

## Neuentwicklung von Vegetationstypen (Assoziationen in statu nascendi) an naturnahen neuen Standorten, erläutert am Beispiel der westfriesischen Inseln

– Victor Westhoff –

Wenn wir von Entwicklung von Pflanzengesellschaften reden, meinen wir meistens die Änderungen die sich in der konkreten Phytozönose vollziehen, und die von altersher Sukzession genannt werden. Ihre Forschung gehört zum Teilfachbereich der Syndynamik, früher mit einem weniger glücklichen Terminus als „Syngenetik“ erwähnt. Sukzession sei hier definiert als: die Änderungen in der floristischen Zusammensetzung der Vegetation, die sich vollziehen, wenn eine Phytozönose, also ein konkreter Bestand, entweder entsteht oder in eine andere Phytozönose übergeht. Die methodische Erforschung der Sukzession ist von ELLENBERG und MÜLLER-DOMBOIS musterhaft in ihrem Handbuch „Aims and methods of vegetation ecology“ (1974) dargestellt worden; die Ergebnisse der am meisten einwandfreien Methode, und zwar mittels Dauer-Quadraten, sind von unserem Freunde FRITZ RUNGE in dutzenden Veröffentlichungen bekannt gegeben.

Das Thema ist jedoch ein Anderes, und zwar die Entstehung und Entwicklung von Pflanzengesellschaften im abstrakten, typologischen Sinne, also von Vegetationstypen oder, mit einem genaueren und internationalen Terminus, Phytocoena. Derartige Vorgänge sind nicht ohne weiteres reproduzierbar und meistens einmalig. Sie gehören daher zum historischen Wissenschaftsbereich im Sinne der Einteilung der Biologie von TSCHULOK (1910). Ich bezeichne diesen Zweig der Pflanzensoziologie seit etwa einem halben Jahrhundert als Synepiontologie (WESTHOFF 1947, 1970, 1979; siehe auch WESTHOFF 1959); da jedoch diese Benennung kaum bekannt wurde, darf ich erläutern, daß sie, nach Analogie von etwa Synökologie und Syntaxonomie, aus den Präfix syn- und den Terminus Epiontologie gebildet wurde. Epiontologie ist ein Synonym der Bezeichnung „Historische Pflanzengeographie“.

Es gibt zwar schon längst die auch von BRAUN-BLANQUET verwendete Benennung „Synchronologie“; darunter aber versteht man vielmehr die geschichtliche Entwicklung der Vegetation, wie diese mit palynologischen oder ähnlichen Methoden erforscht werden kann, wie es in der Moorforschung und der Wartenforschung üblich ist. Im angelsächsischen Sprachbereich heißt eine derartige Forschung „paleo-ecology“. Mit Synepiontologie dagegen meine ich die geschichtliche Forschung mittels pflanzensoziologischen Methoden. Es gibt innerhalb dieses Forschungsbereiches zwei Fragestellungen.

Die erste bezieht sich auf die Entstehung in der Vergangenheit. Man kann z.B. fragen, wie die Pfeifengraswiese, im atlantischen Bereich *Cirsio-Molinietum* genannt, historisch entstanden sei (s. auch WESTHOFF 1970). Sie ist eine Mähwiese, eine vom Menschen bedingte halbnatürliche Gesellschaft; die Bestandteile, also die Arten, sind jedoch älter und sollen daher vorher aus anderer, mehr natürlicher Vergesellschaftung herausgetreten und sich in einem neuen Gleichgewicht zusammengefunden haben. Es ist klar, daß man diesen Vorgang nur indirekt studieren kann, indem man untersucht, in welchen mehr natürlichen Phytozöna die Konstituenten sich sonst vorfinden. Ein Beispiel ist das folgende hypothetische Modell der Herkunft der Arten des *Cirsio-Molinietum*:

1. Aus dem *Quercion robori-petraeae*: *Molinia coerulea*.
2. Aus dem *Nardo-Galion saxatilis*: *Danthonia decumbens*, *Pedicularis sylvatica*, *Potentilla erecta*, *Polygala serpyllifolia*, *Succisa pratensis*.
3. Aus dem *Caricion davallianae*: *Carex hostiana*, *Carex pulicaris*, *Galium uliginosum*, *Valeriana dioica*.

4. Aus dem *Caricion curto-nigrae*: *Carex nigra*, *Carex panicea*, *Eriophorum angustifolium*, *Ranunculus flammula*, *Hydrocotyle vulgaris*.
5. Aus dem *Hydrocotylo-Baldellion*: *Cirsium dissectum*, *Hydrocotyle vulgaris*.
6. Unbestimmter Herkunft: *Galium palustre*, *Juncus articulatus*.

Unter Umständen läßt sich eine solche pflanzensoziologische Herkunft auch synchronologisch erfolgen. Ein aufschlußreiches Beispiel ist die Herkunft von Acker-Arten der *Chenopodietalia* aus den *Bidentetalia*.

Ich gehe hierbei von der Voraussetzung aus, daß das *Ericetum tetralicis* keine urwüchsige, sondern eine halbnatürliche Assoziation sei. Man kann da allerdings anderer Auffassung sein; dementsprechend würde sich das Modell etwas ändern. Ich werde auf diesem Forschungsbereich nicht weiter eingehen.

Eine zweite synepiontologische Fragestellung bezieht sich auf Vorgänge, die sich in der Gegenwart vollziehen und welche mit direkten Methoden erforschbar sind. Die Erste ist die Erforschung eines in Entstehung begriffenen, sich neu bildenden Vegetationstyp, eine Assoziation „in statu nascendi“. Das zweite Thema bezieht sich auf allmähliche langfristige Änderungen eines schon bestehenden Typus, Änderungen, die meistens von menschlichem Einfluß bedingt und öfters wie Degradation, also Verarmung, zu deuten sind. Jedermann kennt davon manche Beispiele, wie die Vergrasung der Heide oder die Verarmung der unzureichend gepflegten Mesobrometen.

Beide Vorgänge sind auch als „säkuläre Sukzessionen“ zu deuten. Sie erfordern langjährige Forschung, eine Methodik, die heute leider wenig angewandt werden kann, da die geldgebenden Behörden kurzfristige Forschung erfordern.

Ich werde auf den ersten Fall, die Assoziation in statu nascendi, näher eingehen, jedoch auch Beispiele des zweiten Vorgangs erwähnen.

Auf der Hand liegende Beispiele neu entstehender Assoziationen sind Neophytengesellschaften, wie das *Spartinetum anglicae* auf der Wattenküste. Nur in Einzelfällen jedoch wird man hier tatsächlich von neuen Assoziationen reden. Ich beschränke mich weiterhin auf Gesellschaften, die auf naturnahen Standorten aus einheimischen Arten hervorgehen, obwohl das allmähliche Hinzutreten von Neophyten dabei nicht ausgeschlossen sei.

Meine Beispiele beziehen sich auf die Küstenheiden der westfriesischen Inseln. Ich werde dabei die Sukzessionsverhältnisse mit berücksichtigen, um den Unterschied zwischen Sukzessionsdynamik und synepiontologischer Dynamik hervortreten zu lassen.

Die westfriesischen Inseln gehören zu den Niederlanden und bilden den nördlichsten Teil des Landes. Es gibt deren sieben: in Reihenfolge vom Westen nach Osten sind es: Texel, Vlieland, Terschelling, Ameland, Schiermonnikoog, Rottumerplaat und Rottumeroog. Dier ersterwähnten fünf Inseln sind von Menschen besiedelt; Rottumerplaat und Rottumeroog sind klein, unbewohnt, tragen keine Küstenheiden und werden hier weiterhin außer Betracht bleiben. Ostwärts folgt dann Borkum, als die meist westliche der ostfriesischen Inseln.

Die westfriesischen Inseln sind beträchtlich größer und zeigen eine stärkere Verschiedenheit als die ostfriesischen. Mit der Ausnahme von Texel unterscheiden beide Inselgruppen sich von den nordfriesischen Inseln – Sylt, Amrun und Föhr – dadurch, daß sie völlig aus holozänen Formationen bestehen. Texel hat, wie jene nordfriesischen Inseln, einen pleistozänen Kern. Dagegen unterscheiden die nordfriesischen Inseln sich von allen anderen durch die extreme Kalkarmut des Sandes. Der Sand der west- und ostfriesischen Inseln ist zwar mäßig kalkarm; jedoch ist unter denen eben Texel eine der relativ kalkreichen.

Um die Küstenheiden von den strukturell und floristisch verwandten Küstengesellschaften zu unterscheiden, ist es angebracht, den Begriff „Heide“ noch einmal zu präzisieren. Wir verstehen unter „Heide“ Zwergstrauchgesellschaften, in denen Arten der Familien *Ericaceae* und/oder *Empetraceae* dominieren. Es gibt zwar einen Grenzfall, das *Pyrolo-Salicetum*, das wir später näher erörtern werden; hier dominieren auf manchen Inseln *Empetrum nigrum* und *Salix repens* var. *argentea* zusammen, indem in anderen Fällen, wie auf Schiermonnikoog, *Empetrum* fehlt. Aus diesem Grunde rechnet DE SMIDT in seiner Küstenheidenarbeit von 1977 das *Pyrolo-Salicetum* nicht zu den Heiden. Ich bin jedoch mit dem nächsten Monographen,

BARENDREGT (1982), einverstanden, daß es angebracht ist, diese Assoziation dennoch in den Küstenheiden unterzubringen.

In vegetationsdynamischer Hinsicht unterscheiden die Küstenheiden sich dadurch wesentlich von den Heiden des Binnenlandes, daß sie natürlichen Ursprungs sind. Die Heiden des Landesinneren sind bekanntlich das Ergebnis der Waldzerstörung durch den Menschen. Sie sind daher als halb-natürlich zu betrachten. Auf den friesischen Inseln dagegen sind die Heiden nicht aus Wäldern hervorgegangen; sie sind das Ergebnis einer primären Sukzession.

Um jene Sachlage recht verstehen zu können, ist es angebracht, kurz auf die Kulturgeschichte der Inseln einzugehen. Es ist nämlich nicht so, daß der Küstenbereich von Natur aus waldfrei wäre. Schon in 1934 schrieb der hervorragende Dünenvegetationsforscher WOUTER VAN DIJEN mit Recht: „der waldfreie Küstensaum ist überhaupt ein Wahn“. Auch REINHOLD TÜXEN hat immer betont, daß der Meeresküstenbereich, mit Ausnahme der Salzwiesen, sich letzten Endes zum Wald entwickelt, von einzelnen Extremfällen abgesehen. Daß die Primärsukzession dennoch nicht schon längst zur Waldbildung vorgeschritten ist, läßt sich nur dadurch erklären, daß menschlicher Einfluß immer die Waldentwicklung vorgebeugt hat.

Die westfriesischen Inseln sind schon sehr lange bewohnt. Archäologische Funde auf Texel datieren von 2000 v. Chr., auf Terschelling von 600 n. Chr. Nach den Chroniken war Schiermonnikoog im 14. Jahrhundert bewohnt, doch aus verschiedenen Gründen ist eine schon viel ältere Besiedlung wahrscheinlich. Solange der Mensch die Inseln bewohnte, hat er sie sehr stark beeinflusst, durch Viehweidung, Raubbau, Ausgrabung von Kaninchen, Sammeln von Brennholz, Dachmaterial und Viehfutter, usw. Die Dünen wurden somit ständig mobilisiert und der Erosion ausgesetzt. Es wurden daher die Pionierstadien der Vegetation begünstigt, während Dauer- und Terminalstadien sich nicht oder kaum entwickeln konnten.

Auf Terschelling und Ameland ist die Dünenlandschaft südlich von Dörfern und Kulturland begrenzt. Man nennt diese Ländereien bei uns „Polder“; sie entsprechen dem deutschen Begriff „Koog“. Da die Bevölkerung Interesse daran hatte, daß ihre Häuser und Ländereien nicht von Sand überschüttet wurden, schonten sie die benachbarten Dünenstreifen. Es ergab sich die Folge, daß die Sukzession sich in diesem Streifen etwas weiter entwickeln konnte: es kam zur Heidebildung. Sowohl auf Terschelling wie auf Ameland bildete der Haupttyp der Küstenheide somit vorher einen charakteristischen Gürtel zwischen Kulturland und mobilen Dünen. Nur an Nordhängen, also zersplittert, fand sich auch außerhalb dieses Gürtels ein besonderer Heidetyp, das *Polypodio-Empetretum*, auf das ich später eingehen werde.

Da Heiden vorher nur vom Pleistozän bekannt waren, zog BOLDINGH (1912) aus dieser Sachlage den Fehlschluß, daß jene Gürtel zum Pleistozän gehörten. Daß diese Heiden sich nicht zum Wald entwickeln konnten, ist teilweise dadurch zu erklären, daß die Bevölkerung die Heide zusätzlich benutzte für Brennholz, Plaggen und Viehweide. Zum vielleicht größeren Teil war das Fehlen der Waldentwicklung aber eine Folge der geringen Akzessibilität: es gab auf den Inseln kaum eine Quelle, aus der die Samen herkommen könnten. Zwar gab es im Kulturland Erlenhecken und Erlenhaine um Entenkojen, aber zur Waldbildung in der Heide war die Erle ja nicht gerade der geeignete Baum.

Wenn wir die Küstenheiden natürlich nennen, trifft das also nur insoweit zu, daß sie nicht aus Wald, sondern aus einer primären Sukzession hervorgegangen sind; man soll sich aber vor der Vorstellung hüten, daß sie nicht vom Menschen beeinflusst wären.

Auf Terschelling, Vlieland und Ameland änderten sich die Verhältnisse erst im Anfang des heutigen Jahrhunderts, als die Staatsforstverwaltung die Dünenbeweidung verbot, die Festlegung der Dünen förderte, und Forsten pflanzte, aus denen sich mit der Zeit Baumsamen rekrutieren konnten. Auf Texel waren die Verhältnisse etwas verschieden, indem die freie und allgemeine Dünenbeweidung da schon viel früher eingestellt wurde, etwa in 1640 (WESTHOFF & VAN OOSTEN, im Druck). Dementsprechend waren Küstenheiden in den Texeler Dünen schon länger da als auf den anderen Inseln. Schiermonnikoog bildet eine Ausnahme in anderer Hinsicht: hier finden sich Küstenheiden nur sehr kleinräumig; meist im inneren Dünensaum. Die Ursache dafür ist, daß die Schiermonnikooger Dünen aus geomorphologischen Gründen beträchtlich jünger und daher kalkreicher sind als diejenigen der übrigen Inseln.

Ich werde jetzt auf die unterschiedlichen Gesellschaften der Küstenheiden eingehen. Es gibt deren fünf Assoziationen, und zwar zwei im trockenen Bereich der Xeroserie, drei im feuchten Bereich der Hygroserie:

<i>Carici-Empetretum</i> <i>Polypodio-Empetretum</i>	}	Xeroserie	<i>Pyrolo-Salicetum</i> <i>Salici-Empetretum</i> <i>Empetro-Ericetum tetralicis</i>	}	Hygroserie
---	---	-----------	---	---	------------

Die Sukzessionsverhältnisse sind in den Schemata 1 und 2 wiedergegeben worden. Diese wurden schon früher veröffentlicht (WESTHOFF 1959), sind aber seitdem etwas abgeändert.

Gute Tabellen des heutigen Gefüges der Küstenheiden-Gesellschaften gibt BARENDREGT (1982). Zu berücksichtigen sind jetzt zuerst die Trennarten sowie die Synökologie und die Syndynamik, also die unterschiedlichen Stellen in der Sukzession. Von Interesse sind weiterhin die synepiontologischen Vorgänge, also die Änderungen, die sich im Laufe der Jahrzehnte in der typischen Ausbildung der einzelnen Assoziationen vollzogen haben.

Die vier ersterwähnten Assoziationen werden im allgemeinen zum Verband *Empetrium nigri* BÖCHER 1943 und zwar zum Unterverband *Carici-Empetrenion* SCHUBERT 1960 gestellt; in letzterem sind die nordatlantischen und borealen Küstenheiden erfaßt. SCHUBERT (1960) machte dabei zwischen trockenen und nassen Heiden keinen Unterschied. Mit BARENDREGT (1962) bin ich jedoch der Meinung, daß die ausgesprochen hygrophile Assoziation *Empetro-Ericetum* zum *Ericion tetralicis* gestellt werden soll.

Ein Problem des *Carici-Empetrenion*, sowie des *Empetrium* überhaupt ist wohl, daß der Verband kaum Kennarten aufweist. *Empetrum nigrum*, von PREISING als Kennart erwähnt, kommt auch mit hoher Präsenz in Heiden des nördlichen Binnenlandes sowie im *Empetro-Ericetum* der Küstendünen vor. Bezeichnend ist nach BARENDREGT (1982) die Kombination von *Empetrum nigrum* und *Carex arenaria*. Eine Reihe von Differentialarten trennt dagegen das *Carici-Empetrenion* von den Heiden des Festlandes: *Ammophila arenaria*, *Hieracium umbellatum* var. *linariifolium*, *Lotus corniculatus*, *Calamagrostis epigeios*, *Cladonia furcata*, sowie manche Arten, die auf einzelne Assoziationen des Unterverbandes beschränkt sind, wie *Polypodium vulgare*, *Genista tinctoria*, *Juncus alpino-articulatus* ssp. *atricapillus*, *Juncus arcticus* ssp. *balticus* und *Carex trinervis*. Negativ unterscheidet das *Carici-Empetrenion* sich von den Festlandheiden durch das Fehlen von *Genista pilosa*, *Galium saxatile* und *Dicranum spurium*.

DE SMIDT (1975, 1977) hat darauf hingewiesen, daß die floristischen Eigenheiten des *Carici-Empetrenion* sich teilweise aus dem Einfluß des ozeanischen Klimas herleiten lassen, teilweise aus Nährstoffzufuhr vom Meereswind und dem jungen, nicht oder kaum podsolierten Boden. Ersteres trifft wohl zu für *Juncus alpino-articulatus* und *Carex trinervis*, letzteres für die meisten anderen Trennarten wie *Genista tinctoria*, *Lotus corniculatus* und *Calamagrostis epigeios*.

Das *Carici-Empetrenion* weist außerdem auch zirkumboreale Züge auf; vor allem in der Häufigkeit und Menge von *Empetrum nigrum*. Auf manche anderen Arten werde ich bei den einzelnen Assoziationen eingehen.

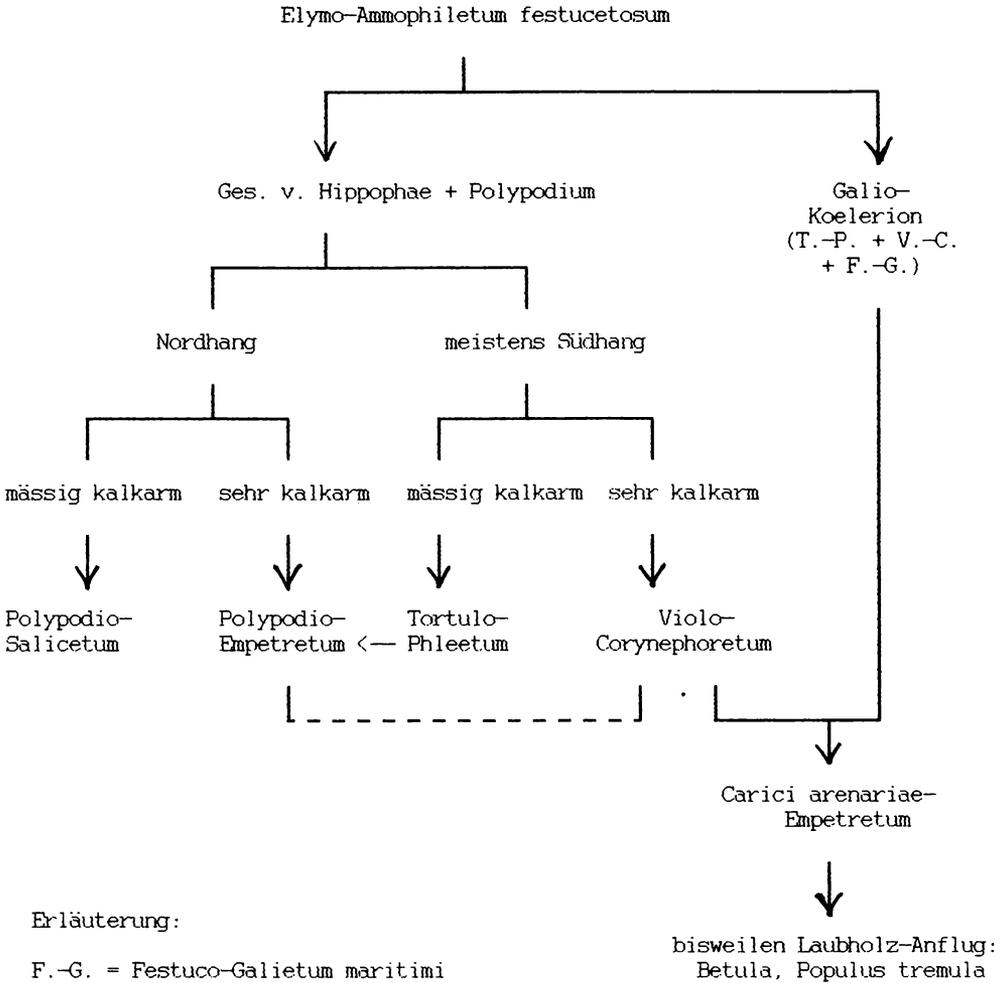
TÜXEN und KAWAMURA 1975 haben als einzige Assoziation des *Carici-Empetrenion* das *Carici-Empetretum* beschrieben, mit den Kenn- und Trennarten des Unterverbandes. Schon viel früher, und zwar 1947, hatte ich jedoch mehrere Assoziationen des Unterverbandes unterschieden; diese sind von BARENDREGT in seiner Monographie (1982) übernommen worden.

Ich werde jetzt die einzelnen Assoziationen in der syndynamischen Reihenfolge besprechen und fange an mit der Xeroserie (Schema 1), da die Trockendünen in geomorphologischer und landschaftsökologischer Sicht älter sind als die feuchten und nassen Dünentäler.

Ein auffälliges Merkmal der etwa älteren trockenen Graudünen ist der starke und scharfe Unterschied zwischen Nord- und Südhang. Die Südexposition ist meistens von einer offenen Gesellschaft mit Hemikryptophyten, Sommertherophyten, Moose und vor allem Flechten besiedelt, dem *Violo-Corynephoretum*. Der Nordhang dagegen ist mit einem dichten, dunkelgrünen farnreichen Zwergstrauchteppich überlagert, in dem *Empetrum nigrum* völlig vorherrscht. Dazwischen wächst konstant und frequent *Polypodium vulgare*. Die Kombination dieser zwei Arten ist das Hauptmerkmal der Assoziation *Polypodio-Empetretum* WESTHOFF

SCHEMA 1.

Vereinfachtes Schema der Xeroserie auf den westfriesischen Inseln



ex DEN HARTOG 1951. Die Gesellschaft ist reich an Moosen, wie *Dicranum scoparium*, *Pseudoscleropodium purum*, *Pleurozium schreberi*, *Hypnum jutlandicum* und *Rhytidiadelphus triquetrus*, wie auch an Flechten, vor allem *Cladina*-Arten wie *Cladina portentosa*, weiterhin *Peltigera polydactyla*, *Peltigera canina* und *Cetraria glauca*. Ursprünglich war die Gesellschaft von dem nordischen Pflanzensoziologen VAN DIEREN (1934) dementsprechend als „*Empetretum* + *Muscetum*“ beschrieben worden. Die Assoziation zeichnet sich außerdem durch eine mehrere Zentimeter dicke Rohhumusschicht aus.

In der Sukzession löst das *Polypodio-Empetretum* meistens eine Pionier-Strauchgesellschaft von *Hippophae rhamnoides* und *Polypodium vulgare* ab, welche die jüngeren, noch etwas kalkhaltigen Graudünen besiedelt. Ihrerseits geht diese Gesellschaft aus den Weißdünen des *Elymo-Ammophiletum* hervor. Man kann öfters beobachten, wie *Empetretum* sich auf verstorbenen

Sträuchern des Sanddorns fast meterhoch hinaufzieht. Es ist allerdings nicht so, daß *Empetrum Hippophae* im Konkurrenzkampf verdrängen würde; der Sanddorn stirbt aus anderen Ursachen, auf die ich jetzt nicht eingehen kann, zuerst ab (s. OREMUS 1982, MAAS et al. 1983, ZOON 1986).

Wenn stellenweise das *Hippophae*-Gestrüpp fehlt, z.B. weil der Boden zu beweglich oder auch primär zu kalkarm ist, kann das *Polypodio-Empetretum* sich jedoch auch aus dem *Tortulo-Phleetum arenarii* oder dem *Violo-Corynephorum* entwickeln.

In synepiontologischer, als entwicklungsgeschichtlicher Sicht ist das *Polypodio-Empetretum* wohl die älteste Küstenheide der Trockendünen. Es gab sie schon vorher in den vom Menschen ausgebeuteten Dünen, längst bevor der Ausnutzung von den Behörden Schranken gesetzt wurden. Erst danach konnten die älteren Stadien sich flächenmäßig ausbreiten. Dementsprechend ist das *Polypodio-Empetretum* während der letzten sechs Jahrzehnte auffällig gleich geblieben. Die Assoziation war schon längst pflanzensoziologisch gesättigt.

Wir kommen jetzt zu jener flächenmäßigen, nicht vom Relief bedingten Küstenheide, die sich, wie gesagt, vorher nur in schmalen Streifen dem Kulturland entlang behaupten konnte. Diese Assoziation wird jetzt als *Carici arenariae-Empetretum* TÜXEN et KAWAMURA 1975 em. BARENDREGT 1982 angesprochen. Ihre historische Entwicklung, besonders auf der Insel Terschelling, ist interessant. Als ich in 1937 anfang, die Pflanzenwelt der westfriesischen Inseln zu studieren, begann die Trockenheide ebenfalls, sich in dem weiter vom Kulturland entfernten Dünengelände zu entwickeln. Es hat somit nach dem Einstellen der Dünenutzung und der Beweidung etwas mehr als ein Vierteljahrhundert gebraucht, ehe die Sukzession dazu ausreichend weit fortgeschritten war. Allerdings war die Verschiedenheit dieser jungen Heiden derzeit noch recht gering. So ist es zu erklären, daß ich die Trockenheide und die *Calluna*-reiche Feuchtheide der Inseln damals als zwei Subassoziationen einer einzigen Assoziation auffaßte, die ich derzeit *Empetretum-Genistetum tinctoriae* nannte, mit den Subassoziationen *caricetosum arenariae* und *molinietosum*. Während der Weiterentwicklung sind die Unterschiede zwischen beiden jedoch immer stärker geworden; eine Zweiteilung in ein *Carici-Empetretum* und ein feuchtes *Salici-Empetretum* ist jetzt durchaus angebracht.

Eine auffällige und in der Blütezeit besonders schöne Ausbildung des *Carici-Empetretum* ist seine Subassoziation *rosetosum pimpinellifoliae*, in der die weißblühende Bibernelle den Aspekt bedingt.

Das Bodenprofil des älteren *Carici-Empetretum* zeigt eine einige Zentimeter dicke Streuschicht, A<sub>0</sub>, eine stark humushaltige, braune A<sub>1</sub> und auch schon eine beginnende, bis 5 cm dicke leichte Podsolierung.

Die Trockenheide entwickelt sich aus den Rasen der Graudünen, dem Verbands *Galio-Koelerion* zugehörig, und zwar aus dem *Tortulo-Phleetum*, dem *Violo-Corynephorum* oder (bei leichter Beweidung) dem *Festuco-Galietum maritimi*. Räumliche Übergänge zwischen *Carici-Empetretum* und *Polypodio-Empetretum* finden sich an Flachhängen, vor allem am Fuß steilerer Nordhänge.

Die Weiterentwicklung des *Carici-Empetretum* ist auf der Insel Terschelling genau verfolgt worden. In dem Naturreservat Landrummer Heide – 14 ha groß –, wurde im Jahre 1929 die Beweidung völlig beendet. Während der ersten zehn Jahre danach starb die vorher dominierende *Calluna vulgaris* allmählich ab; sie wurde von einem Mosaik kleiner *Empetrum*-Bestände und von Flechten-Beständen ersetzt. Zwischen 1940 und 1945 wurde ein kleiner Teil gemäht; hier kam *Calluna* wieder zur Vorherrschaft. Auf dem größeren, nicht gemähten Teil hatte *Calluna* sich zwischen 1950 und 1960, also 25 Jahre nach der Gründung des Reservats, wiederhergestellt, nun jedoch nicht in geschlossener Formation, sondern im Mosaik mit Beständen von *Salix repens* var. *argentea* und *Empetrum nigrum*. Diese drei Arten verhielten sich während längerer Zeit zusammen in zyklischer Sukzession; es hatte den Anschein, daß das ganze Anordnungsmuster ein Endstadium darstellte. Seit etwa 1980 sind die Verhältnisse aber geändert. Anflug von Birken, bisweilen *Populus tremula* und leider auch immer mehr *Prunus serotina* breitet sich aus. Zum Teil ist diese Bewaldung wohl vom saueren Regen begünstigt, zum Teil jedoch als natürliche Sukzession zu deuten, es sei denn, daß die benachbarten Forsten den Samenflug ermöglichten.

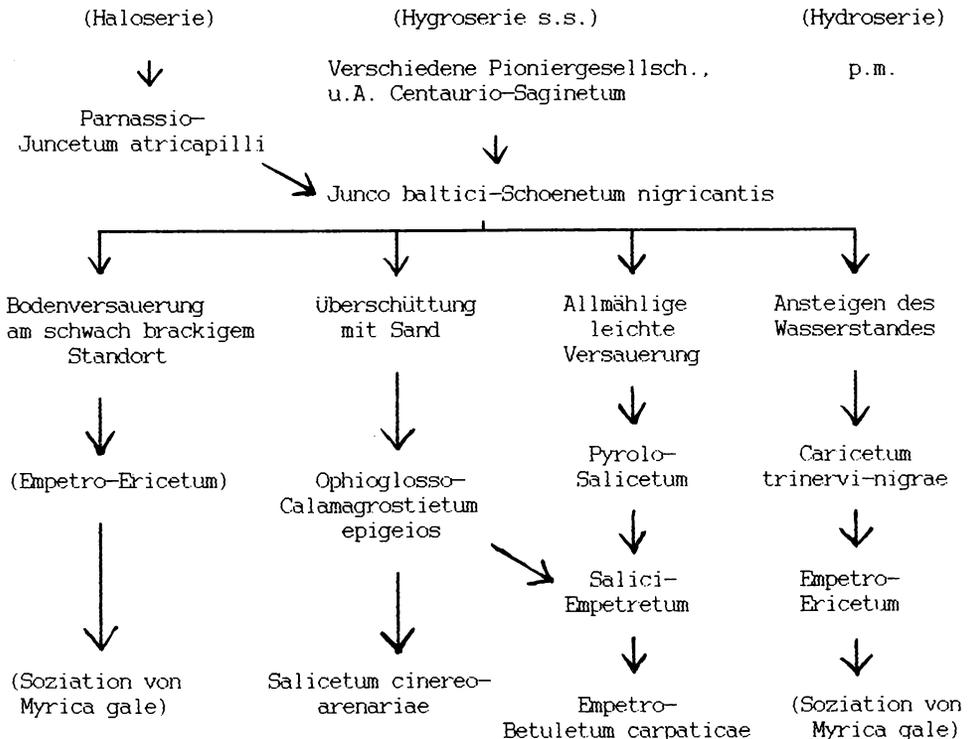
Wir kommen jetzt zu den feuchten Heiden als Teil der Hygroserie (Schema 2), wo die Verhältnisse etwas komplizierter sind als in den trockenen Dünen. Es sei nebenbei bemerkt, daß mit der Hygroserie in unserem Sinne nur Süßwasser-Vegetation gemeint ist, also keine Salzwiesen.

Es lassen sich da zwei Hauptlinien unterscheiden: eine Hydroserie, wo der Boden ständig überflutet wird, und eine Hygroserie im engeren Sinne, mit Wechselnässe, im Winter und im Frühling überflutet, im Sommer und Vorherbst trockenfallend. Für unser Thema ist hauptsächlich die zweite Gruppe von Bedeutung. Es sei jedoch darauf hingewiesen, daß die Sukzession der nasseren Gruppe, also der Hydroserie, öfters in sommertrockenen Dünentälern anfängt. Je nachdem wie die Küste anwächst und die Außendünen sich erhöhen, steigt der Wasserstand in den Dünentälern an; diese versumpfen dann allmählich, und die Hygroserie geht in Hydroserie über.

Die Kerngesellschaft der wechselfeuchten Dünentäler ist die Assoziation des schwarzen Kopfriedes, das *Junco baltici-Schoenetum* WESTHOFF 1947, zum *Caricion davallianae* zu stellen. Kennarten sind, außer *Schoenus nigricans*, *Liparis loeselii*, *Parnassia palustris*, *Epipactis palustris*, *Dactylorhiza incarnata*, *Pedicularis palustris*, *Eleocharis quinqueflora*, und weiterhin die Laubmoose *Campylium stellatum*, *Campylium polygamum*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Drepanocladus aduncus* und *Fissidens adianthoides*, sowie die Lebermoose *Preissia quadrata*, *Moerckia hibernica*, *Pellia endiviifolia* und *Riccardia chamaedryfolia*. Als litorale Trennarten, welche die Assoziation gegen den *Caricion davallianae* des Binnenlandes differenzieren, sind zu erwähnen: *Carex oederi* ssp. *pulchella*, *Carex trinervis*, *Juncus alpino-articulatus* ssp. *atricapillus*, *Euphrasia stricta* ssp. *arctica*, und die boreale Art *Juncus arcticus* ssp. *balticus*, die hier ihre Südgrenze erreicht und nach der die Assoziation benannt wurde.

SCHEMA 2.

Vereinfachtes Schema eines Teils der Hygroserie auf den westfriesischen Inseln



Nach dem *Junco baltici-Schoenetum* kann die Sukzession in vier verschiedenen Richtungen weitergehen:

- 1) durch allmähliche Bodenversauerung, eventuell mit leichter Sandüberschüttung. Dies ist als der Normalfall zu betrachten;
- 2) durch stärkere Überschüttung mit Sand;
- 3) durch eine schnellere Versauerung, die meistens im Kontakt mit schwach brackigen Standorten stattfindet;
- 4) durch allmähliche Überschwemmung.

In ersterem Fall, also bei allmählicher Bodenversauerung, führt die Entwicklung zu einer Zwergstrauch-Gesellschaft, in der *Empetrum nigrum* und *Salix repens* var. *argentea* zusammen oder auch abwechselnd vorherrschen. Kennarten sind da: *Pyrola rotundifolia*, *P. minor*, *Monotropa hypopitys*, *Gymnadenia conopsea* ssp. *densiflora*, sowie mehrere Pilze, von denen ich nur erwähne: *Inocybe agarhii*, *Russula laccata*, *Lactarius mitissimus* und *Flammulaster carpophiloides*. Der Pilzreichtum dieser Gesellschaft ist durch die Ektomykorrhiza von *Salix repens* bedingt.

Diese Assoziation ist als *Pyrolo-Salicetum* WESTHOFF (1947) ex BARENDREGT 1982 beschrieben worden. Sie stellt sowohl einen Grenzfall der Küstenheiden überhaupt wie auch des *Empetrium*-Verbandes dar; sie leitet zum *Salicion arenariae* über, einem Verband, der allerdings kaum aufrechtzuerhalten ist. Nach DOING (1966) wäre es angebracht, diese beiden Verbände zum *Empetro-Salicion arenariae* zu vereinigen.

Das *Pyrolo-Salicetum* ist auffällig heteroton; die Aufnahmen gehen beträchtlich auseinander, und die Zahl der Arten mit niedriger Stetigkeit ist daher hoch. Ein anderes Merkmal ist der ansteigend zirkumboreale Charakter der Assoziation. Während der letzten Jahrzehnte reichert sie sich mit neuen und zwar borealen oder boreo-montanen Arten an, wie *Trientalis europaea*, *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Lycopodium annotinum* und *L. selago*. Zum Teil sind diese Neukömmlinge in den Niederlanden überhaupt Neophyten. Sowohl diese Artenanreicherung wie auch die Heterotonie und die syntaxonomische Unbestimmtheit weisen darauf hin, daß wir es hier mit einer sich neu entwickelnden Assoziation zu tun haben, nicht im Sinne von Sukzession, sondern in dem Sinne, daß sich ein neuer Vegetationstypus bildet, eine Assoziation in statu nascendi. Die Ursache dieser Evolution ist die schon erwähnte, ab 1910 eingesetzte Dünenpflege, welche die Entwicklung der älteren Sukzessionsstadien begünstigte auf Kosten der Pioniergesellschaften. Es liegt hier also das paradoxe Verhältnis vor, daß die Landschaft durch Eingriffe vom Menschen natürlicher geworden ist.

Es ist daher zu erwarten, daß im Laufe der Zeit sich noch mehrere boreale Neophyten ansiedeln werden, wenn allerdings der heutige Waldanflug es nicht vorbeugt. In Betracht kommen z.B. *Listera cordata*, *Linnaea borealis*, *Moneses uniflora*, *Corallorhiza trifida*, *Orthilia secunda*, *Pyrola chlorantha*, *Cornus suecica* und *Epipogium aphyllum*.

Bei weitergehender Bodenversauerung und Profilbildung geht das *Pyrolo-Salicetum* allmählich in eine andere Küstenheidegesellschaft über: das *Salici-Empetretum* FUKAREK 1961. Diese Assoziation ist das bodenfeuchte Gegenstück des trockenen *Carici-Empetretum*. Sie ist vor allem von *Genista tinctoria*, und zusammen mit dem *Carici-Empetretum* von *Genista anglica* und *Lycopodium clavatum* charakterisiert. In der Strauchschicht herrschen *Empetrum nigrum*, *Salix repens* var. *argentea* und *Calluna vulgaris* vor; dazu gesellen sich immer *Erica tetralix* und *Carex trinervis*, öfters auch *Potentilla erecta*, *Calamagrostis epigeios* und *Hieracium umbellatum*. Der Boden zeigt eine beträchtliche A<sub>0</sub>, eine deutliche Rohhumusschicht und eine beginnende Podsolierung.

Es ist von Interesse zu erwähnen, daß die feuchte Küstenheide sich im vergangenen halben Jahrhundert geändert hat. Dieses ergibt sich aus dem Vergleich meiner Tabellen aus den Jahren 1937–1946 mit denen von BARENDREGT aus den achtziger Jahren (s. Tabelle 1). Manche Arten zeigen eine stark verringerte Stetigkeit, wie *Lotus uliginosus* var. *villosus*, *Genista tinctoria*, *Genista anglica*, *Calluna vulgaris*, *Molinia coerulea*, *Anthoxanthum odoratum* und *Hypo-*

*choeris radicata*. Dagegen hat *Dactylorhiza maculata* spektakulär zugenommen, und dazu haben sich Präsenz und Menge von *Hypnum jutlandicum*, *Dicranum scoparium* und *Cladina portentosa* vermehrt. Diese Abänderungen deuten auf weitergehende Versauerung und Bodenbildung hin.

In den letzten Jahrzehnten ist stellenweise eine Sukzession vom *Salici-Empetretum* zu einem offenen Birkenwald zu beobachten. Die Birken in diesen lichten Hainen sind habituell der subarktischen *Betula tortuosa* ähnlich, sind aber vielmehr zu *Betula carpatica* zu stellen, einer Unterart von *Betula pubescens*. Dieser Klimaxwald ist von S. VAN DER WERFF (mscr.) als *Empetro-Betuletum carpaticae* beschrieben worden. Einige Trennarten der Heide gegenüber sind *Lonicera periclymenum*, *Juniperus communis* und die Pilze *Leccinum scabrum*, *Tricholoma flavobrunneum*, *Lactarius pubescens* und *Russula flava*. Auch dieser Birkenwald ist als eine neuentstandene Assoziation, also in statu nascendi, zu betrachten.

Eine mehr eutrophe und nitrophile Ausbildung des *Betula carpatica*-Gebüsches beobachteten wir auf der ostfriesischen Insel Norderney.

Tabelle 1.

Änderungen in der Stetigkeit, die im Laufe von 50 Jahren im *Salici-Empetretum* eingetreten sind.

	Damals: 1937–1946	Jetzt: 1980–1988
Kenntaxa:		
<i>Genista anglica</i>	V	III
<i>Genista tinctoria</i>	IV	II
Sonstige:		
I. <u>Verringert</u> :		
<i>Calluna vulgaris</i>	V	III
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	III	r
<i>Molinia coerulea</i>	III	I
<i>Lotus uliginosus</i> var. <i>villosus</i>	III	r
<i>Hypochoeris radicata</i>	II	r
II. <u>Angestiegen</u> :		
<i>Dactylorhiza maculata</i>	–	II
<i>Hypnum jutlandicum</i>	III	V
<i>Dicranum scoparium</i>	III	V
<i>Pleurozium schreberi</i>	I	IV
III. <u>Nicht signifikant geändert</u> :		
<i>Empetrum nigrum</i>	V	V
<i>Salix repens</i>	V	V
<i>Erica tetralix</i>	V	V
<i>Calamagrostis epigeios</i>	III	IV
<i>Potentilla erecta</i>	IV	III
<i>Hieracium umbellatum</i>	III	II
<i>Danthonia decumbens</i>	II	II
<i>Festuca ovina</i> ssp. <i>tenuifolia</i>	II	III
<i>Pseudoscleropodium purum</i>	II	II
<i>Luzula campestris</i>	II	II

Die letzte Assoziation in unserer Reihe, das *Empetro-Ericetum* (R. TÜXEN 37) WESTHOFF ex DE SMIDT 75, weicht beträchtlich von den bisher erwähnten Gesellschaften ab. Sie gehört nicht zum *Carici-Empetrenion*, sondern zum *Ericion tetralicis*. Diese Gesellschaft findet sich nur in Dünentälern, die im Winter öfters überflutet sind und wo das Grundwasser im Sommer bis an die Oberfläche reichen kann. Die Zwergstrauchschicht ist niedriger, und der Boden weist ein Gleyprofil auf. *Erica tetralix* und *Salix repens* var. *argentea* herrschen vor, aber *Calluna* und *Empetrum* sind meistens dabei. Trennarten mit Bezug auf den *Empetrenion* sind z. B. *Eriophorum angustifolium*, *Drosera rotundifolia*, *Aulacomnium palustre*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Carex panicea* und *Zygonium ericetorum*. Trennarten dem binnenländischen *Ericetum* gegenüber sind die schon mehrfach erwähnten litoralen Arten wie *Juncus arcticus* ssp. *balticus*, *Carex trinervis* und *Juncus alpino-articulatus* ssp. *atricapillus*. Eine auffällige, aber nur örtliche Erscheinung ist der aus Nordamerika hergekommene Neophyt *Oxycoccus macrocarpos*, der in der Mitte des 19. Jahrhunderts durch Schiffbruch auf Terschelling gelangt ist. Zu Unrecht haben DE SMIDT 1977 und BARENDREGT 1982 diese Art als Kennart des *Empetro-Ericetum* betrachtet; mit gleicher Mächtigkeit gedeiht sie in nasseren Standorten, und zwar in dem zum *Caricion curto-nigrae* gehörigen *Caricetum trinervi-nigrae*, einem Düental-Sumpf.

Das Areal der Assoziation reicht vom Baltikum bis an die Südgrenze des Wattendistriktes bei Bergen in Holland. Sie wurde ursprünglich von LIBBERT 1940 erwähnt, und zwar als Subassoziation des *Ericetum tetralicis*. Ich habe sie 1947 als *Empetro-Ericetum* beschrieben, jedoch ohne veröffentlichte Tabelle. Dieser Name wurde von WESTHOFF und DEN HELD 1969 und von DE SMIDT 1975 übernommen; er wurde von DE SMIDT 75 mit einer Tabelle validiert. Nach BARENDREGT wäre der korrekte Name *Salici-Ericetum* (TÜXEN und BUCHWALD 42) RUNGE 1966; das trifft aber nicht zu, weil die Benennung bei TÜXEN & BUCHWALD ein nomen nudum betrifft und die Validierung durch RUNGE 66 unzureichend war (Artikel 6 der Code der Pflanzensoziologischen Nomenklatur, BARKMAN et al., 1986).

Wenn man die Tabellen des *Empetro-Ericetum* von mir aus den Jahren 1937–1946 und von BARENDREGT aus 1982 vergleicht, bekommt man den Eindruck, daß diese Assoziation sich erst während des 20. Jahrhunderts vollständig entwickelt hat (s. Tabelle 2). In der früheren Ausbildung fehlen manche (wenigstens lokale) Kenn- und Trennarten wie *Cephalozia bicuspidata*, *Gymnocolea inflata*, *Aulacomnium palustre* und *Eriophorum angustifolium*. Andererseits sind einige Arten stark zurückgegangen, und zwar *Pedicularis sylvatica*, *Lotus uliginosus* var. *villosus* und *Peltigera canina*. Mit dem heutigen *Empetro-Ericetum* hatte die Gesellschaft zwar die Dominanz von *Erica tetralix* wie auch eine ähnliche Stetigkeit mancher anderen Arten gemein, z. B. *Carex panicea*, *Drosera rotundifolia* und *Zygonium ericetorum*. Dagegen enthielt sie damals einige Arten, die jetzt von BARENDREGT als Trennarten einer Subassoziation des *Salici-Empetretum* aufgefaßt werden, und zwar *Dactylorhiza maculata*, *Platanthera bifolia*, *Oxycoccus macrocarpos* und *Luzula multiflora*. Wie im Fall des *Salici-Empetretum* ist dieses Phänomen fortschreitender Bodenversauerung zuzuschreiben, die teilweise ein natürlicher Vorgang sein mag, jedoch wohl vom anthropogenen sauren Niederschlag mitbedingt wurde.

Die Entstehungsweise des *Empetro-Ericetum* ist nur teilweise bekannt. Die Gesellschaft kann auf schwach brackigen Standorten unmittelbar aus dem *Junco baltici-Schoenetum* hervorgehen. Öfters aber entwickelt sie sich aus nasseren Beständen, und zwar solche des *Caricetum trinervi-nigrae*, wenn diese entweder entwässert oder mit Sand überschüttet werden.

Das *Empetro-Ericetum* ist eine Dauergesellschaft. Sukzession kann zu einem Gestrüpp von *Myrica gale* führen, jedoch nur auf Terschelling, da diese Art auf den anderen Inseln fehlt. Das heutzutage häufige Auftreten von *Salix cinerea*, *S. aurita* und *Betula pubescens* ist meines Erachtens nicht als natürliche Entwicklung, sondern als eine vom Menschen, und zwar vom sauren Regen bedingte Degradation zu deuten. Diese Waldbildung im *Empetro-Ericetum* findet sich besonders auf der Insel Schiermonnikoog.

Zum Schluß sei erwähnt, daß die Küstenheiden der westfriesischen Inseln größtenteils in Naturreservaten liegen und da bisher zweckmäßig gepflegt werden. Es ist unsicher, ob das so weitergehen wird, da unsere heutige Regierung dem Naturschutz feindselig gegenübersteht. Hoffen wir aber, daß diese Landschaften erhalten bleiben. Sie gehören zu den wertvollsten Naturschutzgebieten unseres Landes.

Tabelle 2.

Änderungen in der Stetigkeit, die im Laufe von 50 Jahren im *Empetro-Ericetum* eingetreten sind.

	Damals: 1937–1946	Jetzt: 1980–1988
I. <u>Verringert:</u>		
<i>Dactylorhiza maculata</i>	IV	I
<i>Empetrum nigrum</i>	V	III
<i>Pedicularis sylvatica</i>	IV	II
<i>Lotus uliginosus</i> var. <i>villosus</i>	III	I
<i>Luzula multiflora</i>	III	–
<i>Peltigera canina</i>	IV	r
II. <u>Neu erschienen:</u>		
<i>Eriophorum angustifolium</i>	–	III
<i>Gymnocolea inflata</i>	–	III
<i>Juncus conglomeratus</i>	–	II
<i>Festuca ovina</i> ssp. <i>tenuifolia</i>	–	II
<i>Aulacomnium palustre</i>	–	II
<i>Cephalozia bicuspidata</i>	–	II
III. <u>Nicht signifikant geändert:</u>		
<i>Erica tetralix</i>	V	V
<i>Juncus squarrosus</i>	I	I
<i>Calluna vulgaris</i>	III	III
<i>Salix repens</i>	V	V
<i>Drosera rotundifolia</i>	III	II
<i>Molinia coerulea</i>	II	III
<i>Hypnum jutlandicum</i>	II	III
<i>Drepanocladus uncinatus</i>	III	II
<i>Oxycoccus macrocarpus</i>	II	III
<i>Carex panicea</i>	II	II
<i>Carex trinervis</i>	V	V
<i>Zygodonium ericetorum</i>	II	II

## Summary

The various aspects of vegetation dynamics are dealt with. (1) Succession in a stricter sense, i.e. dynamics by which a concrete stand (phytocoenosis) arises or changes its floristic composition and turns over to a stand of another vegetation type (phytocoenon). This process is repeatable and may be experimentally produced. (2) Secular succession, including the arising of a new vegetation type (phytocoenon) not existing before, or again an irreproducible change of such a type on long term. This process is irrepeatable and has a historical character. It includes two aspects: (a) synchronology, i.e. historical development of vegetation as it can be studied by palynological method or a similar one (study of other subfossil remnants); (b) synepiontology, i.e. study of historical vegetation dynamics with phytosociological methods. Synepiontology includes two questions to be posed. (i) which are the sources of the floristic composition of a seminatural phytocoenon? The example of atlantic litter fen (*Cirsio-Molinetum*) is dealt with. This is an indirect method, dealing with a process which took place in the past. (ii) in which way and by which causes arises a new, as yet unknown phytocoenon, an "association in statu nascendi"? This is a direct method, dealing with actual processes.

The paper goes more deeply into the latter point. As an example, the coastal heathlands of the Westfrisian islands are dealt with.

Contrary to inland heaths the coastal heathlands are "natural" in the sense that they are not the result of woodland destruction by man; however, they underwent impact by mankind since time immemorial, preventing succession into woodland. Five associations are discussed, including two communities of the xerosere – *Carici-Empetretum* and *Polypodio-Empetretum* – and three of the hygrosere – *Pyrolo-Salicetum*, *Salici-Empetretum* and *Empetro-Ericetum tetralicis*. Particularly the *Pyrolo-Salicetum* is a newly arisen vegetation type, which could develop since merciless exploitation of the dune area came to an end (mostly about 1900 A.D.) and succession was able to move on from pioneer to climax stages. Paradoxically, the overall vegetation got a more "natural" character due to human impact by conservation. Conservation should not be confused with petrefaction; on the contrary, it allows natural processes to run freely.

## Schrifttum

- BARENDREGT, A. (1982): The coastal heathland vegetation of the Netherlands and notes on inland *Empetrum* heathland. *Phytocoenologia* 10 (4): 425–462.
- BARKMAN, J.J., MORAVEC, J. & RAUSCHERT, S. (1986): Code der pflanzensoziologischen Nomenklatur. *Vegetatio* 67, 3: 145–196.
- BOLDINGH, I. (1912): Over de plantengroei der duinvalleien op Terschelling en over het ontstaan der duinvlakten in het algemeen. *Ned. Kruidk. Archief* 22: 44–54.
- BÖCHER, T.W. (1943): Studies on the plant geography of the north atlantic heath formation; Danish dwarfshrub communities in relation to those of northern Europe. *Biol. Skr.* II, 7. København.
- DIEREN, J.W. VAN (1934): Organogene Dünenbildung, eine geomorphologische Analyse der westfrisischen Insel Terschelling mit pflanzensoziologischen Methoden. *Diss.* Amsterdam. Nijhoff, den Haag.
- DOING, H. (1966): Beschrijving van de vegetatie der duinen tussen IJmuiden en Camperduin. *Meded. Landbouwhogeschool* 66, 13, 63 p.
- ELLENBERG, H. & MÜLLER DOMBOIS, D. (1974): Aims and methods of vegetation ecology. *John Wiley & Sons, New York – London etc.*
- FUKAREK, F. (1961): Die Vegetation des Darsz und ihre Geschichte. *Pflanzensoziol.* 12. G. Fischer, Jena.
- HARTOG, C. DEN (1951): De plantensociologische structuur van de Binnen-Geul. *Nederl. Kruidk. Archief* 58, p. 141–159.
- MAAS, P.W.Th., OREMUS, P.A.I. & OTTEN, H. (1983): Nematodes (*Longidorus* sp. and *Tylenochorhynchus microphasmis* Loof) in growth and nodulation of sea buckthorn (*Hippophae rhamnoides* L.). *Plant and Soil* 73: 141–147.
- OREMUS, P.A.J. (1982): Growth and nodulation of *Hippophaë rhamnoides* L. in the coastal sanddunes of the Netherlands. *Diss.* Utrecht, 116 p.
- PREISING, E. (1949): *Nardo-Callunetea*, zur Systematik der Zwergstrauch-Heiden und Magertriften Europas. *Mitt. Flor.-Soziol. Arbeitsgem. N.F.1.* Stolzenau/Weser.

- RUNGE, F. (1966): Die Pflanzengesellschaften Westfalens und Niedersachsens. Aschendorff, Münster/Westf.
- SCHUBERT, R. (1969): Die zwergstrauchreichen azidophilen Pflanzengesellschaften Mitteldeutschlands. Pflanzensoziologie 11. G. Fischer, Jena.
- SMIDT, J.Th. DE (1975): Nederlandse heidevegetaties. Diss. R.U. Utrecht.  
– (1977): Heathland vegetation in the Netherlands. Phytocoenologia 4 (3): 258–316.
- TSCHULOK, S. (1910): Das System der Biologie in Forschung und Lehre. G. Fischer, Jena.
- TÜXEN, R. & KAWAMURA, Y. (1975): Gesichtspunkte zur syntaxonomischen Fassung und Gliederung von Pflanzengesellschaften, entwickelt am Beispiel des nordwestdeutschen *Genisto-Callunetum*. Phytocoenologia 2: 87–99.
- WESTHOFF, V. (1947): The vegetation of dunes and salt-marshes on the Dutch islands of Terschelling, Vlieland and Texel. Diss. R.U. Utrecht.  
– (1959): The vegetation of Scottish pine woodlands and Dutch artificial coastal pine forests; with some remarks on the ecology of *Listera cordata*. Acta bot. neerl. 8: 422–448.  
– (1970): Vegetation study as a branch of biological science. In: H.J. Venema et al. (Herausg.), Vegetatiekunde als synthetische wetenschap. Miscellaneous Papers Landbouwhogeschool Wageningen 5: 11–30.  
– (1979): Phytosociology in the Netherlands: history, present state, future. In: M.J.A. Werger (Herausg.), The study of Vegetation. Dr. W. Junk Publ., The Hague usw., S. 81–121.
- WESTHOFF, V. & VAN OOSTEN, M.F. (im Druck): De plantengroei van de Waddeneilanden voorheen en thans.
- ZOON, F.C. (1986): On the relative involvement of nematodes and other soil factors in the decline of *Hippophae rhamnoides* L. in the Netherlands. Revue Nématol. 9: 314.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Westhoff Victor

Artikel/Article: [Neuentwicklung von Vegetationstypen \(Assoziationen in statu nascendi\) an naturnahen neuen Standorten, erläutert am Beispiel der westfriesischen Inseln 11-23](#)