

Ökophysiologie von Pflanzen in Küstendünen Europas - in einem Gradienten von der Nordsee zum Mittelmeer -

- Wilfried H.O. Ernst, Amsterdam -

Abstract

Ecophysiology of plants in coastal dunes of Europe, a gradient from the North Sea to the Mediterranean Sea. Coastal dunes of Europe can be characterized as an azonal biome. In this contribution it will be shown how far plant species from the xero- and hygroseries of coastal dunes are adapted to a huge climatic range without ecotypic differentiation. To test this hypothesis, comparative experiments were carried out with the annual coastal dune grass *Phleum arenarium* L. and the perennial dune slack graminoid *Schoenus nigricans* L. with provenances derived from northern Scotland up to the French and Italian Mediterranean coast.

Independent of the provenance, plants of *Phleum arenarium* did not differ in their winter annual growth pattern, the biomass allocation to the various plant parts, the plant height, and the mass of the caryopses. These results support the hypothesis of the azonality of the xeroserie of the coastal dunes, notwithstanding a very pronounced local population differentiation in ecoclines.

In contrast to *Phleum arenarium*, *Schoenus nigricans* is differentiated in climatic populations. Plants from the Mediterranean coast have longer shoots, higher fruit- and seed mass, and a delayed start of the reproduction (in the 6th year) compared to populations from the wet dune slacks around the North Sea. Obviously, dune slacks belong to a zonal biome.

Einleitung

Aufgrund ihrer äolischen Genese sind Küstendünen weltweit durch eine hohe geomorphologische Dynamik gekennzeichnet (GOLDSMITH 1989), wobei unter den abiotischen Faktoren die Nähe zum Grundwasser eine stark selektive Rolle für den Erfolg einer Art auf Dünenkämmen, Dünenhängen und Dünentälern spielt. Hierdurch entsteht auf kleinem Raum ein ökologischer Gradient, der nicht nur aus der Zonation von Pflanzengesellschaften (u.a. WESTHOFF 1990), sondern auch aus der Aktivität von Bodenpilen abgelesen werden kann (VAN BECKHOVEN & ERNST 1990).

Die Vegetationszonierung weist im europäischen Küstengebiet eine auffallende Übereinstimmung in floristischen Komponenten auf, wobei Pflanzengesellschaften mit *Phleum arenarium* L. auf trockenen Dünen zu feuchten Dünentälern mit *Schoenus nigricans* L. und nassen Dünen mit *Molinia caerulea* (L.) Moench überleiten. Eine Beschreibung solcher Dünengradienten innerhalb von Europa liegt vor von der schottischen (MALLOCH 1989), deutschen (KLEMENT 1953) und niederländischen Nordseeküste (WESTHOFF 1947), von der belgischen und französischen Kanal- und Atlantikküste (GEHU-FRANK & GEHU 1971, WATTEZ 1971, DE FOUCAULT 1984) und von der französischen und italienischen Mittelmeerküste (PIGNATTI 1953, CORRE 1971, PICCOLI & MERLONI 1989).

Das Vorkommen von Grasland-Gesellschaften in Gebieten mit einem Wald-Klimax deutet darauf hin, daß die Vegetation europäischer Küstendünen als azonales Biom im Sinne von HEINRICH WALTER (1973, S.32), d.h. als Psammobiom (WALTER & BRECKLE 1983, S.27) bezeichnet werden kann. Die ökologischen Folgen einer Azonalität liegen im Fehlen einer klimatisch bedingten Ökotypendifferenzierung, wobei jedoch edaphisch bedingte Ökotypen im lokalen Küstendünengradient sich entwickeln können. Eine azonale Pflanzenart ist entweder

physiologisch sehr flexibel, um klimatische Extreme, u.a. Frost, Hitze oder Trockenheit, zu ertragen, oder richtet ihren Lebenszyklus so ein, daß extreme Witterungsbedingungen vermieden werden, die sog. „avoidance“-Strategie (LEVITT 1972).

Im vorliegenden Beitrag soll geprüft werden, ob die vegetationsgeographische Hypothese der Azonalität europäischer Küstendünen aufgrund ökophysiologischer Reaktionen von charakteristischen Pflanzenarten der Xero- und Hygroserie falsifizierbar ist.

Versuchsmaterial und Versuchsbedingungen

Azonale Pflanzenarten müssen (1) in dem zu untersuchenden Biom über mindestens zwei pflanzengeographische Zonen verbreitet sein und (2) eine zum Standort stabile Beziehung haben. Diese zwei Kriterien genügen, das einjährige Dünengras *Pbleum arenarium* als Vertreter der Xeroserie (ERNST 1981, 1983a, b) und das mehrjährige Riedgras *Schoenus nigricans* als Vertreter der Hygroserie (ERNST & VAN DER HAM 1988) einzustufen. *Pbleum arenarium* ist auf den Küstendünen der Nordsee und westlichen Ostsee kennzeichnend für das Tortulo-Phleetum arenarii (u.a. WESTHOFF 1947, BOERBOOM 1960, WIEMANN & DOMKE 1967, DIERSSEN 1983), für das Phleo-Tortuletum ruraliformis der Kanalküste (GEHU & DE FOUCAULT 1978) und für das Tortuleto-Scabiosetum (PIGNATTI 1953) und Bromo tectorum-Phleetum arenarii der Mittelmeerküste (PICCOLI & MERLONI 1989) und der Flußdünen der Mainzer Sande (KORNECK 1974). In den Küstendünen ist *Schoenus nigricans* charakteristisch für Gesellschaften der feuchten Dünentäler (Abb. 1): das Junco baltici-Schoenetum nigricantis

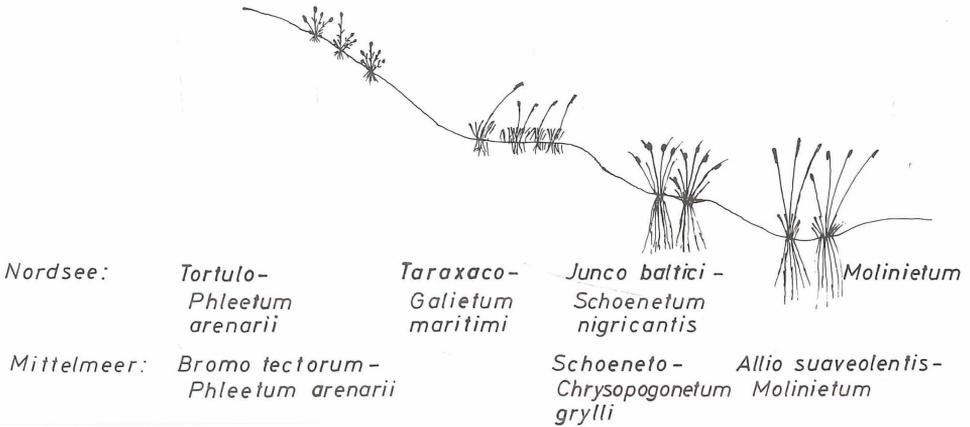


Abb. 1: Schema der Vegetationszonierung von trockenen Dünen zu nassen Dünentälern an den Küsten von Nordsee und Mittelmeer.

der Nordseedünetäler (WESTHOFF 1947, RANWELL 1960), das Holo-Schoenetum nigricantis der Atlantikküste (DE FOUCAULT 1984) und das Schoeneto-Chrysopogonetum grylli der Mittelmeerküste (PICCOLI & MERLONI 1989). Für die Untersuchungen wurden Pflanzen und Karyopsen von *Pbleum arenarium* an folgenden Orten gesammelt: Arbroath/Schottland als nördlichstem Wuchsort (56°34'N, PERRING & WALTERS 1976); Puttgarden (54°23'N). Schiermonnikoog (53°30'N), holländisches Küstengebiet bei Castricum (52°47'N, ERNST 1983) und bei Noordwijkerhout (52°16'N, ERNST 1981) Mainzer Sande (50°01'N, LÖTSCHERT & GEORG 1977), Sables d'Or am Ärmelkanal (48°39'N, GEHU & DE FOUCAULT 1978), Lagune von Venedig bei Alberoni (45°24'N), Camargue bei Espiguette (43°26'N, CORRE 1975) und Mittelmeerküste bei Grau de la Vieille-Nouvelle (42°53'N, BAUDIERRE & SIMONNEAU 1975) als südlichstem Wuchsort. Das nördlichste feuchte Dünenal mit *Schoenus nigricans* liegt bei Bettyhill in Schottland (58°05'N, SPARLING 1968) und fehlte in den Dünen von Arbroath,

Puttgarden, Noordwijkerhout und Grau de la Vieille-Nouvelle. Als zusätzliche Population wurde diejenige von Newborough Warren auf Anglesey (53°08'N, RANWELL 1960) untersucht.

Karyopsen von *Pbleum arenarium* wurden nach dem Sammeln in Papiertüten bei Zimmertemperatur ($20 \pm 2^\circ\text{C}$) aufbewahrt und, falls nicht anders angegeben, jeweils Beginn September gewogen, auf feuchtem Filtrierpapier in Petrischalen bei $20^\circ\text{C}/10^\circ\text{C}$ (Tag/Nacht; 12/12 h) ausgelegt, nach der Keimung (Durchbruch der Radicula) auf kalkreichem Dünen sand aus dem Gebiet von Catricum umgesetzt und im Gewächshaus bei $20^\circ/15^\circ\text{C}$ (12/12 H, Tag/Nacht) und $70 \pm 10\%$ rel. Luftfeuchtigkeit bis zur Fruchtreife herangezogen. Für die Analyse edaphischer Ökotypen werden die verwendeten Substrate in den entsprechenden Tabellen und Abbildungen vermeldet. Aufgrund von Vorversuchen wurden die Früchte von *Schoenus nigricans* erst Anfang Mai, d.h. etwa 10 Monate nach Fruchtreife, zur Keimung ausgelegt (ERNST & VAN DER HAM 1988). Nach der Keimung wurden sie ein Jahr lang in kleinen Plastikbechern (6 cm Ø, 10 cm hoch), gefüllt mit Dünen sand aus Castricum bei $20^\circ \pm 2^\circ\text{C}$ und saisonbedingten Lichtverhältnissen angezogen (10 Pflanzen pro Gefäß). Im zweiten Jahr wurden die Pflanzen in größere Plastikgefäße umgesetzt (11 cm Ø, 10 cm hoch; 5 Pflanzen je Gefäß) und im dritten Jahr in große Kübel (52 cm Ø, 30 cm tief) der Freilandanlage der Freien Universität Amsterdam überführt (Abb. 2), so daß alle Populationen unter identischen Bedingungen heranwachsen konnten. Für die Feststellung der Samengewichte von *Schoenus nigricans* wurden gewogene Früchte leicht gerieben, bis die Fruchtschale sich vom Samen gelöst hatte.

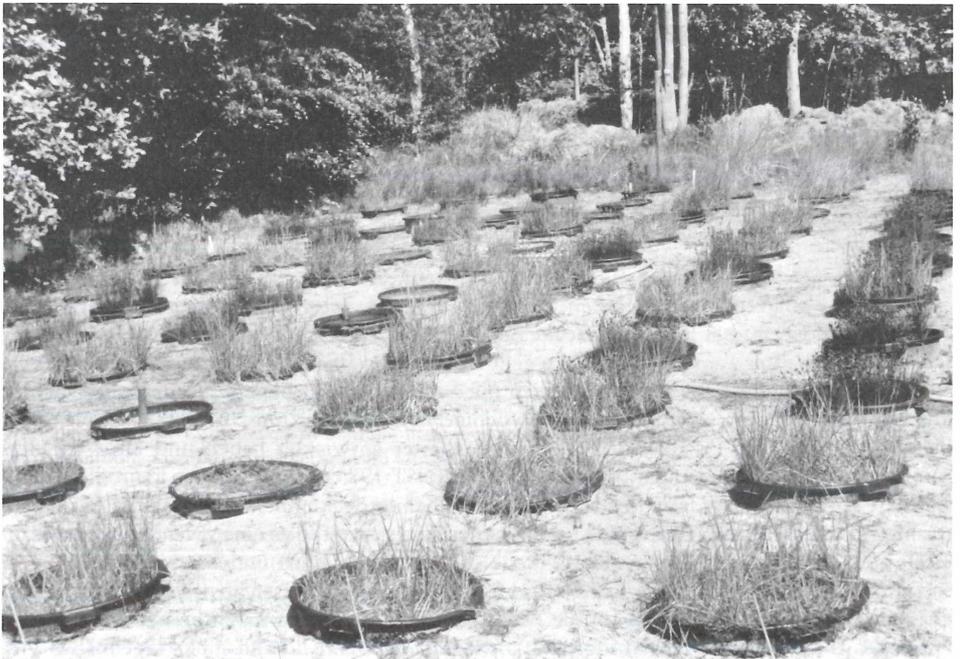


Abb. 2: Freiland-Versuchsanlage auf dem Experimentierfeld der Freien Universität Amsterdam. In den eingegrabenen Kübeln wachsen Pflanzen aus europäischen Populationen von *Pbleum arenarium* und *Schoenus nigricans*, zum Teil im Wettbewerb mit *Calamagrostis epigeios*.

Die chemische Analyse wurde nach nasser Veraschung ($\text{HNO}_3/\text{HClO}_4$, 7:1, v/v) mit Hilfe der Atomabsorbtionsspektrometrie ausgeführt (ERNST 1983 b). Die statistische Analyse erfolgte mit Standardmethoden (SOKAL & ROHLF 1981).

Ergebnisse

1. Ökologie von *Phleum arenarium* – Populationen

Das Karyopsengewicht, das wegen der Gewichtshierarchie innerhalb einer Pflanze (ERNST 1981) stets von dem längsten, ährentragenden Spross genommen wurde, liegt bei allen europäischen Populationen zwischen 148 μg (Puttgarden) und 188 μg (Mainzer Sand) und unterscheidet die Populationen nicht signifikant (Tab. 1). Frisch geerntete Karyopsen haben eine Samenruhe von 1 bis 2 Monaten (ERNST 1981, 1983a), wonach unabhängig von ihrem europäischen Wuchsort innerhalb von 2 bis 5 Tagen eine fast vollständige Keimung nach Imbibition erfolgt. In den Dünen bestimmen die herbstlichen Niederschläge den Beginn der Keimung, wobei in den Dünen im Nordseebereich die Keimungsperiode von September bis Ende Oktober reicht. Die Keimung der Mittelmeerpflanzen wurde niemals vor Anfang Oktober beobachtet, aber stets vor Beginn September. Dieser Keimungsverlauf bedeutet, daß *Phleum arenarium* im gesamten Verbreitungsgebiet wintereinjährig ist.

Tabelle 1: Karyopsengewichte von *Phleum arenarium* aus Populationen europäischer Küstendünen und der Binnendünen des Mainzer Sandes.

Fundort	Karyopsengewicht (μg) Mittelwert \pm 1 Standardabweichung	
Arbroath/Schottland	– Nordsee	158 \pm 28
Puttgarden / BRD	– Ostsee	148 \pm 17
Schiermonnikoog /NL	– Nordsee	154 \pm 12
Castricum/ NL	– Nordsee	158 \pm 20
Noordwijkerhout/ NL	– Nordsee	170 \pm 34
Sables d'Or / F	– Atlantik	181 \pm 39
Alberoni / I	– Mittelmeer	149 \pm 20
Espiguette / F	– Mittelmeer	152 \pm 18
Vieille=Nouvelle / F	– Mittelmeer	173 \pm 16
Mainzer Sand / BRD		188 \pm 23

Schneebedeckung. Bereits eine 1 cm dicke Schneedecke kann die flach an den Boden angelegten Blätter völlig bedecken, während die alten, ährentragenden Sprosse mit einem Teil der Karyopsen über die Schneedecke herausragen (Abb. 3). Obwohl in den Küstendünen schneereiche Winter zu den Ausnahmen gehören, können Pflanzen von *Phleum arenarium* in schneereichen Wintern bis zu vier Wochen mit Schnee bedeckt bleiben. In den untersuchten Populationen beginnt eine mehr als einwöchige Schneebedeckung frühestens gegen Ende Dezember, wenn die Pflanzen bereits 4 bis 8 Blätter entwickelt haben und kurz vor dem Minimum der Netto-Assimilationsrate stehen (ERNST 1985). Unter Schnee kann die Photosynthese fortgesetzt werden, da eine 10 cm dicke Schneedecke noch 10 bis 45% der Globalstrahlung durchläßt (GEIGER 1961). Doch hat es sich gezeigt, daß eine zwei Wochen andauernde Schneedecke von 5 cm zu einer Vergilbung der Blätter führt und anschliessend zu einer erhöhten Mortalität Anleitung gibt. Weitere Untersuchungen müssen ausweisen, ob die Lichtqualität unter einer Schneedecke für die Aufrechterhaltung der Photosynthese ungünstig ist.

Frost. Im gesamten Verbreitungsgebiet von *Phleum arenarium* kommen regelmäßig winterliche Frostperioden vor. Hierbei können im Dünengebiet auf kleinstem Raum große Temperaturunterschiede auftreten. Die kalte Luft kann schnell durch den gut leitenden Dünen sand in den Wurzelbereich eindringen (BARKMAN & STOUTJESDIJK 1987), so daß die Frostresistenz von Blättern und Wurzeln der wintereinjährigen Pflanzen von Interesse ist. Allerdings ist es zur Zeit noch schwierig, die Bodenstruktur in den Frostresistenztest einzubeziehen. Messungen der Frostresistenz in der Freiland-Anlage in Amsterdam haben ergeben, daß während einer einwöchigen Frostperiode mit nächtlichen Tiefstwerten von -10°C bis -13°C an der Kontaktfläche Sand/Luft Pflanzen von *Phleum arenarium* aus Schottland, den Niederlanden und der Lagune

von Venedig ohne Schäden überlebten. Damit liegt die Frostgrenze im Bereich der Tiefsttemperaturen, die in den meteorologischen Stationen von Aberdeen, Amsterdam und Venedig gemessen wurden.

Hitze. Die Temperatur der Dünensände erreicht im Sommer an der Bodenoberfläche ihr Maximum und kann von Mai (ERNST & VAN ANDEL 1985) bis August (GEHU-FRANCK & GEHU 1985) von 56°C in den Küstendünen bis auf 71°C in den binnenländischen Flußdünen ansteigen (VOLK 1931). Damit liegen diese Temperaturen zwar über der allgemeinen Hitzeresistenz des Photosyntheseapparates von Landpflanzen (LARCHER 1980), doch haben sich die grünen, im Winterhalbjahr an die Sandoberfläche angeprägten Blätter von *Phleum arenarium* im Frühsommer von der Bodenoberfläche entfernt. Bei keiner der untersuchten Populationen von *Phleum arenarium* wurden Hitzeschäden festgestellt.

Trockenresistenz. Längere Trockenperioden können im Laufe des ganzen Jahres in den Dünen auftreten, unabhängig ob es sich um Küstendünen der Nordsee und des Mittelmeeres



Abb. 3: Die ährentragenden Sprosse der letztjährigen Generation von *Phleum arenarium* ragen über die 2 cm dicke Schneedecke heraus, während die neue, noch vegetative Generation völlig vom Schnee bedeckt ist. Küstendünen bei Noordwijkerhout im Januar 1981.

oder um Flußdünen des Binnenlandes handelt. Dabei kann der Wassergehalt der oberen Bodenschicht (0–10 cm), der Wurzelbereich von *Phleum arenarium* und anderer wintereinjähriger Dünenpflanzen (VOLK 1931) unter 0.5% absinken (VOLK 1931, LINDNER 1960, LÖTSCHERT & GEORG 1980, GEHU-FRANCK & GEHU 1985). Dadurch ist für die Pflanzen kein Wasser verfügbar. Obwohl der Prolingehalt (ERNST 1983a) ebenso wie der osmotische Wert (VOLK 1931) mit zunehmender Trockenheit ansteigt, sterben die Pflanzen nach einer drei- bis vierwöchigen Trockenheit schließlich an Wassermangel. Für *Phleum arenarium* kann eine durch Trockenheit bedingte Mortalität zu einer großen Einbuße der Fruchtproduktion und damit zur drastischen Verminderung des Populationsumfanges in der nächsten Generation beitragen. Die Pflanzen von allen untersuchten *Phleum*-Populationen reagieren auf einen hohen, aber noch nicht letalen Wassermangel im Spätwinter und Frühjahr mit einer Verminderung der Bestockung. Häufig wird nur eine kleine Ähre je Pflanze entwickelt. Am Standort ist eine geringe Bestockungsrate sehr häufig in den Mittelmeerpulationen von Alberoni und Salin de Grau und allein nach einem trockenem Vorjahr in den Nordseepopulationen zu finden.

In Experimenten sind die Unterschiede zwischen den untersuchten Populationen jedoch nicht signifikant ($P \leq 0.05$).

Schlußfolgerung. Wenn die starke morphologische und physiologische Differenzierung von *Phleum arenarium*-Populationen in den niederländischen Küstendünen (Abb. 4) als Artenschwerpunkt (ERNST 1985, 1987) außer Betrachtung bleibt, dann unterstützt das Verhalten dieses Dünengrases ausreichend die Azonalitätshypothese. Denn es fehlen klimatisch differenzierte Ökotypen.

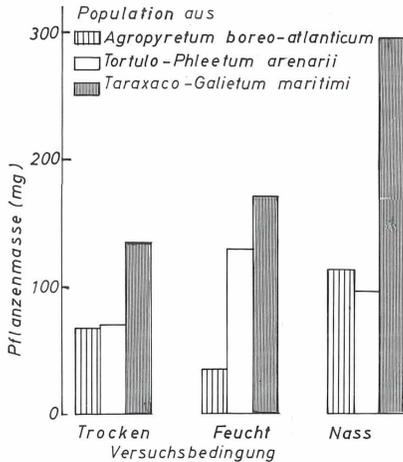


Abb. 4: Lokale Differenzierung edaphischer Ökotypen von *Phleum arenarium* aus Texel. Die Karyopsen wurden in einem Gradienten von einem *Agropyretum boreo-atlanticum* über ein *Tortulo-Phleetum arenarii* zu einem *Taraxaco-Galietum maritimi* gesammelt. Nach der Keimung wurden die Pflanzen auf einen kalkreichen Dünensand umgesetzt, der bei einer Wasserkapazität von 9% (trocken), 15% (feucht) und 30% (nass) gehalten wurde. Die Ernte erfolgte nach 7 Monaten zur Zeit der Fruchtreife.

2. Ökologie der Küstenpopulationen von *Schoenus nigricans*

Im Gegensatz zu *Phleum arenarium* hat das mehrjährige Schwarze Kopfried eine temperat-meridional-ozeanische Verbreitung in Europa und Nordafrika, die durch die -2°C Januarisotherme begrenzt wird (SPARLING 1968). Darüberhinaus kommt die Art im subtropischen Ostamerika, in Westasien und in der australischen Zone von Südafrika vor (MEUSEL, WEINERT & JÄGER 1978). Neben kalkreichen, feuchten Dünentälern an den Küsten der Nordsee (WESTHOFF 1947, RANWELL 1959, ERNST & VAN DER HAM 1988, GROOTJANS et al. 1988), des Atlantiks (DE FOUCAULT 1984, LORIENTE ESCALADA 1982) und des Mittelmeeres (PIGNATTI 1953, CORRE & RIOUX 1969, GERDOL & PICCOLI 1984, BOCCHIERI, FLORIS & MULAS 1987) ist die Art in Europa vor allem auf kalkarmen Flachmooren in Irland und England (SPARLING 1968) und kalkreichen Mooren des Kontinents verbreitet (u.a. ZOBRIST 1935, KOVACS 1962, KLOOS 1965, LANG 1973, POLDINI 1973, VANDEN BERGHEM 1972, DE FOUCAULT 1984, BALATOVA-TULACKOVA & VENANZONI 1989, GLAZEK 1989). Trotz des großen Interesses von Vegetationskundlern an kontinentalen *Schoenus*-Gesellschaften ist über die Ökologie von *Schoenus nigricans* nichts bekannt, so daß die kontinentalen Populationen im Vergleich nicht berücksichtigt werden können. Kennzeichnend für die Ökologie feuchter Küstendünetäler ist eine starke Fluktuation des Grundwasserstandes, der im Winter bis zu 70 cm über der Bodenoberfläche steht (Abb. 5) und im Sommer bis zu unter 1 m absinken kann (ERNST & VAN DER HAM 1988). In Gebieten mit starker Absenkung des Grundwasserstandes infolge Trinkwassergewinnung haben die Populationen von *Schoenus nigricans* seit einigen Dezennien stark unter dem Fraß von Kaninchen zu leiden, wobei infolge des Fehlens der winterlichen Überflutung die oberirdischen Sprosse fast völlig abgefressen werden (Abb. 6). Hierdurch verliert die Pflanze nicht nur einen Teil der Nährstoffreserve, sondern vor allem die im Spätsommer angelegten neuen Blütenstände. Folglich wird die



Abb. 5: Ein Bestand von *Schoenus nigricans* in einem Dünenal in den niederländischen Küstendünen bei Castricum (Reggers Sander Vlak) bei winterlich hohem Wasserstand (Februar 1988, oben) und herbstlichem Niedrigwasserstand (Oktober 1988, unten).

Saatproduktion und damit die Verjüngung der Populationen stark beeinträchtigt (ERNST & VAN DER HAM 1988). Darum ist der Populationsaufbau als ökologischer Parameter beim Vergleich der Küstenpopulation weggelassen worden.



Abb. 6: In winterlich trockenen Dünetälern werden die Sprosse von *Schoenus nigricans* fast völlig durch Kaninchen abgefressen (oben). Mit Drahtkäfigen geschützte Pflanzen behalten nicht nur die vegetativen Sprosse, sondern auch die im Herbst angelegten neuen Blütenstände. Der untere Teil der Abbildung zeigt eine geschützte Pflanze nach Entfernung des Drahtkäfigs, der Rest des Schoenetums ist kahl gefressen (März 1990).

Fruchtqualität und Keimung. Das Gewicht der Früchte (Nüsschen) von *Schoenus nigricans* nimmt mit zunehmendem nördlichen Breitengrad von der Mittelmeerküste bis nach Nord-Schottland um 75% ab (Abb.7). In einem feuchten Dünenal auf Sardinien beträgt das Fruchtgewicht 772 µg (BOCCHIERI, FLORIS & MULAS 1987); an der niederländischen Küste variiert

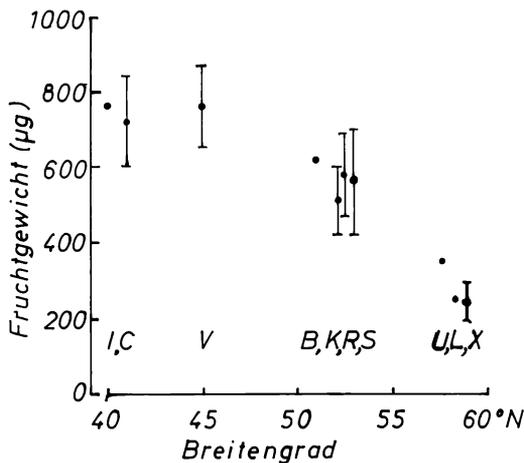


Abb. 7: Relation zwischen Fruchtgewichten von *Schoenus nigricans* und geographischem Breitengrad. Die Buchstaben stehen für die folgenden Populationen: I = Is Benas/Sardinien (aus BOCCHIERI et al. 1987), C = Camargue (Espiguette), V = Venedig (Alberoni), B = Cotthill/Berkshire, K = De Kil/NL, R = Reggers Sander Vlak(NL), S = Schiermonnikoog/NL, U = Ullapool, Wester Ross/Schottland, L = Loch Borrallie, Sutherland/Schottland, X = Bettyhill, Sutherland/Schottland. Die Daten von B, U und L stammen von Moorpopulationen und sind nach Multiplikation mit 10 von SPARLING (1968) übernommen.

es von $517 \pm 94 \mu\text{g}$ bis $577 \pm 107 \mu\text{g}$ (ERNST & VAN DER HAM 1988); bei Bettyhill in Nord-Schottland erreicht es nur noch $250 \pm 52 \mu\text{g}$. Auch die Moorpopulationen der Britischen Inseln zeigen diesen geographischen Gradienten (SPARLING 1968); allerdings liegen die von SPARLING publizierten Daten um einen Faktor 10 zu niedrig. Da das Samengewicht etwa 45% des Fruchtgewichtes beträgt (Tab. 2), bleibt dieser Nord-Süd-Gradient auch in der Samenqualität erhalten. Wie in einem mehrjährigen Experiment mit Pflanzen aus den niederländischen Küstendünen nachgewiesen werden konnte (Tab. 2), unterliegt das Samengewicht keiner großen Variation bei unterschiedlichen edaphischen Bedingungen (Bodenfeuchte, Nährstoffangebot). Dagegen wird das Fruchtgewicht in einem ständig sehr feuchten Boden um 25 – 30% herabgesetzt. Zur Zeit laufende Untersuchungen müssen ausweisen, wie stabil eine klimatisch bedingte Differenzierung im Fruchtgewicht ist. In jedem Fall stimmen die bisherigen Befunde gut mit der von BAKER (1972) postulierten Breitengrad-Gewichts-Relation überein.

Die Unterschiede im Fruchtgewicht zwischen Mittelmeer- und Nordsee-Pflanzen werden nicht mit der Anzahl der Früchte im Fruchtstand kompensiert. Wie Abb. 8 zeigt, ist die Relation zwischen der Masse des Ährenkopfes (X) und der Anzahl der Ähren (Y) in Populationen des Mittelmeeres (Alberoni bei Venedig) und der Nordseeküste mit einer fast identischen Funktion zu beschreiben: Alberoni – $Y = -8,15 + 0,46 X$; De Kil, Reggers Sander Vlak – $Y = -6,78 + 0,49 X$. Über eine Behinderung der Wasser- und Sauerstoffaufnahme kann eine dicke Fruchtschale die Keimung der Samen beeinträchtigen (KHAN 1977). Doch ist dieser Effekt bei Früchten von *Schoenus nigricans* gering (ERNST & VAN DER HAM 1988). Vielmehr bestimmt eine genetisch festgelegte hohe Samenruhe den Keimungserfolg (Tab. 3). Eine Entfernung der Fruchtschale beschleunigt die Keimung in der ersten Woche nach Befruchtung; sie hat aber keinen Einfluß auf die prozentuale Keimung. Früchte von Mittelmeerpflanzen keimen selbst nach einer Lagerung von sechs Jahren zu maximal 21%, während Früchte der Nordsee-Pflanzen zu über 30%, selbst bis 70% (ERNST & VAN DER HAM 1988) keimten. Früchte von *Schoenus nigricans* aus der Population von IS Benas auf Sardinien (BOCCHIERI, FLORIS & MULAS 1987) keimten im Dunkeln selbst zu 88%, wenn die Temperatur einem Tag/Nacht-Rhythmus von

Tabelle 2: Frucht- und Samengewichte von *Schoenus nigricans* aus Populationen des Mittelmeeres (Alberoni) und der Nordsee (De Kil bei Castricum, Schiermonnikoog) und aus experimentellen Populationen, die auf einem nährstoffarmen und -reichen Dünensand bei wechselndem oder ständig hohen Wasserstand in einer Freiland-Versuchsanlage wuchsen. Pro Population und Behandlung sind 100 Früchte und Samen analysiert.

Population	Fruchtgewicht µg	Samengewicht µg	% der Frucht
Alberoni	762 ± 111	362 ± 40	47.5%
De Kil	577 ± 107	265 ± 55	45.9
Schiermonnikoog	562 ± 141	252 ± 40	44.8%
Behandlung			
Wechselfeucht, arm	572 ± 144	270 ± 42	47.2%
Wechselfeucht, reich	611 ± 90	296 ± 49	48.4
Nass, arm	420 ± 75	276 ± 31	65.7
Nass, reich	426 ± 63	281 ± 21	66.0

20/10°C folgte. Auffälligerweise wurde das Maximum der Keimung bereits zwischen Januar und März erreicht, während die übrigen Mittelmeerpopulationen und die Nordseepopulationen das Keimungsmaximum erst im Mai und Juni erzielten. Da aus dem Mittelmeer noch keine Keimung im Bestand beobachtet wurde, ist es noch nicht möglich, diese Resultate zu interpretieren.

Wachstum und generative Reproduktion. Das Längenwachstum der vegetativen und generativen Sprosse zeigt einen deutlichen Nord-Süd-Gradienten. Die Mittelmeerpopulationen haben sehr lange (bis 1,3 m) Sprosse, während die schottischen Pflanzen, unabhängig vom Standort sehr klein bleiben und kaum 30 cm erreichen. Die niederländischen Populationen nehmen mit Sproßlängen von $0,62 \pm 0,07$ m (De Kil) und $0,72 \pm 0,11$ m (Reggers Sanders Vlak) eine Zwischenposition ein, in Übereinstimmung mit dem geographischen Breitengrad. Diese Daten bestätigen die Relation zwischen Sproßlänge und Breitengrad, wie sie für alle Populationen der Britischen Inseln durch SPARLING (1968) ermittelt wurde (Abb. 9).

Tabelle 3: Sameneigenschaften von europäischen Küstenpopulationen von *Schoenus nigricans*. Die Versuchsdauer betrug 6 Monate.

Population	Keimung (%)	Mortalität
Bettyhill/Schottland	42.4	44.7
De Kil/Niederlande	31.4	42.7
Oceaan/Niederlande	40.0	36.1
Alberoni / Italien	4.1	0.0
Salin de Giraud/Frankreich	20.6	1.5

Neben der Sproßlänge unterscheiden sich die Mittelmeer- und Nordseepopulationen im Zeitpunkt der Entwicklung der ersten Blütenstände. Unter experimentellen, vergleichbaren Bedingungen kommen die Nordseepopulationen im dritten, spätestens im vierten Jahr zur Blüten- und Fruchtbildung (ERNST & VAN DER HAM 1988). Dagegen beginnen die Mittelmeerpflanzen erst im sechsten Jahr zu blühen. Obwohl die Stoffproduktion in Pflanzen der Nordsee- und Mittelmeerpopulationen unter experimentellen Bedingungen gleichartig verläuft, ist die Verteilung der jährlich absterbenden Pflanzenteile (Nekromasse) sehr unterschiedlich (Tab. 4). In der Mittelmeerpopulation besteht die Nekromasse zu 100% aus vegetativen Sprossen, während sie in den Nordseepflanzen zu 60% auf generative und zu 40% auf vegetative Sprosse entfällt. Allgemein erreicht bereits die Nekromasse der Küstenpopulationen eine viel höhere jährliche Produktion als die gesamte Pflanzenmasse von *Schoenus ferrugineus* in süd-deutschen Mooren (DIEMER & PFADENHAUER 1987).

Tabelle 4: Nekromasse von *Schoenus nigricans* Pflanzen, die aus Samen der Camargue und Castricum Populationen angezogen und unter denselben Versuchsbedingungen in der Freiland-Versuchsanlage kultiviert wurden. Die Nekromasse der sechsjährigen Pflanzen wurde im Januar geerntet.

Pflanzenteil	Population	
	Camargue	Castricum
Vegetative Sprosse	14439 mg	4828 mg
Generative Sprosse	0	5727
Fruchtende Ährenköpfe	0	1593
Früchte	0	204
Gesamte Nekromasse	14439 ± 2172 mg	12352 ± 1792 mg

Frostresistenz. Obwohl die europäische Verbreitung von *Schoenus nigricans* einen großen klimatischen Gradienten umfaßt, ist die Frostresistenz der Nordsee- und Mittelmeerpflanzen von *Schoenus nigricans* gleich. Nach der Frostperiode im Februar 1991 mit -13°C und einer Spätfrostperiode von Mitte April 1991 mit -7°C waren die vegetativen Sprosse aller Pflanzen auf ein Drittel der herbstlichen Sproßlänge ($38,6 \pm 9,1$ cm) abgestorben. Damit haben auch diejenigen Teile der Sprosse überlebt, die die 3 cm dicke Schneedecke überragten. Offensichtlich liegt die Frostresistenz der vegetativen Sprosse von *Schoenus nigricans* unter -15°C .

Sprosse von *Schoenus nigricans* wachsen im Laufe ihres 8 bis 16-monatigen Lebens stets von der Basis nach und beginnen an der Sprossenspitze abzusterben. Aufgrund der allgemeinen Effizienz mit Nährstoffen, die für die Pflanzen in geringen Mengen im Boden vorhanden sind (ERNST 1990), erfolgt eine ständige Retranslokation von der Spitze zur Basis, so daß vor allem Stickstoff und Kalium, häufig auch Phosphat in der Sproßbasis in höheren Konzentrationen vorhanden sind (Abb. 10). Das Abfrieren der Sproßmitte und -spitze verhindert die Retranslokation der noch in alten Sproßteilen vorhandenen Nährstoffe. Auf diese Weise haben die vegetativen Sprosse etwa die Hälfte der Stickstoff- und Kaliummengen und fast 80% des Phosphatsvorrates durch Frost verloren. Solche Verluste können vor allem die Konkurrenzkraft der Pflanzen beeinträchtigen.

Hitze. Aufgrund des hohen Wassergehaltes des Bodens im Dünenal laufen die Temperaturmaxima keineswegs zu Werten auf, wie sie im Tortulo-Phleeturum gemessen wurde. Selbst in extrem heißen Sommertagen erreicht die Temperatur im *Schoenus nigricans* – Bestand kaum 40°C .

Trockenresistenz. Da die Keimung von *Schoenus nigricans* – Samen nur bei guter Wasserversorgung erfolgt (ERNST & VAN DER HAM 1988, SPARLING 1968), haben Keimpflanzen keine spezielle Anpassung an Trockenheit. Bereits beim experimentellen Absenken des Bodenwassergehaltes auf 3% (kalkreicher Sand), sterben alle Keimpflanzen ab. Eine Erholung angelegter Pflanzen wurde nicht beobachtet. Erwachsene Pflanzen von *Schoenus nigricans* können das Wurzelsystem bis zu 1,20 m Tiefe in ausgetrockneten Dünenboden wachsen lassen und damit einige Jahre andauernde Trockenheit überleben (ERNST & VANDER HAM 1988). An den Wuchsorten der Mittelmeerpflanzen wurde nach der trockenen Sommerperiode das Grundwasser stets auf -50 cm Bodentiefe angetroffen.

Schlußfolgerung. Die europäischen Populationen von *Schoenus nigricans* weisen im Bereich der Küstendünen offensichtlich klimatisch bedingte Differenzierungen auf, die sich auf mindestens drei Merkmale erstrecken: Frucht- und Samengewicht, Sproßlänge, reproduktives Alter. Obwohl keine spezifische Differenzierung hinsichtlich Frost- und Hitzeresistenz gefunden wurde, zeigt die starke Relation zwischen geographischem Breitengrad und Pflanzenwachstum, daß feuchte Dünentäler keine azonalen Biome sind. Sehr wahrscheinlich sorgt der hohe Grundwasserstand für eine so eingreifende Modifikation des Dünenklimas, daß die Kondition für Azonalität nicht erfüllt wird.

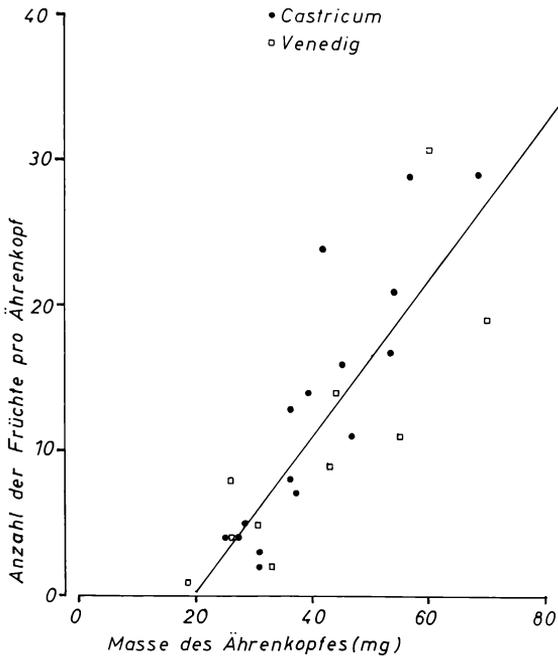


Abb. 8: Beziehung zwischen der Anzahl der Früchte im Ährenkopf und der Masse des Ährenkopfes einer Nordsee-(Castricum) und einer Mittelmeer-(Venedig) Population von *Schoenus nigricans*.

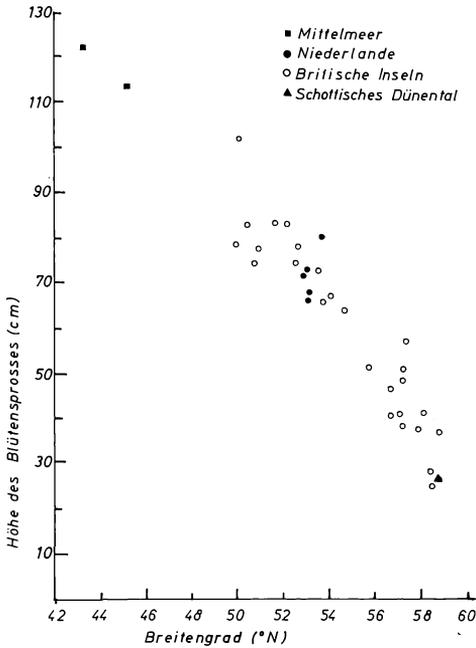


Abb. 9: Relation zwischen der Höhe des Blütenprozesses von *Schoenus nigricans* und dem geographischen Breitengrad. Die gefüllten Symbole kennzeichnen Populationen aus feuchten Küstendünentalern. Die Daten der britischen Inland-Populationen sind von SPARLING (1968) übernommen.

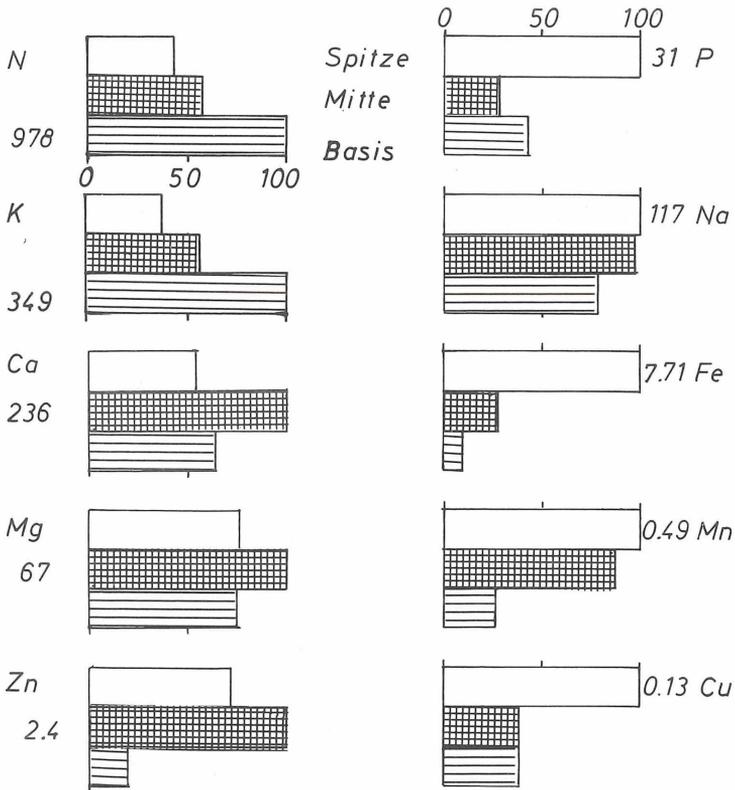


Abb. 10: Nährstoffkonzentration (mmol kg⁻¹ Trockensubstanz) und relative Verteilung der Nährstoffe über den vegetativen Sproß von *Schoenus nigricans* nach einer Frostperiode im Februar 1991. Lediglich die Sproßbasis (12.6 ± 5.0 cm) hat den Frost überlebt.

Schlußbetrachtung

Die Vegetationszonierung europäischer Küstendünen, die wesentlich vom Grundwasser bestimmt wird, erlaubt ein Nebeneinander von zonalen und azonalen Biomen. Daneben hat sich auch eine Differenzierung innerhalb einjähriger Pflanzen entwickelt. Pflanzenarten mikroklimatisch kühler Kleinstandorte, wie etwa Spülsäume (ERNST 1969) und junge Dünentäler (SCHAT 1982) sind sommereinjährig, während klimatisch sehr warme Kleinstandorte auf trockenen Dünenkämmen vor allem durch wintereinjährige Pflanzen gekennzeichnet sind (u.a. ROZIJN, ERNST, VAN ANDEL & NELISSEN 1990). Kleinstandorte, in denen nebeneinander winter- und sommereinjährige Generationen einer Pflanzenart vorkommen, sind offensichtlich sehr selten (ERNST 1989). Damit dürften Pflanzengesellschaften mit einem Typ einjähriger Pflanzenarten weniger klimatisch bedingte Ökotypendifferenzierung entstehen lassen als Pflanzengesellschaften mit vor allem mehrjährigen Pflanzenarten. Falls diese Spekulation richtig ist, dann ist die Hypothese der Azonalität eines Bioms nicht allein von abiotischen Faktoren, sondern auch vom Lebensformenspektrum abhängig. Die *Ammophila*-Gesellschaften europäischer Küstendünen dürften für diesen Test gutes Ausgangsmaterial bieten.

Danksagung

Für die Hilfe bei den Experimenten danke ich Frau Dr. Ir.A.S.N. Liem, Frau Drs. K. van Beckhoven und Herrn H.J.M. Nelissen.

Literatur

- BAKER, H.G. (1972): Seed weight in relation to environmental conditions in California. – *Ecology* 53, 997–1010.
- BÁLÁTOVA-TULÁCKOVA, E. & VENANZONI, R. (1989): Sumpf- und Feuchtrasengesellschaften in der Verlandungszone des Kalterer Sees (Lago di Caldaro), der Montiggler (Monticolo) Seen und in der Etsch, (Adagio) Aue, Oberitalien. *Folia Geobot. Phytotaxon.* 24, 253–295.
- BARKMAN, J.J. & STOUTJESDIJK, PH. (1987) Mikroklimaat, vegetatie en fauna. Pudoc, Wageningen.
- BAUDIERE, A. & SIMONNEAU, P. (1975): Les dunes basses à *Spartina versicolor* Fabre du Grau de la Vieille-Nouvelle (Aude). In J.M. GÉHU (ed.) La végétation des dunes maritimes. *Coll.phytosociol.* 1, 107–115.
- BOATMAN, D.J. (1962): The growth of *Schoenus nigricans* on blanket bog peats. – *J.Ecol.* 50, 823–832.
- BOCCHIERI, E., FLORIS, G. & MULAS, B. (1987): Dormance, germination et contenu protéique des semences de deux populations de *Schoenus nigricans* cueillies à des altitudes différentes. – *Can.J.Bot.* 65, 617–621.
- BOERBOOM, J.H.A. (1960): De plantengemeenschappen van de Wassenaarse duinen. *Meded.Landbouwhogeschool Wageningen* 60 (19), 1–135.
- CORRE, J.J. (1975): Etude d'un massif dunaire le long du littoral méditerranéen. Structure et dynamique du milieu et de la végétation. In: J.GÉHU (ed.) La végétation des dunes maritimes. *Coll.phytosociol.* 1, 201–224.
- CORRE, J.J. & RIOUX, J.A. (1969): Recherches phytocéologiques sur les milieux psammiques du littoral méditerranéen français. – *Oecol. Plant.* 4, 177–194.
- DE FOUCAULT, B. (1984): Systématique, structuralisme et synsystématique des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises. Thèse. Université de Rouen Haute-Normandie.
- DIEMER, M.W. & PFADENHAUER, J. (1987): Effects of differential defoliation on growth, density and phytomass of three graminoids in a calcareous fen. – *Oikos* 50, 183–190.
- DIERSSEN, K. (1983): Rote Liste der Pflanzengesellschaften Schleswig-Holsteins. Schriftenreihe Landesamt Naturschutz Landschaftspflege Schleswig-Holstein 6, 1–160.
- ERNST, W. (1969): Beitrag zur Kenntnis europäischer Spülsaumgesellschaften. – *Mitt. flor. soz. Arbgem.* NF 14, 86–94.
- ERNST, W.H.O. (1981): Ecological implication of fruit variability in *Phleum arenarium* L., an annual dune grass. – *Flora* 171, 387–398
- ERNST, W.H.O. (1983a): Anpassungsstrategien einjähriger Dünenpflanzen. – *Verhandl. Ges. Ökol.* (Mainz 1981) 10, 485–495.
- ERNST, W.H.O. (1983b): Element nutrition of two contrasted dune annuals. – *J. Ecol.* 71, 197–209.
- ERNST, W.H.O. (1985): Some considerations of and perspectives in coastal ecology. – *Vegetatio* 62, 533–545.
- ERNST, W.H.O. (1987). Population differentiation in grassland vegetation. In: J. VAN ANDEL, J.P. BAKKER & R.W. SNAYDON (eds.), *Disturbance in grassland*, pp. 213–228. Junk Publishers, Dordrecht.
- ERNST, W.H.O. (1989). Selection of winter and summer annual life forms in populations of *Senecio sylvaticus* L. – *Flora* 182, 221–231.
- ERNST, W.H.O. (1990). Element allocation and (re)translocation in plants and its impact on representative sampling. In: H. LIETH & B. MARKERT (eds.), *Element concentration cadasters in ecosystems*, pp. 17–40. VCH Verlagsgesellschaft, Weinheim.
- ERNST, W.H.O. & VAN ANDEL, J. (1985): Autoecologie. Adaptaties, voornamelijk van oecofysiologische aard. In H. BAKKER (ed.), *Inleiding tot de oecologie*, pp. 70–100. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht.
- ERNST, W.H.O. & VAN DER HAM, N.F. (1988): Population structure and rejuvenation potential of *Schoenus nigricans* in coastal wet dune slacks. – *Acta Bot. Neerl.* 37, 451–465.
- GÉHU, J.M. & DE FOUCAULT, B. (1978): Les pelouses à *Tortula ruraliformis* des dunes du Nord-Ouest de la France. – In: J.M. GÉHU (ed.) La végétation des pelouses sèches à thérophytes (Lille 1977). *Coll. phytosociol.* 6, 269–273. J. Cramer, Vaduz.
- GÉHU-FRANCK, J. & GÉHU, J.M. (1975): Données écosystématiques et évaluation de la phytomasse dans le transect dunaire de Wimereux-Ambleteuse (Pas-du-Calais, France). In: J.M. GÉHU (ed.), *La végétation des dunes maritimes. Coll. phytosociol.* 1, 253–280.
- (1985): Elements d'information bioclimatique à travers le transect dunaire d'Ambleteuse-Wimereux (62, France). *Documents phytosociol. N.S.* 9, 105–150.
- GEIGER, R. (1961). *Das Klima der bodennahen Luftschicht.* Vieweg, Braunschweig.

- GERDOL, R. & PICCOLI, F. (1984): Sand dune vegetation in the Po-Delta (N-Italy). – *Ecol.Medit.* 10, 119–131.
- GLAZEK, T. (1989): A new locality of *Schoenus nigricans* L. in southern Poland.–*Fragm. flor. geobot.* 34, 249–253.
- GOLDSMITH, V. (1989): Coastal sand dunes as geomorphological systems. – *Proc. Roy.Soc.Edinburgh* 96 B, 3–15.
- GROOTJANS, A.P., HENDRIKSMA, P., ENGELMOER, M. & WESTHOFF, V. (1988): Vegetation dynamics in a wet dune sluck I: rare species decline on the Wadden island of Schiermonnikoog in The Netherlands. – *Acta Bot. Neerl.* 37, 265–278.
- GRÜTTNER, A. (1990): Die Pflanzengesellschaften und Vegetationskomplexe des westlichen Bodenseengebietes. – *Diss.bot.* 157.
- KHAN, A.A. (1977): Seed dormancy: changing concepts and theories.
In: A.A. KHAN (ed.) *The physiology and biochemistry of seed dormancy and germination*.pp. 29–50. Elsevier North Holland Biomedical Press, Amsterdam.
- KLEMENT, O. (1953): Die Vegetation der Nordseeinsel Wangerooge. – *Veröff.Inst.Meeresf. Bremerhaven* 2, 273–379.
- KLOSS, K. (1965): *Schoenetum*, *Juncetum subnodulosi* und *Betula pubescens* Gesellschaften der kalkreichen Moorniederungen Nordost-Mecklenburgs. – *Feddes Repert.Beih.* 142, 65–117.
- KORNECK, D. (1974): Xerothermvegetation in Rheinland-Pfalz und Nachbargebieten. – *Schriftenreihe Vegetationskunde* 7, 1–196.
- KOVACS, M. (1962): Die Moorzweigen Ungarns. Die Vegetation ungarischer Landschaften Bd. 3. Verlag Ungarische Akademie der Wissenschaften, Budapest.
- LANG, G. (1973): Die Vegetation des westlichen Bodenseegebietes. *Pflanzensoziologie* Bd. 17. VEB G. Fischer Verlag, Jena.
- LARCHER, W. (1980): *Physiological plant ecology*. 2nd ed. Springer Verlag, Berlin.
- LEVITT, J. (1972): *Responses of plants to environmental stresses*. Academic Press, New York.
- LINDER, R. (1960): Die jahreszeitlichen Veränderungen des physiologisch wirksamen Bodenwassers verschiedener Assoziationen im Gebiet der nördlichen Bergstrasse. – *Beitr. Biol.Pflanz.* 35, 475–514.
- LORIENTE ESCALADA, E. (1982): *Plantagini maritimae-Schoenetum nigricantis* nueva asociación vegetal de los acantilados marítimos de Cantabria. –*Doc.Phytosociol., Ser.N, Camerino*, 6, 365–367.
- LÖTSCHERT, W. & GEORG, A. (1977): Mikroklima und Bodenwassergehalt im *Jurineo-Koelerietum* des Mainzer Sandes im Extremjahr 1976. – *Mitt. flor.soz.Arbgem. NF* 19/20, 275–282.
- , (1980): Zur Ökologie des *Jurineo-Koelerietum* des Mainzer Sandes. – *Phytocoenologia* 7, 252–270.
- MALLOCH, A.J.C. (1989): Plant communities of the British sand dunes. *Proc. Roy.Soc.Edinburgh* 96 B, 53–74.
- MEUSEL, H., JÄGER, E. & WEINERT, E. (1978): *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora*. VEB G. Fischer Verlag, Jena.
- PERRING, F. & WALTERS, S.M. (1976): *Atlas of the British flora*. Bot.Soc. Brit. Isles.London.
- PICCOLI, F. & MERLONI, N. (1989): Vegetation dynamics in coastal wetlands. An example in Northern Italy: Bardello. – *Ecol. Medit.* 15, 81–95.
- PIGNATTI, S. (1953): Introduzione allo studio fitosociologico della pianura veneta orientale con particolare riguardo alla vegetazione litoranea. – *Atti Ist.Bot.Univ. Lab.Crittogam. Pavia* 11, 92–258.
- POLDINI, L. (1973): Die Pflanzendecke der Kalkflachmoore in Friaul (Nordostitalien). – *Veröff.Geo-bot.Inst.ETH Stiftung Rübel, Zürich*, 51, 166–178.
- RANWELL, D. (1959): New Borough Warren, Anglesey. The dune system and dune slack habitat. – *J.Ecol.* 47, 571–601.
- RANWELL, D. (1960): New Borough Warren, Anglesey.II. Plant associates and succession cycles of the sand dune and dune slack vegetation. – *J.Ecol.* 48, 117–141.
- ROZIJN, N.A.M.G., ERNST, W.H.O., VAN ANDEL, J. & NELISSEN, H.J.M. (1990): Growth response to different levels of soil moisture and soil fertility in four winter annual species during their life cycle. – *Flora* 184, 303–312.
- SCHAT, H. (1982): On the ecology of some Dutch dune slack plants. Ph.D. Thesis, Freie Universität Amsterdam.
- SPARLING, J.H. (1968): *Schoenus nigricans* L. (*Chaetospora nigricans* Kunth). *Biological Flora of the British Isles*. – *J.Ecol.* 56, 883–899.

- VAN BECKHOVEN, K. & ERNST, W.H.O. (1990): Bodemactiviteit en bodemschimmels in een vochtgradient in een kustduin. In: W. KOERSELMAN, M.A. DEN HOED, A.J.M. JANSEN & W.H.O. ERNST (eds.), *Natuurwaarden en waterwinning in de duinen*. pp. 225–244. KIWA Meded. 114. Rijswijk.
- VANDEN BERGHEN, C. (1972): L'association à *Schoenus nigricans* et *Aphyllanthes monspeliensis* dans le département de l'Ardèche (France). – *Bull.Soc.roy.Bot.Belg.* 105, 9–12.
- VOLK, H. (1931): Beiträge zur Ökologie der Sandvegetation der oberrheinischen Tiefebene. *Z: Bot.* 24, 81–185.
- WAGNER, H. (1950): Das *Molinietum coeruleae* (Pfeifengraswiesen) im Wiener Becken. – *Vegetatio* 2, 128–165.
- WALTER, H. (1973): Die Vegetation der Erde in ökophysiologischer Betrachtung. Bd.I. Die tropischen und subtropischen Zonen. G. Fischer Verlag, Stuttgart.
- WALTER, H. & BRELE, S.W. (1983): Ökologie der Erde. Bd. 1. Ökologische Grundlagen in globaler Sicht. G. Fischer Verlag, Stuttgart.
- WATTEZ, J.R. (1971): La végétation pionnière des pannes de dunes situées entre Berck et Merlimont – Pas-de-Calais. In: J. GÉHU (ed.) *La végétation des dunes maritimes*. *Coll.Phytosociol.* 1, 117–131.
- WESTHOFF, V. (1947): The vegetation of dunes and salt marshes on the Dutch islands of Terschelling, Vlieland and Texel. Ph.D.Thesis Rijksuniversiteit Utrecht.
- (1990): Neuentwicklung von Vegetationstypen (Assoziationen in statu nascendi) an naturnahen neuen Standorten, erläutert am Beispiel der westfriesischen Inseln. In: R. POTT (Hrsg.) *Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft* 2, 11–23. Hannover.
- WIEMANN, P. & DOMKE, W. (1967): Pflanzengesellschaften der ostfriesischen Insel Spiekeroog. – *Mitt. Staatsinst. Bot. Hamburg* 12: 191–353.
- ZOBRIST, L. (1935). Pflanzensoziologie und bodenkundliche Untersuchung des *Schoenetum nigricantis* im nordostschweizerischen Mittellande. – *Beitr. geobot.Landesaufnahme Schweiz* 18, 1–144.

ERNST, WILFRIED H.O., PROF. DR.

Faculty of Biology
Vrije Universiteit Amsterdam
De Boelelaan 1087
NL – 1081 HV Amsterdam

A

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Ernst Wilfried H. O.

Artikel/Article: [Ökophysiologie von Pflanzen in Küstendünen Europas - in einem Gradienten von der Nordsee zum Mittelmeer - 157-172](#)