

Bestimmung biogeomorphologischer Rückkopplung zwischen Pflanzen und Sedimentation

Julia Bass¹ und Michael Kleyer²

¹ Universität Ulm, Institut für Evolutionsökologie und Naturschutzgenomik, julia-1.bass@uni-ulm.de

² Carl von Ossietzky Universität Oldenburg; Landscape Ecology Group Institut für Biologie und Umweltwissenschaften (LÖK)

Zusammenfassung

Die Halligen vor der Schleswig-Holsteinischen Festlandküste sind von großer soziokultureller und ökologischer Bedeutung. Gleichzeitig sind sie besonders durch einen steigenden Meeresspiegel bedroht, da sie größtenteils nur knapp über dem mittleren Tidehochwasser liegen und keine Möglichkeit der landwärtigen Migration haben. Die einzige Möglichkeit für ein langfristiges Fortbestehen der Halligen ist eine ausreichende Sedimentdeposition und ein daraus resultierendes Aufwachsen der Hallig-Salzwiesen. Die Veränderung der Oberflächenhöhe resultiert aus dem Höhenzuwachs durch Sedimentation und der Höhenabnahme durch Erosion und Verdichtung. Diese Prozesse werden durch abiotische und biotische Faktoren beeinflusst – die Interaktionen sind aber noch nicht ausreichend verstanden. Wir untersuchen mit Hilfe von multiplen Regressionsanalysen wie die Rauheit der Vegetation und die Entfernung zur Halligkante den Aufwuchs der Halligen beeinflussen. Die Analysen zeigten, dass die ausgeprägten lokalen Unterschiede im Aufwuchs der Hallig-Salzwiesen durch die Entfernung zur Halligkante und die Höhe der Vegetation erklärt werden konnten. Den höchsten Aufwuchs gab es nahe der Salzwiesenkante in hoher Vegetation. Diese Ergebnisse legen nahe, die Vegetation in Modellierungen zu den Entwicklungen der Salzwiesen zu berücksichtigen und die Vegetation als zusätzlich Möglichkeit der Regulation der Sedimentation zu nutzen.

Schlagwörter

Salzwiesen, traits, Sedimentaufwuchs, Sedimentation, Aufwuchs, Rauheit, biologische Merkmale

Summary

The Halligen off the mainland coast of Schleswig-Holstein are of great socio-cultural and ecological importance. At the same time, they are particularly threatened by rising sea levels, as they are mostly only just above the mean high tide and have no possibility of landward migration. The only possibility for a long-term survival of the Hallig is a sufficient accretion of the Hallig salt marshes. The change in surface elevation results from a positive surface elevation change through sedimentation and a negative surface elevation change through erosion and compaction. These processes are influenced by abiotic and biotic factors. However, the interactions are not yet sufficiently understood. Therefore, we use multiple regression analyses to investigate the effect of vegetation roughness and distance to the Hallig edge on salt marsh accretion. The analyses

showed that there are pronounced local differences in accretion rates on Hallig salt marshes. These can be explained by distance to the Hallig edge and vegetation height. The highest accretion rates were found near the salt marsh edge in high vegetation. These results suggest that vegetation should be considered when modelling the development of the salt marshes under climate change scenarios. It also shows that vegetation could be used as an additional factor to regulate sedimentation and thus promote long-term adaptation of the Hallig salt marshes.

Keywords

salt marsh, accretion, sediment accumulation, sedimentation, roughness, traits, biological properties

1 Einleitung

1.1 Salzwiesen im Klimawandel

Salzwiesen sind weltweit durch einen steigenden Meeresspiegel bedroht (Murray et al. 2014, Watson et al. 2017). Der Weltklimarat IPCC (in press) sagt einen Anstieg des mittleren Meeresspiegels von 0,29 m bis 1,1 m bis zum Ende dieses Jahrhunderts voraus. Dies würde im gleichen Zeitraum zu einem Verlust von 20 bis 50 % der weltweiten Salzwiesen führen (Craft et al. 2009, McFadden et al. 2007). Besonders gefährdet sind die Salzwiesen der nordfriesischen Halligen, kleine Marschinseln, die größtenteils nur knapp über dem mittleren Tidehochwasser (MThw) liegen (Schindler et al. 2014a). Während historisch gesehen Salzwiesen auf den Anstieg des Meeresspiegels mit Aufwuchs und/oder einer landwärtigen Migration reagiert haben (Donnelly und Bertness 2001), werden die Halligen nur fortbestehen können, wenn das Höhenwachstum der Salzwiesen das des Meeresspiegelanstiegs übersteigt. Sie haben keine Möglichkeit der landwertigen Migration – genau wie zahlreichen Festlandsalzwiesen, deren Hinterland heute durch Deiche begrenzt ist (Morris et al. 2002). Ein Verlust der Halligen ist besonders besorgniserregend, da die Halligen wichtige sozio-kulturelle und ökologische Funktionen erfüllen und eine wichtige Rolle beim Schutz der Schleswig-Holsteinischen Festlandküste spielen.

1.2 Biogeomorphologische Prozesse in Salzwiesen

Die Zu- und Abnahme der Oberflächenhöhe von Salzwiesen wird durch Sedimentation und Erosion bzw. Bodenverdichtung bedingt. Abiotische Faktoren wie die Konzentration von Schwebstoffen und die Sedimentablagerung sind positiv mit einer Zunahme der Oberflächenhöhe korreliert (Anderson et al. 2011). Der Abstand zur Salzwiesenkante, die Entfernung zu Prielen sowie die Höhe sind negativ mit einer Abnahme der Oberflächenhöhe korreliert (Cadol et al. 2014, Esselink et al. 1998, Kirwan et al. 2016, Kolker et al. 2010). Auch biotische Faktoren werden hinsichtlich ihres Einflusses auf die Höhenänderung von Salzwiesen diskutiert. Salzwiesen sind ein klassisches Beispiel für biogeomorphologische Ökosysteme, in denen die Wechselwirkungen zwischen Pflanzen und geomorphologischen Prozessen die Form und Funktion des Ökosystems bestimmen (Corenblit et al. 2015). Es wird angenommen, dass die Salzwiesenvegetation den Aufwuchs auf drei Wegen beeinflusst. Zum einen wird der Aufwuchs direkt verstärkt, da die Vegetation durch die

Produktion organischer Substanz zur Bodenbildung beiträgt (Schile et al. 2014). Des Weiteren wird durch die Rauheit der oberirdischen Vegetationsstrukturen bei Überflutungen, sogenanntem Land unter, die Wellenenergie gedämpft und die Fließgeschwindigkeit verlangsamt, was das Absinken von mineralischen Sedimenten verstärkt (Mudd et al. 2010). Zuletzt wird durch die Verringerung der Schleppspannung und die Verankerung der Wurzeln auch die Resuspension abgelagerter Sedimente auf Salzwiesenoberflächen sowie die direkte Erosion der Oberflächen reduziert (Francalanci et al. 2013, Temmerman et al. 2012).

1.3 Biologische Merkmale der Pflanzen

Die Einbeziehung der Vegetation in hydrodynamischen Modelle hat eine lange Tradition (Manning 1891, Strickler 1923). Mithilfe des Rauheitsbeiwert kann die Vegetation in Berechnungen berücksichtigt werden. Allerdings wird die Vegetation hier lediglich in grobe Kategorien eingeteilt, wie z. B. „kurzes Gras“ oder „hohes Gras“ für Grasflächen ohne Büsche. Dies lässt viel Raum für subjektive Interpretationen (Chow 1959). Für ein mehr mechanistisches Verständnis der Rauheit kann die Vegetation durch biologische Merkmale der Pflanzen beschrieben werden (Lavorel et al. 1997). Dies sind messbare Eigenschaften der Pflanzen, die auch die Rauheit der Vegetation beeinflussen (Garnier et al. 2007, Kleyer 1999). Dieser Ansatz folgt der funktionelle Vegetationsökologie, in der Pflanzen nicht anhand ihrer Phylogenie klassifiziert werden, sondern anhand der Ausprägung ihrer biologischen Merkmale („traits“). Ein Merkmal ist jedes morphologische, physiologische oder phänologische vererbte Merkmal, das auf der individuellen Ebene von der Zelle bis zum gesamten Organismus messbar ist (Garnier et al. 2016). Aus den Merkmalskombinationen können auch Pflanzenstrategien abgeleitet und Pflanzen in „funktionelle Typen“ gruppiert werden. Dies ist eine nicht-phylogenetische Gruppierung von Arten, die als Reaktion auf abiotische und biotische Bedingungen ähnliche Merkmale aufweisen. Die Arten sind dem gleichen Maß an Stress und Störungen ausgesetzt, so dass gleiche Pflanzenstrategien auch bei taxonomisch unterschiedlichen Arten entstehen.

1.4 Merkmal-basierter Ansatz in Salzwiesen

Bis jetzt haben nur wenige Studien einen merkmalsbasierten Ansatz verfolgt, um den biologisch vermittelten Aufwuchs und die Wellendämpfung in Salzwiesen zu bewerten (Bouma et al. 2005, Mudd et al. 2010). Diese Studien kommen allerdings zum Teil zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen: So wurde z. B. festgestellt, dass die Wellendämpfung positiv mit der Blatt- und Sprosssteifigkeit (Paul et al. 2012, Rupprecht et al. 2017), der Vegetationshöhe (Rupprecht et al. 2017) sowie der Sprossdichte und der Sprossmasse (Paul et al. 2012) korreliert ist. Reef et al. (2018) hingegen fanden keinen signifikanten Einfluss der Vegetationshöhe und der Biomasse auf den Aufwuchs, obwohl sie bei Flut die Ablagerung von Sediment auf den Pflanzen und dem Boden nachweisen konnten. Sogar negative Auswirkungen der Vegetation auf den Aufwuchs von Salzwiesen wurden gefunden, wenn die Bewegungen der Pflanzen bei Einwirkung von Wellen und Strömungen die Turbulenz der Wasserbewegung verstärken und damit die Bodenoberfläche erodieren lassen (Temmerman et al. 2007). Dies gilt für eine lückenhafte Vegetation, wie sie in den Pionierzonen und entlang der seewärtigen Salzwiesenkante zu finden ist. Widdows et al. (2008)

wiesen zudem darauf hin, dass sich die kleinräumigen Effekte der Vegetation auf den Aufwuchs der Salzwiesen nicht zwingend auf großflächige Veränderungen in der Salzwiese übertragen lassen.

Diese gegensätzlichen Ergebnisse zeigen ein mangelndes Verständnis der Wechselwirkungen zwischen Vegetation und Aufwuchs in Salzwiesen. Das derzeitige fragmentierte Wissen mag dazu beitragen, dass viele Modelle zur Salzwiesenresistenz gegenüber dem Meeresspiegelanstieg biogeomorphologische Rückkopplungen nicht berücksichtigen.

Um ein besseres Verständnis der Wechselwirkungen zwischen Vegetation und Aufwuchs in Salzwiesen zu bekommen, soll diese Studie die Auswirkungen von biologischen Merkmalen auf den Aufwuchs in Hallig-Salzwiesen untersuchen. Folgende Hypothesen sollen getestet werden: (1) Der Aufwuchs der Hallig-Salzwiesen nimmt mit der Entfernung zur Salzwiesenkante ab. (2) Der Aufwuchs der Hallig-Salzwiesen wird durch eine raue Vegetation, bestehend aus Pflanzen mit hoher Wuchshöhe, großen Stängel- und Blattmassen, steifen Stängeln und großen Blattflächen, verstärkt.

2 Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Um die Wirkung von biologischen Merkmalen auf den Aufwuchs von Hallig-Salzwiesen zu klären, haben wir insgesamt 113 Flächen auf den Halligen Hooge, Langeneß und Nordstrandischmoor untersucht. Die Flächen sind gleichmäßig über die Halligen und in unterschiedlichen Entfernungen zur Halligkante verteilt. Das Überflutungsregime auf den Halligen führt dazu, dass die Hallig-Salzwiesen größtenteils durch Arten der oberen Salzwiese charakterisiert sind.

2.2 Datenerhebung

2.2.1 Aufwuchs

Als erklärende Variable sollte der Aufwuchs in die Regressionsanalyse eingehen. Dieser wurde von der Abteilung Sedimentologie und Umweltgeologie des Geowissenschaftliches Zentrum der Georg-August-Universität Göttingen auf den Halligen mit Sedimentfallen gemessen. Zum einen wurden Daten von Langeneß, Hooge und Nordstrandischmoor der Jahre 2010 bis 2013 genutzt (veröffentlicht in Schindler et al. 2014a), zum anderen wurden Daten von Langeneß der Jahre 2016 und 2017 genutzt (Hache, unveröffentlichte Daten). Eine genaue Beschreibung der Methode ist Schindler et al. (2014b) zu entnehmen.

2.2.2 Biologische Merkmale

Als eine der unabhängigen Variablen sollten die biologischen Merkmale der Arten in die Regressionsanalyse eingehen. Dazu wurde die Vegetation in der Nähe der Sedimentfallen mit einer Frequenzanalyse auf einem 1 m × 1 m großen Quadrat kartiert. Die Nomenklatur folgte Jäger (2016). Um die Rauheit der Vegetation mit den funktionellen Merkmalen beschreiben zu können, wurden folgende Merkmale der Arten gemessen: Kronenhöhe (Abstand zwischen dem höchsten ausgewachsenen Blatt und der Bodenoberfläche; cm),

Stängelmasse (mg), Blattmasse (mg), Blattfläche (mm²) und spezifische Stängellänge (Länge eines Stängels geteilt durch seine Masse; mm/mg). Die spezifische Stängellänge beschreibt die Biegsamkeit des Stängels, da steifere Stängel dichtere, verholzte Strukturen ausbilden als flexible Stängel und daher eine höhere Masse pro Längeneinheit haben. Alle Merkmale der Salzwiesenarten wurden von zufällig ausgewählten Individuen im Feld nach den in Knevel et al. (2005) und Kleyer et al. (2019) beschriebenen Standards gesammelt, wenn auch nicht auf den gleichen Flächen wie die Kartierungen. Die meisten Pflanzen wurden auf Festland- und Inselsalzweiden in Niedersachsen gesammelt (Mellum, Spiekeroog, Leybucht, Norderland, Jadebucht). Wir gingen davon aus, dass aufgrund der regionalen Nähe dieser Flächen zu den Halligen und ihres ähnlichen Umweltregimes Merkmale, die von Populationen in anderen Salzwiesen gesammelt wurden, den Populationen auf den Halligen zugeordnet werden konnten.

Die biologischen Merkmale werden an vollentwickelten Individuen gemessen, die kurz vor der Samenreife stehen. Um die lokale Biomasseentnahme durch Rinder und Schafe zu berücksichtigen, mussten die größenabhängigen Merkmalswerte entsprechend der Bewirtschaftungsintensität angepasst werden. Diese ging aus Interviews mit Landwirten und anderen Landnutzern hervor. Durch Beweidung, die auf den Halligen in unterschiedlichen Intensitäten vorkommt, werden die Pflanzenhöhe und die oberirdische Biomasse verringert (Davidson et al. 2017). Das „Hallig-Programm“, ein Landesprogramm zur Unterstützung der Halligbauern bei gleichzeitiger Förderung des Naturschutzes, beschränkt die Anzahl der Vieheinheiten pro Hektar (GVE) auf ca. 1 GVE*ha⁻¹, so dass die Beweidungsintensität hauptsächlich mit den Weidetagen und nicht mit den Besatzzahlen variiert. Die Untersuchungsflächen wurden entsprechend der erfassten Weideintensität in drei Gruppen eingeteilt: nicht beweidet, mittlere Weideintensität (< 300 Weidetage*LSU) und hohe Weideintensität (> 300 Weidetage*LSU). Auf der Grundlage eigener Beobachtungen wurde die Kronenhöhe der Individuen, die auf Flächen mit mittlerer und hoher Beweidungsintensität wachsen, auf 14±0,5 cm bzw. 7±0,5 cm reduziert. Anschließend wurden Stängel- und Blattmasse zu gleichen Anteilen reduziert.

2.2.3 Abstand zur Halligkante

Als abiotischer Faktor für die Analyse wurden die Abstände zur Halligkante (m) aus Luftbildern bestimmt.

2.3 Statistische Analyse

Mithilfe einer multiplen linearen Regression wurde der Einfluss der Entfernung zur Halligkante sowie der Rauheit der Vegetation auf den Aufwuchs der Salzwiesen bestimmt. Um die Voraussetzungen des Modells zu erfüllen, wählten wir geeignete Transformationen unter Verwendung des „bestNormalize“-Pakets (Peterson 2017) (siehe Tabelle 1 für angewandte Transformationen).

Tabelle 1: Abhängige und unabhängige (abiotische und biotische) Variablen. Angegeben sind die funktionellen Eigenschaften der Pflanze, die in dieser Studie verwendeten Abkürzungen sowie die aggregierten Variabel, die auf einer Hauptkomponentenanalyse basieren (bei korrelierten biologischen Merkmalen) und die in die multiple lineare Regression einbezogen werden. Angegeben sind auch Einheiten und angewandte Transformation; ORQ, „ordered quantile normalization transformation“.

	Variable	Abk.	Aggr. Variable	Einheit	Transform.
abhängig	Aufwuchs	Aufw		mm	-
unabhängig; abiotisch	Distanz zur Halligkante	Dist		m	boxcox
unabhängig; biotisch	Kronenhöhe	KH		cm	ORQ
	Stängelmasse	SBM		mg	boxcox
	Blattmasse	BBM	'Spross- masse'	mg	arcsin
	Blattfläche	BF		mm ²	ORQ
	spezifische Stängellänge	SSL		mm/mg	ORQ

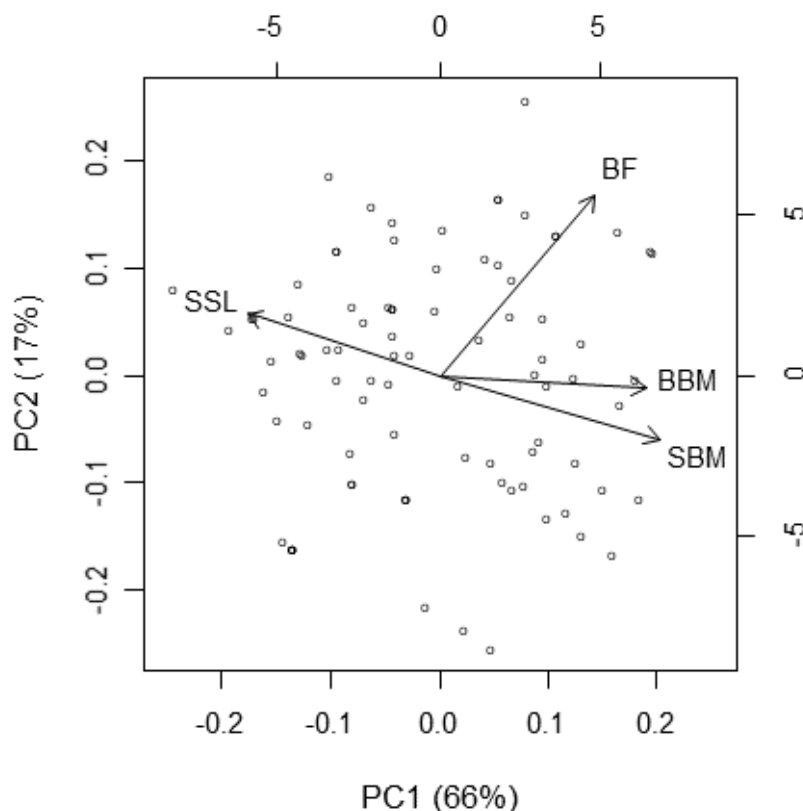


Abbildung 1: Zweidimensionale Illustrationen der Hauptkomponentenanalyse. Die Werte der ersten Achse (PC1) sind im Regressionsmodell als 'Sprossmasse' enthalten. BBM, Blattmasse; SBM, Stängelmasse; SSL, spezifische Stängellänge; BF, Blattfläche.

Hochkorrelierte biologische Merkmale wurden mit einer Hauptkomponentenanalyse aggregiert (siehe Abbildung 1 und Tabelle 2), um Multikollinearität im Regressionsmodell zu

vermeiden. Die oberirdischen Merkmale Stängelmasse (SBM), Blattmasse (BBM), spezifische Stängellänge (SSL) und Blattfläche (BF) wurden unter Verwendung der Werte der ersten HKA-Achse, die 66 % der Variation der vier Variablen erklärten, zur 'Sprossmasse' aggregiert. SBM, BBM und BF waren positiv und SSL negativ mit der ersten HKA-Achse korreliert. Somit weisen steigende Werte der HKA-'Sprossmasse' auf eine zunehmende Rauheit der Vegetation hin (die Werte für häufige Salzwiesenarten liegen zwischen +3,06 und -2,27; siehe Tabelle 2 und Abbildung 1). Salzwiesenarten mit hohen 'Sprossmasse'-Werten waren *Limonium vulgare* (Mill.), *Aster tripolium* (L.), *Spartina anglica* (C.E. Hubb.), *Atriplex prostrata* (D.C.) und *Halimione portulacoides* (L.). Die Kronenhöhe war nicht mit den anderen Merkmalen korreliert und erfüllte somit die Annahme der Unabhängigkeit und ging direkt, d. h. ohne Aggregation, in die statistische Analyse ein.

Tabelle 2: Biologische Merkmale und die aggregierte Variable 'Sprossmasse' häufiger Salzwiesenarten entlang der Nordseeküste. KH, Kronenhöhe (cm); SBM, Stängelmasse (mg); BBM, Blattmasse (mg); SSL, spezifische Stängellänge (mm/mg); BF, Blattfläche (mm²).

Art	'Sprossmasse'	KH	SBM	BBM	SSL	BF
<i>Agrostis stolonifera</i> (L.)	-0,64	31,08	233,36	50,17	3,57	207,70
<i>Armeria maritima</i> (Mill.) Willd.	-0,38	5,88	197,30	353,11	3,94	68,30
<i>Artemisia maritima</i> (L.)	1,87	33,25	1765,65	675,61	0,66	208,50
<i>Aster tripolium</i> (L.)	2,89	60,84	10074,12	1174,96	0,60	663,90
<i>Atriplex littoralis</i> (L.)	2,37	70,13	17259,26	509,12	0,69	494,60
<i>Atriplex prostrata</i> (D.C.)	2,64	42,07	9519,62	2354,47	1,51	815,80
<i>Cochlearia danica</i> (L.)	-0,52	7,40	374,18	145,27	4,71	127,70
<i>Elytrigia atherica</i> (Link.)	1,41	38,90	1036,67	314,35	0,98	773,60
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Gould	1,05	51,25	720,52	241,33	1,88	904,60
<i>Festuca rubra</i> (L.)	-0,96	37,42	144,79	228,60	6,86	126,10
<i>Festuca rubra litoralis</i> (G.F.W. Meyer)	-2,27	26,83	91,32	28,74	7,21	94,00
<i>Glaux maritima</i> (L.)	-1,97	8,10	72,94	67,14	4,48	17,00
<i>Halimione portulacoides</i> (L.) Aellen	2,51	28,71	9183,15	2869,74	0,95	186,20
<i>Juncus gerardii</i> (Lois.)	-1,36	24,72	129,48	54,96	5,04	139,40
<i>Limonium vulgare</i> (Mill.)	3,06	14,51	1193,61	4172,17	0,75	1681,30
<i>Lolium perenne</i> (L.)	0,35	34,18	620,65	99,19	2,16	461,60
<i>Lotus corniculatus</i> (L.)	-0,56	27,80	135,99	116,48	4,29	374,60
<i>Plantago maritima</i> (L.)	1,73	13,15	688,29	1239,13	3,08	1401,70
<i>Poa pratensis</i> (L.)	-0,52	31,09	213,71	86,00	4,42	285,70
<i>Potentilla anserina</i> (L.) Rydb.	-0,54	19,94	209,64	386,61	9,28	773,30
<i>Puccinellia maritima</i> (Huds.) Parl.	-1,17	28,82	209,93	62,52	4,63	76,20
<i>Salicornia europaea</i> (L.)	1,11	17,24	719,96	799,62	1,49	162,40
<i>Spartina anglica</i> (C.E. Hubb.)	2,83	44,27	1425,34	764,80	0,51	1380,20
<i>Spergularia maritima</i> (L.)	-1,15	26,75	548,28	126,09	1,93	46,55
<i>Spergularia media</i> (L.) C. Presl	-0,58	7,72	261,52	173,81	7,08	446,10
<i>Suaeda maritima</i> (L.) Dumort.	0,80	25,02	1602,82	494,34	1,27	32,00
<i>Trifolium repens</i> (L.)	-1,34	10,96	75,27	56,77	5,82	474,60
<i>Triglochin maritimum</i> (L.)	1,11	22,57	380,47	574,31	2,25	931,50
<i>Vicia cracca</i> (L.)	-0,87	27,50	112,19	162,58	4,51	142,10

Für jede Untersuchungsfläche wurde der mit der Abundanz der Arten gewichtete Mittelwert berechnet (community weighted mean, CWM; d. h. der durchschnittliche Merkmalswert oder aggregierte Score aller in einer Fläche vorkommenden Arten, gewichtet nach ihrer Häufigkeit; siehe Garnier et al. 2007).

Um die besten Prädiktoren für den Aufwuchs der Hallig-Salzwiesen auszuwählen und nicht signifikante auszuschließen, wurde eine stufenweise Variablenauswahl verwendet, um so das Modell mit dem niedrigsten AIC (Akaike Information Criterion) zu identifizieren. Alle statistischen Analysen wurden in R (Version 3.5.2) durchgeführt.

3 Ergebnisse

Die Salzwiesen der drei untersuchten Halligen zeigten einen Aufwuchs zwischen 0,4 bis 8,9 mm/a mit einem Mittelwert von 2,1 mm/a. Die Stärke des Aufwuchses konnte durch die Distanz zur Halligkante und durch die Kronenhöhe der Vegetation erklärt werden. Die Regression zeigte eine lineare Beziehung des Aufwuchses mit der Entfernung zur Halligkante und eine wannenförmige Beziehung mit der Kronenhöhe. Der Aufwuchs war auf Flächen nahe der Halligkante mit hoher Vegetation am höchsten (Abbildung 2 und Tabelle 3). Das Modell hat mit einem $R^2 = 0,30$ (korrigiertes = 0,29) eine moderate Anpassungsgüte (Cohen 2013) (Abbildung 2, Tabelle 3).

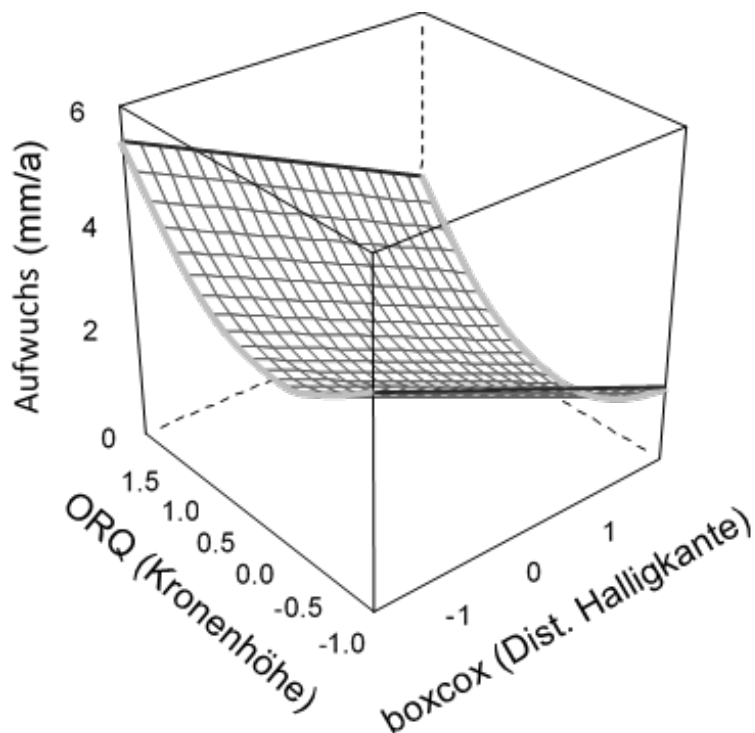


Abbildung 2: Faktoren, die den Aufwuchs der Hallig-Salzwiesen erklären. Die Entfernung zur Halligkante ist boxcox-transformiert, ein Wert von -1 entspricht 77 m, ein Wert von $+1$ entspricht 431 m. Die Kronenhöhe (KH) ist ORQ-transformiert, ein Wert von -1 entspricht 6,8 cm, ein Wert von $+1$ entspricht 28,2 cm.

Tabelle 3: Ergebnisse des multiplen linearen Regressionsmodells und der schrittweisen Variablenauswahl. Angegeben sind Schätzungen, Standardfehler (SE), t-Werte und Signifikanzniveaus. Signifikante p-Werte unter $\alpha = 0,05$ sind fettgedruckt dargestellt. Zusätzlich ist das Maß der Modellleistung gezeigt.

	Schätzungen	SE	t	p	
Konstante	1.70	0.15	11.669	<0.001	***
Distanz zur Halligkante	-0.68	0.14	-5.016	<0.001	***
CH²	0.82	0.19	4.195	<0.001	***
Adj. R² = 0.29; F(2,110) = 23.7, p < 0.001					

4 Diskussion

Die Salzwiesen der Halligen sind besonders durch einen Anstieg des Meeresspiegels gefährdet, da sie nur knapp über dem mittleren Meeresspiegel liegen und keine Möglichkeit zur landwärtigen Migration haben. Um die Halligen langfristig zu erhalten, muss die Oberflächenhöhe der Salzwiesen durch Sedimentation stärker ansteigen als der Meeresspiegel. Der Interquartilsbereich des gemessenen Aufwuchses reicht von 0,9 bis 2,8 mm/a. Diese Streuung ist zum Teil auf den stochastischen Beitrag von Sturmfluten zurückzuführen. Im Gegensatz zum deterministischen tageszeitlichen Gezeitenregime, das auf den Halligen nicht zur Sedimentation beiträgt, kann eine einzelne Sturmflut große Mengen an Sedimenten oder organischem Material ablagern. Der Aufwuchs kann je nach dem Zusammentreffen von Hochwasser, Wellenenergie, Wasserströmung und Windrichtung stark variieren (Hache et al. 2019). So könnten auch Flächen in einem Jahr von hoher, in einem anderen Jahr von geringer Sedimentation profitieren. Darüber hinaus hängt die Sedimentation von der Schwebstoffkonzentration im Meerwasser ab (French 2006), ein Parameter, den wir nicht in die Modelle einbeziehen konnten. Die räumlich-zeitliche Stochastizität der Überflutungsintensität und des Sedimenttransports könnte die moderate Anpassungsgüte unserer Modelle erklären. Dies stimmt mit anderen Studien überein. So fanden beispielsweise Boorman et al. (1998) eine Korrelation zwischen der Vegetationshöhe und dem Aufwuchs in einem Salzwiesengebiet aber nicht in einem anderen. Dennoch zeigen unsere Ergebnisse, dass der Aufwuchs mit dem Abstand zur Halligkante und mit den biologischen Eigenschaften der Salzwiesenvegetation zusammenhängt. Die Rauheit der Vegetation verstärkt die Sedimentation auf nichtlineare Weise und unterstützt daher den Anstieg der Oberflächenhöhe.

4.1 Abiotische Faktoren

Die Entfernung zur Halligkante war eine signifikante Erklärungsvariable für den Aufwuchs der Hallig-Salzwiesen, wobei der Aufwuchs weiter landeinwärts abnahm. Dies steht im Einklang mit früheren Arbeiten, die die höchste Sedimentation in der Nähe von Salzwiesenkanten zeigten (Cadol et al. 2014, Schindler et al. 2014a, Suchrow et al. 2012). Der Hauptgrund dafür dürfte eine starke Abnahme der Wellenenergie und der Strömungsstärke an der Grenze zwischen Wattenmeer und Salzwiesen sein, wo die Salzwiese die Energie dissipiert (Möller und Spencer 2002). Allerdings tritt das Wasser bei Sturmfluten nicht an

allen Stellen gleichstark über den Sommerdeich, so dass auch die Entfernung zu den Prielen einen Effekt haben wird (Temmerman et al. 2005), der hier aber nicht untersucht wurde.

4.2 Biotische Faktoren

Die Rauheit der Vegetation erhöhte signifikant den Aufwuchs der Hallig-Salzwiesen. Die Rauheit ist eine zusammengesetzte Eigenschaft, die durch die Kronenhöhe, die Blattfläche und -masse, die Stängelmasse und die Biogsamkeit des Stängels bestimmt wird.

Die Vegetation der Halligen ist hauptsächlich durch Vegetationsgemeinschaften der oberen Salzwiese mit unterschiedlicher Beweidungsintensität gekennzeichnet. Starke Beweidung verändert die Kronenhöhe, was zu einer niedrigen, homogenen Grasnarbe am Ende der Vegetationsperiode, wenn die Sturmflutsaison beginnt, führt. Brachliegende oder weniger stark beweidete Flächen können eine ähnliche Artenzusammensetzung wie die beweideten Teile aufweisen (hauptsächlich vom Typ *Juncus gerardii-Festuca rubra*), aber mit ausgewachsenen, oft alternden Stängeln. Daher war der wichtigste Rauheits-Indikator, der die Sedimentation auf Salzwiesen der Halligen erklärt, die Höhe der Vegetation. In Salzwiesen der Festlandküste, die einer natürlichen Sukzession von Pionierzone, Untere- und Obere Salzwiese mit sehr unterschiedlichen Arten folgen, wird der Aufwuchs besser durch Stängelmasse, Blattmasse, Blattfläche und Biogsamkeit des Stängels beschrieben (Bass et al., unveröffentlichte Daten). Ähnliche Ergebnisse zum Einfluss der Vegetation auf den Aufwuchs in Salzwiesen fanden Bouma et al. (2010) die zeigten, dass starre und aufrechte Stängel zu mehr Sedimentation führten. Zudem konnte gezeigt werden, dass Beweidung zu einer Änderung der Vegetation führt und dies wiederum eine Änderung in der Sedimentation bedingt (Andersen et al. 2011, Stock 2011).

Unsere Ergebnisse unterstützen das Konzept des 'ecosystem-engineering' in biogeomorphologischen Ökosystemen wie den Salzwiesen. Lebensraumgestaltende Arten (ecosystem engineers) sind in der Lage, die physikalischen Umweltbedingungen ihrer unmittelbaren Umgebung zu modifizieren, was wiederum in einer Vielzahl Habitat-relevanter Prozesse resultiert. Eine Salzwiesenart, die besonders für ihren Effekt auf geologische Prozesse bekannt ist, ist *Spartina spp.* (Christiansen et al. 2000). In unserer Studie wiesen die Stängелеigenschaften von *Spartina anglica* auf eine hohe Stammsteifigkeit (*S. anglica* SSL: 0,51 mm/mg; Mittelwert aller Salzwiesenarten: 3,39 mm/mg) und eine hohe Blattfläche (*S. anglica* LA: 1380,2 mm²; Mittelwert aller Salzwiesenarten: 514,19 mm²) hin.

4.3 Implikationen für den Schutz der Halligen

Wir konnten zeigen, dass der Aufwuchs der Hallig-Salzwiesen durch biologische Merkmale der Pflanzen und die Entfernung zur Halligkante beeinflusst wird. Wir kommen daher zu dem Schluss, dass das Management der Vegetation geeignet sein kann, um den Aufwuchs der Salzwiesen zu modifizieren. Die Verwendung von biologischen Merkmalen anstelle von Artenidentitäten erhöhte die Vorhersagbarkeit, da Studien, die die Artenzusammensetzung als Prädiktor verwendeten, keine schlüssigen Auswirkungen auf den Aufwuchs fanden (Brown 1998, Silva et al. 2009). Empirisch gemessene biologische Merkmale beschreiben die Rauheit der Vegetation auf eine mechanistischere Art und Weise als die in der Hydraulik weit verbreiteten Rauheitsbeiwerte der Gauckler-Manning-Strickler-Formel (Chow 1959). Unsere Regressionsfunktion erlaubt es, in Verbindung mit den biologischen

Merkmale der Salzwiesenarten und Vegetationskarten, die für die Wattenmeerregion verfügbar sind, räumlich explizite Aufwuchsraten zu modellieren, um den Aufwuchs von Salzwiesen zu steuern. Auf den Halligen beispielsweise wäre eine niedrige Pflanzenhöhe nahe dem Halligrand und eine höhere Höhe in der Halligmitte günstig, um Sediment vom Halligrand ins Halliginnere zu verteilen. Dies könnte durch die Beweidungsintensität bewusst gesteuert werden. Hohe Beweidungsintensität insbesondere im Spätsommer und Herbst führt zu niedriger Vegetation während der Sturmflutsaison und damit zu geringer Sedimentation. Würden die Landwirte die Beweidung am Ende der Vegetationsperiode zur Halligkante hin verstärken und die Salzwiesen in der Halligmitte hochwachsen lassen, so könnte ein gleichmäßigerer Aufwuchs der Halligen erreicht werden. Vor der Umsetzung sollte diese Empfehlung mit Management-Experimenten und Sedimentationsmessungen geprüft werden.

5 Literaturverzeichnis

- Andersen, T. J.; Svinth, S.; Pejrup, M.: Temporal variation of accumulation rates on a natural salt marsh in the 20th century – the impact of sea level rise and increased inundation frequency. In: *Marine Geology*, 279 (1–4), 178–187, 2011.
- Anderson, M. E.; Smith, J. M.; McKay, S. K.: Wave dissipation by vegetation: US Army Engineer Research and Development Center Coastal and Hydraulics, 2011.
- Boorman, L. A.; Garbutt, A.; Barratt, D.: The role of vegetation in determining patterns of the accretion of salt marsh sediment. In: *Geological Society, London, Special Publications*, 139 (1), 389–399, 1998.
- Bouma, T.; De Vries, M.; Low, E.; Peralta, G.; Tánzos, I. v.; van de Koppel, J.; Herman, P. M. J.: Trade-offs related to ecosystem engineering: A case study on stiffness of emerging macrophytes. In: *Ecology*, 86 (8), 2187–2199, 2005.
- Bouma, T. J.; de Vries, M. B.; Herman, P. M. J.: Comparing ecosystem engineering efficiency of two plant species with contrasting growth strategies. In: *Ecology*, 91 (9), 2696–2704, 2010.
- Brown, S. L.: Sedimentation on a Humber saltmarsh. In: *Geological Society*, 139 (1), 69–83, 1998.
- Cadol, D.; Engelhardt, K.; Elmore, A.; Sanders, G.: Elevation-dependent surface elevation gain in a tidal freshwater marsh and implications for marsh persistence. In: *Limnology and Oceanography*, 59 (3), 1065–1080, 2014.
- Chow, V. T.: *Open-channel hydraulics*. New York, USA: McGraw-Hill New York. 1959.
- Christiansen, T.; Wiberg, P. L.; Milligan, T. G.: Flow and sediment transport on a tidal salt marsh surface. In: *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 50 (3), 315–331, 2000.
- Cohen, J.: *Statistical power analysis for the behavioral sciences*: Academic press. 2013.
- Corenblit, D.; Baas, A.; Balke, T.; Bouma, T. J.; Fromard, F.; Garófano-Gómez, V.; González, E.; Gurnell, A. M.; Hortobágyi, B.; Julien, F.: Engineer pioneer plants respond to and affect geomorphic constraints similarly along water-terrestrial interfaces world-wide. In: *Global Ecology and Biogeography*, 24 (12), 1363–1376, 2015.

Craft, C.; Clough, J.; Ehman, J.; Joye, S.; Park, R.; Pennings, S.; Guo, H.; Machmuller, M.: Forecasting the effects of accelerated sea-level rise on tidal marsh ecosystem services. In: *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7 (2), 73–78, 2009.

Davidson, K. E.; Fowler, M. S.; Skov, M. W.; Doerr, S. H.; Beaumont, N.; Griffin, J. N.: Livestock grazing alters multiple ecosystem properties and services in salt marshes: a meta-analysis. In: *Journal of Applied Ecology*, 54 (5), 1395–1405, 2017.

Donnelly, J. P.; Bertness, M. D.: Rapid shoreward encroachment of salt marsh cordgrass in response to accelerated sea-level rise. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98 (25), 14218–14223, 2001.

Esselink, P.; Dijkema, K. S.; Reents, S.; Hageman, G.: Vertical accretion and profile changes in abandoned man-made tidal marshes in the Dollard estuary, the Netherlands. In: *Journal of Coastal Research*, 14 (2), 570–582, 1998.

Francalanci, S.; Bondoni, M.; Rinaldi, M.; Solari, L.: Ecomorphodynamic evolution of salt marshes: Experimental observations of bank retreat processes. In: *Geomorphology*, 195, 53–65, 2013.

French, J.: Tidal marsh sedimentation and resilience to environmental change: exploratory modelling of tidal, sea-level and sediment supply forcing in predominantly allochthonous systems. In: *Marine Geology*, 235 (1–4), 119–136, 2006.

Garnier, E.; Lavorel, S.; Ansquer, P.; Castro, H.; Cruz, P.; Dolezal, J.; Eriksson, O.; Fortunel, C.; Freitas, H.; Golodets, C.; Grigulis, K.; Jouany, C.; Kazakou, E.; Kigel, J.; Kleyer, M.; Lehsten, V.; Lepš, J.; Meier, T.; Pakeman, R.; Papadimitriou, M.; Papanastasis, V. P.; Quested, H.; Quétier, F.; Robson, M.; Roumet, C.; Rusch, G.; Skarpe, C.; Sternberg, M.; Theau, J.-P.; Thébault, A.; Vile, D.; Zarovali, M. P.: Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. In: *Annals of Botany*, 99 (5), 967–985, 2007.

Garnier, E.; Navas, M.-L.; Grigulis, K.: *Plant functional diversity: Organism traits, community structure, and ecosystem properties*. Oxford, UK: Oxford University Press. 2016.

Hache, I.; Karius, V.; Gutkuhn, J.; von Eynatten, H.: The development and application of an autonomous working turbidity measurement network: Assessing the spatial and temporal distribution of suspended particulate matter on tidal flats in the North Frisian Wadden Sea. In: *Continental Shelf Research*, 176, 36–50, 2019.

IPCC. Summary for Policymakers. In: Pörtner, H.-O.; Roberts, D. C.; Masson-Delmotte, V.; Zhai, P.; Tignor, M.; Poloczanska, E.; Mintenbeck, K.; Alegria, M.; Nicolai, M.; Okem, A.; Petzold, J.; Rama, N. M. (Eds.), *IPCC Intergovernmental Panel on Climate Change: Geneva, Switzerland*. in press.

Jäger, E. J.: *Rothmaler-Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Grundband*. Heidelberg, Germany: Springer Spektrum. 2016.

Kirwan, M. L.; Temmerman, S.; Skeehean, E. E.; Guntenspergen, G. R.; Fagherazzi, S.: Overestimation of marsh vulnerability to sea level rise. In: *Nature Climate Change*, 6 (3), 253–260, 2016.

- Kleyer, M.: Distribution of plant functional types along gradients of disturbance intensity and resource supply in an agricultural landscape. In: *Journal of Vegetation science*, 10 (5), 697–708, 1999.
- Kleyer, M.; Trinogga, J.; Cebrián-Piqueras, M. A.; Trenkamp, A.; Fløjgaard, C.; Ejrnæs, R.; Bouma, T. J.; Minden, V.; Maier, M.; Mantilla-Contreras, J.: Trait correlation network analysis identifies biomass allocation traits and stem specific length as hub traits in herbaceous perennial plants. In: *Journal of Ecology*, 107 (2), 829–842, 2019.
- Knevel, I. C.; Bekker, R. M.; Kunzmann, D.; Stadler, M.; Thompson, K.: The LEDA trait-base collecting and measuring standards of life-history traits of the Northwest European Flora. Groningen, Netherlands: University of Groningen, Community and Conservation Ecology Group, 2005.
- Kolker, A. S.; Kirwan, M. L.; Goodbred, S. L.; Cochran, J. K.: Global climate changes recorded in coastal wetland sediments: empirical observations linked to theoretical predictions. In: *Geophysical Research Letters*, 37 (14), L14706, 2010.
- Lavorel, S.; McIntyre, S.; Landsberg, J.; Forbes, T. D. A.: Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. In: *Trends in Ecology & Evolution*, 12 (12), 474–478, 1997.
- Manning, R.: On the flow of water in open channels and pipes. In: *Transactions of the Institution of Civil Engineers of Ireland* 20, 161–207, 1891.
- McFadden, L.; Spencer, T.; Nicholls, R. J.: Broad-scale modelling of coastal wetlands: what is required? In: *Hydrobiologia*, 577 (1), 5–15, 2007.
- Möller, I.; Spencer, T.: Wave dissipation over macro-tidal saltmarshes: Effects of marsh edge typology and vegetation change. In: *Journal of Coastal Research*, 36 (1), 506–521, 2002.
- Morris, J. T.; Sundareshwar, P. V.; Nietch, C. T.; Kjerfve, B.; Cahoon, D. R.: Responses of coastal wetlands to rising sea level. In: *Ecology*, 83 (10), 2869–2877, 2002.
- Mudd, S. M.; D'Alpaos, A.; Morris, J. T.: How does vegetation affect sedimentation on tidal marshes? Investigating particle capture and hydrodynamic controls on biologically mediated sedimentation. In: *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, 115, F03029, 2010.
- Murray, N. J.; Clemens, R. S.; Phinn, S. R.; Possingham, H. P.; Fuller, R. A.: Tracking the rapid loss of tidal wetlands in the Yellow Sea. In: *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12 (5), 267–272, 2014.
- Paul, M.; Bouma, T. J.; Amos, C. L.: Wave attenuation by submerged vegetation: combining the effect of organism traits and tidal current. *Marine Ecology Progress Series*, 444, 31–41, 2012.
- Peterson, R. A.: Estimating normalization transformations with bestNormalize. 2017.
- Reef, R.; Schuerch, M.; Christie, E. K.; Möller, I.; Spencer, T.: The effect of vegetation height and biomass on the sediment budget of a European saltmarsh. In: *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 202, 125–133, 2018.

Rupprecht, F.; Möller, I.; Paul, M.; Kudella, M.; Spencer, T.; Van Wesenbeeck, B. K.; Wolters, G.; Jensen, K.; Bouma, T. J.; Miranda-Lange, M.: Vegetation-wave interactions in salt marshes under storm surge conditions. In: *Ecological Engineering*, 100, 301–315, 2017.

Schile, L. M.; Callaway, J. C.; Morris, J. T.; Stralberg, D.; Parker, V. T.; Kelly, M.: Modeling tidal marsh distribution with sea-level rise: evaluating the role of vegetation, sediment, and upland habitat in marsh resiliency. In: *Plos One*, 9 (2), e88760, 2014.

Schindler, M.; Karius, V.; Arns, A.; Deicke, M.; von Eynatten, H.: Measuring sediment deposition and accretion on anthropogenic marshland – Part II: the adaptation capacity of the North Frisian Halligen to sea level rise. In: *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 151, 246–255, 2014a.

Schindler, M.; Karius, V.; Deicke, M.; von Eynatten, H.: Measuring sediment deposition and accretion on anthropogenic marshland–Part I: Methodical evaluation and development. In: *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 151, 236–245, 2014b.

Silva, H.; Dias, J.; Caçador, I.: Is the salt marsh vegetation a determining factor in the sedimentation processes? In: *Hydrobiologia*, 621 (1), 33–47, 2009.

Stock, M.: Patterns in surface elevation change across a temperate salt marsh platform in relation to sea-level rise. In: *Coastline Reports*, 17 (3), 33–48, 2011.

Strickler, A.: Beiträge zur Frage der Geschwindigkeitsformel und der Rauigkeitszahlen für Ströme, Kanäle und geschlossene Leitungen. Bern, Schweiz: Eidg. Amt für Wasserwirtschaft, 1923.

Suchrow, S.; Pohlmann, N.; Stock, M.; Jensen, K.: Long-term surface elevation changes in German North Sea salt marshes. In: *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 98, 71–83, 2012.

Temmerman, S.; Bouma, T. J.; Govers, G.; Wang, Z. B.; De Vries, M. B.; Herman, P. M. J.: Impact of vegetation on flow routing and sedimentation patterns: three-dimensional modeling for a tidal marsh. In: *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, 110, F04019, 2005.

Temmerman, S.; Bouma, T. J.; Van de Koppel, J.; Van der Wal, D.; De Vries, M. B.; Herman, P. M. J.: Vegetation causes channel erosion in a tidal landscape. In: *Geology*, 35 (7), 631–634, 2007.

Temmerman, S.; Moonen, P.; Schoelynck, J.; Govers, G.; Bouma, T. J.: Impact of vegetation die-off on spatial flow patterns over a tidal marsh. *Geophysical Research Letters*, 39 (3), L03406, 2012.

Watson, E. B.; Wigand, C.; Davey, E. W.; Andrews, H. M.; Bishop, J.; Raposa, K. B.: Wetland loss patterns and inundation-productivity relationships prognosticate widespread salt marsh loss for southern New England. In: *Estuaries and Coasts*, 40 (3), 662–681, 2017.

Widdows, J.; Pope, N. D.; Brinsley, M. D.: Effect of *Spartina anglica* stems on near-bed hydrodynamics, sediment erodability and morphological changes on an intertidal mudflat. In: *Marine Ecology Progress Series*, 362, 45–57, 2008.