 1916 sieht CLEMENTS (p. 423) das Ideal einer Sukzessionsuntersuchung in der langfristigen, mit Experimenten über die Gesellschaftsfunktion gekoppelten Dauerbeobachtung. Aber die Schwierigkeiten aller Art, die der Durchführung dieser Idee entgegenstehen, haben sie kaum je zur Verwirklichung bringen lassen. Wir sind schon froh, den tatsächlichen Sukzessionsverlauf in großen Zügen, mit ökologischen Untersuchungen gepaart, geben zu können.

### *Literatur*

ADRIANI, M. J.: Sur la phytosociologie, la synécologie, et le bilan d'eau des Halophytes de la région néerlandaise méridionale, ainsi que de la Méditerranée française. SIGMA. Comm., 88, 1945.

BRAUN-BLANQUET, J. und de RAMM, Cl.: Contribution à la connaissance de la Végétation du littoral méditerranéen, Les près salés du Languedoc méditerranéen. SIGMA. Comm., 139, 1957.

BRAUN-BLANQUET, J. und WALTER, H.: Zur Ökologie der Mediterranpflanzen. SIGMA. Comm., 8, 1931.

CLEMENTS, F. E.: Plant Succession. Carnegie Inst. Publ., 242. Washington 1916.

FURRER, E.: Vegetationsstudien im Bormiesischen. Vierteljahrsschrift der Naturf. Ges. in Zürich 1914.

LÜDI, W.: Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. Beitr. zur geobot. Landesaufnahme der Schweiz, 9, 1921.

PAVILLARD, J.: Recherches sur la flora pélagique (Phytoplankton) de l'Etang de Thau. Montpellier 1905.

SIEGRIST, R.: Die Auenwälder der Aare, mit besonderer Berücksichtigung ihres genetischen Zusammenhangs mit andern flußbegleitenden Pflanzengesellschaften. Aarau 1913.

WALTER, H.: Die kryoskopische Bestimmung des osmotischen Wertes bei Pflanzen. Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmeth., Abt. XI, Teil 4. 1931.