

Die Küstenvegetation der westfriesischen Inseln.

– Victor Westhoff, Groesbeek –

Abstract

The subnatural vegetation and its dynamics of the Westfrisian islands (The Netherlands) is rendered and discussed. The succession has been studied from 1934 (Texel) and 1937 (Terschelling) onwards. The xerosere starts with *Elymo-Ammophiletum juncei*, proceeds to *Elymo-Ammophiletum typicum* and *Elymo-Ammophiletum festucetosum*, followed by an ephemeral stage with *Hippophae rhamnoides*. The reduction of vitality of *Ammophila arenaria* and *Hippophae rhamnoides* in forthcoming stages has been recently explained by the noxious effect of Nematodes. So far, sand turbulence is the master factor; later on, exposition and decalcification are limiting. Northern slopes develop into *Polypodio-Empetretum*, Southern ones into *Tortulo-Phleetum* and afterwards *Violo-Corynephorretum*. The dune heath *Carici-Empetretum* develops if stabilization endures.

The hygrosere includes an infra-aquatic sere (running dry several weeks at most) and a supra-aquatic one (flooded in winter). The first one starts with *Chara-* and *Ruppia-*communities, going on to stands of *Phragmites australis* and finally to *Magnocaricion* and *Salicetum cinereo-arenariae*. If the slack runs dry for a longer period, *Samolo-Littorelletum* is the pioneer community. Acidification leads to *Caricetum trinervi-nigrae*. In the supra-aquatic subsere, pioneer communities like *Parnassio-Juncetum atricapilli* and *Centaurio-Saginetum* develop into the *Junco baltici-Schoenetum nigricantis*, which occupies a key position. In this community the soil character turns from haloid to geloid (development of a humus layer). From the *Schoenetum* onwards the succession can proceed in four ways: (1) slight acidification, same water level: to *Pyrolo-Salicetum*; (2) when sand is overblowing: to *Ophioglosso-Calamagrostietum epigeios*; (3) if water level rises: to *Caricetum trinervi-nigrae*; (4) strong acidification in brackish environment: *Empetro-Ericetum*. Main final stages are the moist dune heath, *Salici-Empetretum*, and eventually an open dune birch woodland, *Empetro-Betuletum carpathicae*.

1. Einleitung

Es wird von mir erwartet, daß ich die Küstenvegetation der westfriesischen Inseln vorführe. Ich will da zuerst hervorheben wie ich an dieses Thema herantrete, und zwar aus dynamischer Sicht. Ich habe das Glück, daß ich die Pflanzenwelt dieser Inseln schon während längerer Zeit habe studieren können, und zwar größtenteils mehr als ein halbes Jahrhundert: z.B. die Insel Texel seit 1934, Terschelling seit 1937, Schiermonnikoog seit 1951. Es sei nun hervorgehoben, daß Veränderlichkeit, und meistens rasche Veränderung, ein Hauptmerkmal der Küstenvegetation ist. Ich werde versuchen, dieses Merkmal zu betonen. Wenn ich die Dynamik mit Sukzessionsschemata erläutere, sei daher bemerkt, daß diese nicht aus den Ärmeln geschüttelt sind und auch nicht aus dem Studium räumlicher Gürtelung indirekt abgeleitet wurden; sie sind das Ergebnis langjähriger Beobachtung, obwohl sie ohne Einschaltung von Dauerquadraten gewonnen sind.

Die Haupteinteilung meines Vortrags ist daher nicht syntaxonomischer Art, sondern von der landschaftsökologischen Dynamik bedingt, die eine Einteilung in **Xeroserie**, **Hygroserie** und **Haloserie** mit sich bringt. Die Xeroserie umfasst die Pflanzengesellschaften der Trockendünen, sowohl Weiß- wie Graudünen. Diese Gesellschaften sind zwar nicht, wie man öfters

meint, völlig grundwasserunabhängig; es gibt in der Vegetation manche Arten, die mit ihren bis mehrere Meter langen Wurzeln das tiefere Grundwasser erreichen können, wie *Ammophila arenaria* und *Leymus arenarius*, und es gibt unter ihnen sogar Arten, die nur unter bodenfeuchten Verhältnissen keimen können, wie *Salix repens* var. *arenaria*. Immerhin unterscheiden sich solche Gesellschaften doch wesentlich von denjenigen der feuchten Dünentäler, in denen weitaus die meisten Arten grundwasserbedingt sind. Letztere Gesellschaften fassen wir als Hygroserie zusammen. In unserem Sinne umfasst die Hygroserie nur Süßwasservegetation, also keine Salzwiesen. Die Salzwasservegetation stellen wir zu der Haloserie, welche die vom Meerwasserüberflutung bedingten Watten und Groden innehält.

Die Natur kennt nur wenige scharfe Grenzen, und es gibt daher zwischen jenen Serien manche Übergangsfälle. In räumlicher Hinsicht nehmen solche Übergänge zwar nur kleine Flächen ein; in ökologischen Betrachtung sind sie aber hochinteressant. Insoweit sie vor allem räumlichen Charakter haben, also Transitionen sind, nennen wir sie Ökoklinen, auf english „ecoclines“; diejenigen dagegen, die einer unbeständigen Umwelt innewohnen, bezeichnen wir als Ökotonen, „ecotones“. Als dritte Möglichkeit finden sich dann die eigentlichen Sukzessionsstadien.

Übergänge zwischen Xeroserie und Hygroserie sind als Ökoklinen zu deuten, z.B. in den Randgürteln feuchter Dünentäler, dagegen als Ökotonen in solchen Dünentälern, welche austrocknen, mit Sand überweht werden, oder auch, im Gegenteil, versumpfen. Übergänge zwischen Haloserie und Hygroserie sind vor allem dynamischer Art; es sind meistens Sukzessionsvorgänge, die sich vor allem da finden, wo ausgedehnte Groden allmählich in ein Dünen- gelände übergehen. Übergänge zwischen Haloserie und Xeroserie sind reine Ökotonen, meistens nur auf schmale Bereiche beschränkt.

Aus Zeitgründen werde ich mich in diesem Vortrag auf die Xeroserie und die Hygroserie beschränken und von der Haloserie nur einige Bilder zeigen. Eine nähere Erörterung der Haloserie finden Sie im unserem vorgestern erschienenen Buch „De plantengroei van de Waddeneilanden“, und, falls Sie kein Niederländisch verstehen, in meiner in 1987 veröffentlichten Arbeit „Salt marsh communities of three Westfrisian islands“.

2. Die westfriesischen Inseln in geobotanischer Sicht

Die westfriesischen Inseln gehören zu den Niederlanden und bilden den nördlichsten Teil des Landes. Es gibt deren sieben: in der Reihenfolge vom Westen nach Osten sind es: Texel, Vlieland, Terschelling, Ameland, Schiermonnikoog, Rottumerplaat und Rottumeroog. Die ersterwähnten fünf Inseln sind von Menschen besiedelt; Rottumerplaat und Rottumeroog sind klein, unbewohnt, 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 sich die nordfriesischen Inseln von allen anderen durch die extreme Kalkarmut des Sandes. Das Sand der west- und ostfriesischen Inseln ist zwar mäßig kalkarm; jedoch ist unter denen eben Texel eine der relativ kalkreichen.

Wie Herr de Smidt heute schon erörterte, gibt es im Küstenbereich der Niederlande eine geobotanische Hauptgrenze zwischen den kalkreichen südlichen Dünen und den relativ kalkarmen nördlichen Dünen. Die scharfe Grenze liegt bei Bergen, auf der Breite der Käsestadt Alkmaar. Dementsprechend unterscheiden wir den südlichen Florendistrikt der Küste als den Renodunalen Distrikt - vorher Duindistrikt genannt - von dem nördlichen, dem Wattendistrikt, wozu die gesamten westfriesischen und auch die ostfriesischen Inseln zu stellen sind. Ein Hauptmerkmal der Flora und der Vegetation des Wattendistrikts sind die Dünenheiden. Diese sind aber heute Vormittag von Herrn de Smidt schon ausgiebig dargestellt worden. Ich werde sie daher nur kurz berücksichtigen.

Die Flora und die Vegetation der westfriesischen Inseln sind in Hinsicht auf die ganzen Niederlande besonders reich. Mehr als die Hälfte der einheimischen Arten finden sich auf jenen relativ doch kleinen Inseln, sowie 65 % der einheimischen pflanzensoziologischen Verbände. Manche Laien und romantische Seelen meinen, dies sei dem Umstand zuzuschreiben, daß die Inseln eine unberührte, relativ wenig vom Menschen beeinträchtigte Landschaft darstellen würden. Das ist aber ein völliger Fehlschluß; die Inseln sind eben von altersher sehr stark vom Menschen beeinflusst. Ich komme darauf noch zurück. Der Artenreichtum der Inseln ist an erster Stelle ihrer großen naturräumlichen Verschiedenheit zu verdanken. Diese ist vor allem durch den Gegensatz zwischen Land und Meer bedingt. Dazu kommt das hohe Ausmaß innerer Differenzierung, und zwar wegen der mannigfaltigen, oft kurzstreckigen Unterschiede zwischen hoch und niedrig, Sand und Schlick, kalkreich und kalkarm, trocken und nass, alt und jung. Wichtige spezielle Standorte sind insbesondere die Umweltgradienten als Übergänge zwischen den Extremen. Ausschlaggebend sind aber die Nährstoffarmut der Inseldünen sowie der Unterschied zwischen den relativ kalkarmen Trockendünen und den kalkreicheren Dünen-tälern. C.G. VAN LEEUWEN (1966) hat gezeigt, daß ein räumlicher Gradient nur beständig nachhält, wenn z.B. ein trockener Standort sich oberhalb eines feuchten Standortes befindet, oder wenn sich nährstoffarme Standorte oberhalb nährstoffreicher bzw. mineralische oberhalb humoser Standorte befinden, und besonders wenn diese drei Polaritäten zusammentreffen. Daher bietet eine trockene, nährstoffarme, kalkarme, sandige Düne oberhalb eines nassen, humosen und kalkreicheren Dünentals eine optimale Lebensmöglichkeit für viele Arten. Dagegen ist ein nährstoffarmer Sumpf rettungslos verloren, wenn eine benachbarte Höhe gedüngt wird.

Manche Leute meinen weiterhin, daß sich die Dynamik einer Dünenlandschaft positiv auf den Artenreichtum auswirkt. Das ist in dieser generellen Formulierung wiederum ein Mißverständnis: an sich wirkt eine veränderliche Umwelt eben verarmend. Bereichernd wirkt jedoch die sehr fein abgestufte räumliche Differenzierung im Ausmaß der Dynamik; diese ist z.B. an Südhängen erheblich größer als an Nordhängen.

Ich werde jetzt etwas näher auf den Einfluß des Menschen auf die Küstenlandschaft eingehen.

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*.

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 Erlennecken 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. 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 ist, daß die Schiermonnikoger Dünen aus geomorphologischen Gründen beträchtlich jünger und daher kalkreicher sind als diejenigen der übrigen Inseln.

3. Die Xeroserie der Dünen

Ich werde jetzt auf die Vegetation näher eingehen und dabei mit der Xeroserie anfangen. Die Spülsaumgesellschaften des *Salsolo-Honkenyon* sind am Meeresstrand der Inseln nur schwach entwickelt. *Atriplex maritima* und *A. glabriuscula* sind äußerst selten und unbeständig. Häufig treten vereinzelte Reinbestände der sommerannuellen *Cakile maritima* auf; nur ausnahmsweise schließen diese sich zu einem Gürtel am Dünenfuß entlang zusammen.

Auffällig ist die schnelle Ausbreitung des Meerkohls (*Crambe maritima*), einer Strandpflanze, die in 1935 zuerst an den niederländischen Küsten beobachtet wurde, und zwar im Süden, doch die sich in den letzten Jahren bis auf Schiermonnikoog im Norden ausgebreitet hat.

Beständig und für die Weiterentwicklung bedeutsam sind nur solche Pionierdünen, die von salzertragenden Geophyten gebildet werden; sie wurden im geomorphologischen System von WOUTER VAN DIEREN (1934) „duni embryonales fundati“ genannt, im Gegensatz zu den von



Abb. 1: Dünen der Xeroserie, Insel Texel.

Therophyten gebildeten „duni embryonales fugaces“. Der wichtigste Erstbesiedler ist die Pflanze, die in meiner Jugend *Triticum junceum* hieß, später *Agropyron junceum*, nachher *Elytrigia juncea* und jetzt *Elymus farctus*, verwirrende Umbenennungen, welche wir der Arbeitsfreude der Systematiker verdanken. Es dürfte nicht allgemeinbekannt sein, daß *Elymus farctus* mit *Zostera*, *Salicornia* und *Spartina* zu den wenigen obligaten Halophyten gehört. Die salzmeidende *Ammophila arenaria* kann sich nur ansiedeln, wenn die von *Elymus farctus* gebildete Gesellschaft, das *Elymo-Agropyretum juncei*, in seiner kleinen Düne Süßwasser gespeichert hat. Da außerdem *Ammophila* ein effektiverer Sandfänger ist als *Elymus farctus* und dazu tiefer wurzelt, wird letztere Art verdrängt, und es bildet sich das gleichfalls artenarme *Elymo-Ammophiletum typicum*, „dunus anticus“ in der Terminologie von VAN DIEREN. Stete Kennart ist da, außer *Leymus* und *Ammophila*, nur *Sonchus arvensis* ssp. *maritimus*. In dieser beweglichen und sich öfters schnell anhäufenden Sandmasse können sich außer den Annuellen nur Geophyten und zugleich Euxerophyten ansiedeln, soweit es die Gefäßpflanzen betrifft; auf



Abb. 2: *Elymo-Ammophiletum festucetosum*: *Eryngium maritimum* und *Oenothera ammophila*. Terschelling.

dem überwehten Humus des Sandhafers gedeihen aber auch charakteristische Pilze, wie *Psathyrella ammophila*, *Melanoleuca strictipes* var. *cinereifolia*, *Phallus hadriani*, *Peziza ammophila* und *Agaricus devoniensis* (s. auch ARNOLDS, 1983).

Knapp hinter dem Gürtel der maximalen Sandüberwehung, meistens der Leeseite der Weißdünen, ändern sich Umwelt und Vegetation beträchtlich. Hier stellt sich das *Elymo-Ammophiletum festucetosum* ein mit manchen Kennarten und zwar *Eryngium maritimum*, *Oenothera parviflora* var. *ammophila*, *Calystegia soldanella*, *Anthyllis vulneraria* var. *langei* und *Cerastium diffusum*; dazukommen Trennarten wie *Festuca rubra* ssp. *arenaria*, *Hieracium umbellatum*, *Viola curtisii* und *Leontodon saxatilis*. Es fällt sofort auf, daß an diesem ruhigeren und mikroklimatisch ausgeglicheneren Standort sich das Lebensformenspektrum erheblich erweitert; Hemikryptophyten, Chamaephyten und schon einige Winterannuelle treten den Geophyten bei (s. WESTHOFF 1975).

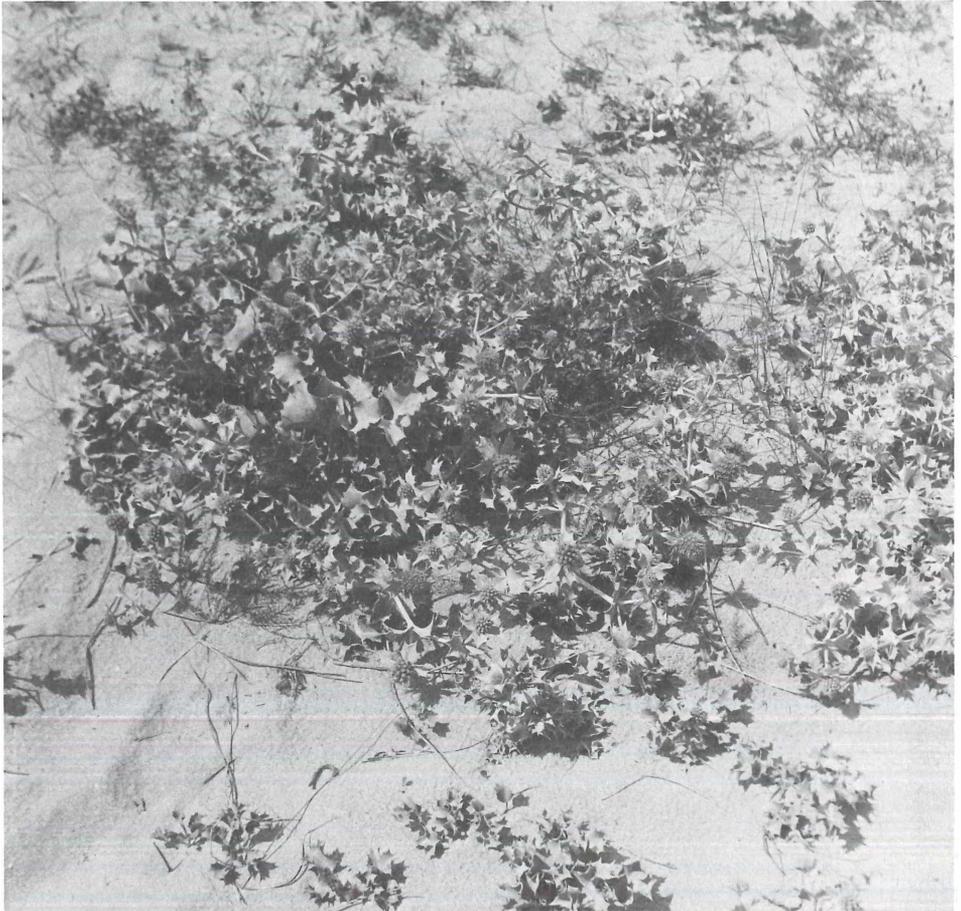


Abb. 3: *Eryngium maritimum*, Terschelling.

Es ist darüberhinaus bekannt, daß die Artmächtigkeit und die Vitalität von *Ammophila arenaria* im *Elymo-Ammophiletum* und in den weiteren Sukzessionsstadien sich erheblich verringern. Die Art behauptet sich zwar noch in der ganzen Xeroserie, jedoch nur kümmerlich. Erst neulich hat sich die Ursache dieses Verfalls erwiesen. Man meinte früher, der Sandhafer brauche ein Minimum mineralischer Nährstoffe, welche vom Meereswind zugeführt seien und landeinwärts bald unzureichend würden. Das trifft aber nicht zu; denn da, wo weit hinter dem Weißdünen Gürtel die Dünenlandschaft sich durch Parabolisierung äolisch verjüngt, ist *Ammo-*

phila im beweglichen Sand der Windkuhlen wiederum voll vital, obwohl der Nährstoffgehalt gleich niedrig bleibt. Erforschungen durch van der PUTTEN et al. in den Jahren 1988 und 1989 haben nun herausgestellt, daß in ruhendem Sand das Wurzelwerk der *Ammophila* von Aaltieren, Nematoden also, angegriffen wird, so daß die Pflanzen verhungern und verdursten. Experimentell wurde nachgewiesen, daß *Ammophila* auf sterilem Sand unter sonst gleichen Verhältnissen eine höhere Vitalität und Biomasse zeigt. In stark bewegtem Sand entgeht *Ammophila* den schädlichen Bodenorganismen durch fortwährender Wurzelbildung in frischem Substrat.

Im renodunalen Florendistrikt der kalkreichen Dünen führt die Sukzession des *Elymo-Ammophiletum* zu einem dichten und hohen Sanddorngestrüpp, das *Hippophao-Sambucetum*, das sich weiter zum *Hippophao-Ligustretum* entwickelt. In den kalkarmen Dünen der westfriesischen Inseln fehlt diese Assoziation. Der Sanddorn, *Hippophae rhamnoides*, siedelt sich im

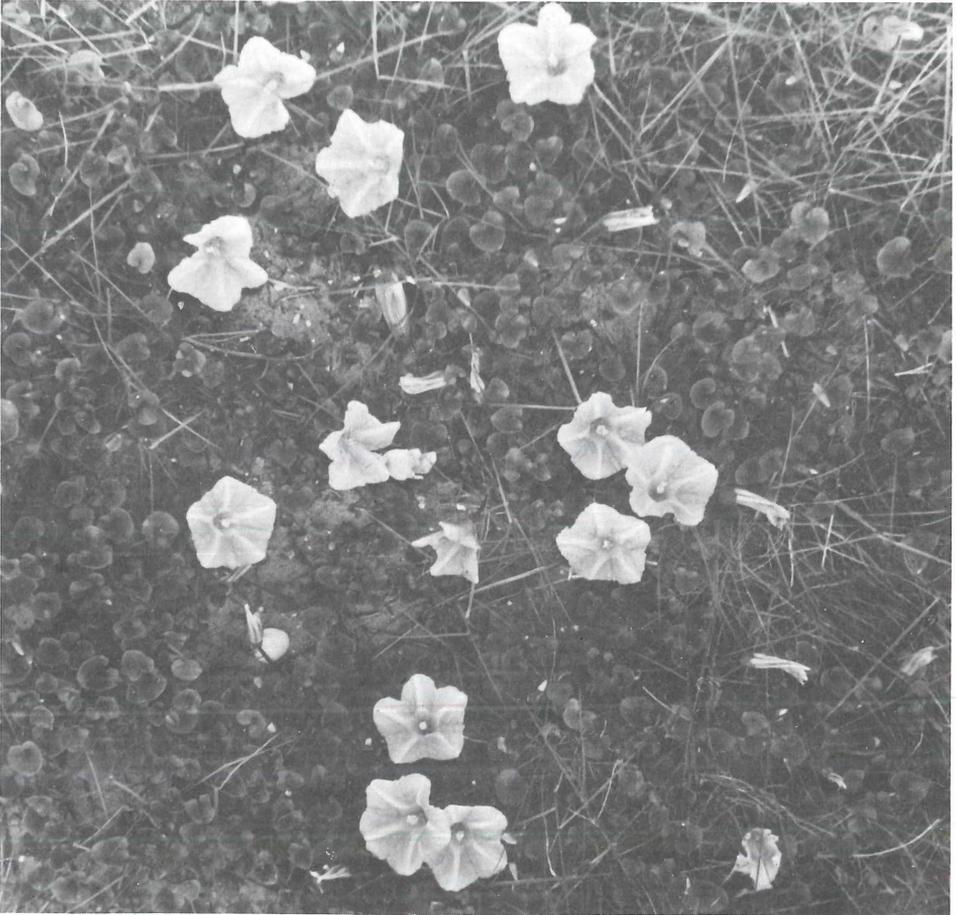


Abb. 4: *Calystegia soldanella*, Terschelling.

Endstadium der Weißdüne zwar an und bildet auch gewissermaßen ein Gestrüpp; dieses bleibt aber offen und niedrig und enthält kaum andere Phanerophyten. Diese Gesellschaft weist keine Kennarten auf; nur eine charakteristische Artenverbindung, in der zuerst *Polypodium vulgare* und weiterhin *Dryopteris filix-mas*, *Dryopteris carthusiana* und *Epilobium angustifolium* auffallen. Im Gegensatz zu den langlebigen Sanddornengesellschaften der südlichen Dünen sind diejenigen der westfriesischen Inseln kurzlebig; *Hippophae* stirbt meistens rasch ab. Die Ursachen dieser Erscheinung sind komplex. In erster Stelle ist der Kalkgehalt des Substrates von

Bedeutung. Es ist schon längst bekannt, daß *Hippophae* mit einem Wurzelsymbionten zusammenlebt, und zwar *Frankia*, einer Aktinomyzeten-Bakterie; diese speichert den Luftstickstoff genau wie das Rhizobium der Leguminosen. Die *Frankia* gedeiht aber nur gut in nicht sehr bodensauren Verhältnissen. Sobald der Kalkgehalt des Bodens unter 0,3% sinkt, nimmt der pH-Wert rasch ab von neutral bis etwa pH 4, und das passiert in den kalkarmen Inseldünen häufig und rasch.

Diese Erklärung ist aber unvollständig. Auch in den kalkreichen Dünen verringert sich allmählich die Vitalität des Sanddorns und auch da stirbt er schließlich ab. Wir haben es hier wiederum mit einem Schädlingseinfluß zu tun. OREMUS (1982) und später ZOON (1986) haben gezeigt, daß Nematoden das Wurzelwerk und besonders die Bakterienknöllchen des *Hippophae* angreifen und dadurch die Photosynthese und die Aufnahmekapazität für Bodenphosphat und Luftstickstoff herabsetzen.

Wo der Sanddorn nachläßt und abstirbt, ist die weitere Sukzession vor allem expositionsbedingt. An Südhängen stellen sich offene und niedrige Gesellschaften ein. Die erste ist das *Tortulo-Phleetum arenarii*, in dem Winterannuelle und zuerst akrokarpe Moose überwiegen; eine Pioniergesellschaft des *Galio-Koelerion*, die sich auch unter unmittelbar dem *Elymo-Amphiletum festucetosum* anschließen kann. Kennarten sind an erster Stelle *Phleum arenarium* und *Tortula ruraliformis*, weiterhin, nur lokal, *Saxifraga tridactylites* und *Vicia lathyroides*. Zu den Kennarten zählen darüber hinaus auch manche Pilze, z.B. *Hygrocybe conicoides*, *Clavulinopsis fusiformis*, *Galerina uncialis*, *Agaricus porphyrizon* und das auf lebendigem *Tortula*-Moos parasitierende *Leptoglossum muscigenum* (s. auch ARNOLDS, 1983). Besonders bezeichnend



Abb. 5: *Tortulo-Phleetum arenarii*, Sommeraspekt mit *Phleum arenarium* und *Hypnum cupressiforme*, Terschelling.

sind hier aber die Gasteromyceten, die in Ost-Europa und Asien die kontinentalen Steppen und in den Niederlanden die Kleinsteppe des *Tortulo-Phleetum* kennzeichnen; ich nenne *Bovista nigrescens*, *Bovista pusilla*, *Lycoperdon spadiceum* und nicht weniger als fünf Erdsterne: *Geastrum badium*, *G. campestre*, *G. minimum*, *G. nanum* und *G. pectinatum*.

Bei fortschreitender Bodenentkalkung geht das *Tortuleto-Phleeturm* oder auch unmittelbar das Sanddorngestrüpp an Südhängen in die vorwiegende Rasengesellschaft der kalkarmen Dünen über, und zwar das *Violo-Corynephoreturm*. Im Gegensatz zu den Weißdünen, wo tiefwurzelnde Euxerophyten im Sinne von IVERSEN (1936) überwiegen, dominieren hier Flachwurzler, besonders das Silbergras, *Corynephorus canescens*, von IVERSEN zu den Hemixe-



Abb. 6: *Viola curtisii* im *Galio-Koelerion*, Ameland.

rophyten gestellt (WESTHOFF, 1975). Die Krautschicht der Gesellschaft ist offen; sie überragt eine geschlossene Bodenschicht von Flechten und, etwas weniger, von Moosen. Auffällig und charakteristisch ist die Kombination der fast weißen *Cladonia alpicornis* mit dem glänzend schwarzbraunen *Coelocaulon aculeatum*; dazwischen finden sich noch bis vierzehn andere *Cladonia*-Arten sowie vier *Peltigera*-Arten. In flachen Mulden, wo Regenwasser von den Hängen herabrinnt und wo der Boden also zeitweise feuchter ist, findet sich eine *Cladina*-reiche Form der Assoziation mit *Cladina portentosa*, *C. arbuscula* und *C. mitis*.

Sehr interessant ist das Auftreten einiger sonst epiphytischer Flechtenarten, die sich hier terrestrisch benehmen, wie *Hypogymnia physodes*, *Evernia prunastri*, *Platismatia glauca*, *Ramalina farinacea*, *Usnea subfloridana* und *fragilescens*, *Bryoria fuscescens* und *Pseudevernia furfuracea*. Anscheinend kommt die harmonische Umwelt dieser Flechten hier mit derjenigen der Baumrinde überein, erstens wegen der Nährstoffarmut des Sandes, zweitens weil das Regenwasser hier oberflächlich herabrinnt und die obere Bodenschicht bei Regen trocken



Abb. 7: Erosionsmulde im *Violo-Corynephorum*. Terschelling.



Abb. 8: *Violo-Corynephorum* mit *Hypogymnia physodes* und *Peltigera polydactyla*, Terschelling.



Abb. 9: *Rosa pimpinellifolia*, Texel.

bleibt, drittens indem die offenbleibende Krautschicht den langsam wachsenden Flechten Lebensraum gestattet. Leider gehen diese sekundär terrestrischen Epiphyten auf den Inseln jetzt stark zurück. Frau KETNER-OOSTRA (1989) hat diese Flechten-Gesellschaft besonders studiert.

Wenn die Landschaft extensiv aber dauerhaft beweidet wird, kann die Sukzession zu einer dritten Gesellschaft des *Galio-Koelerion* führen, und zwar dem *Festuco-Galietum maritimi*, mit *Festuca tenuifolia*, *Galium verum*, *Polygala vulgaris* var. *dunensis*, *Bromus hordeaceus* ssp. *thominii*, und auf den meisten Inseln auch mit *Galium mollugo*. Hier finden sich dazu auch *Taraxacum*-Arten wie *T. obliquum*, *T. tortilobum* und die Kleinarten der Sektion *Erythrosperma*.

Bisher haben wir die Nordhänge der Dünen außer Betracht gelassen. Hier finden wir eine Zwergstrauchgesellschaft mit *Polypodium vulgare*, *Empetrum nigrum* und *Salix repens* var. *arenaria*: das *Polypodio-Empetretum*, die älteste Assoziation der Küstenheide, reich an Moosen und Flechten. Ich werde auf diese von mir besonders geliebte Assoziation nicht weiter eingehen, weil Kollege DE SMIDT sie heute morgen schon aufgeführt hat.

Auf flachem oder schwach geneigtem Gelände endet die Xeroserie in der Küstentrockenheide, dem *Carici-Empetretum*, allerdings nur, wenn die Landschaft wenigstens während einiger Jahrzehnte nicht stark vom Menschen gestört wird. Auch hier muß ich weiterhin auf Kollegen DE SMIDT verweisen.



Abb. 10: *Festuco-Galietum* mit *Galium verum*, Terschelling.



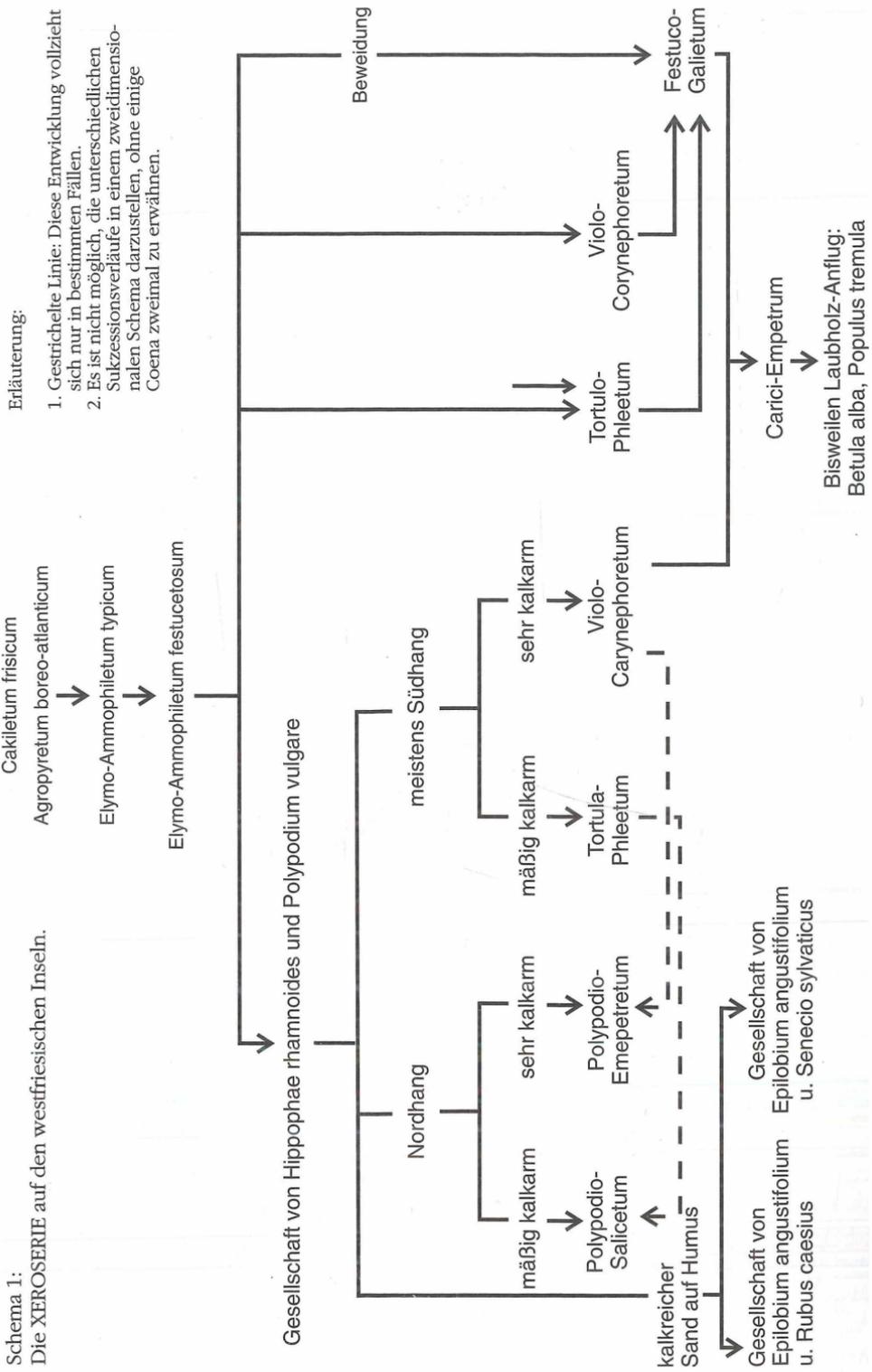
Abb. 11: Parabolisierender Dünenkomplex, Terschelling.



Abb. 12: Sekundärer Dünenental, Schiermonnikoog.



Abb. 13: Brackwassertümpel mit *Ranunculus baudotii*, Terschelling.



4. Die Hygroserie der Dünentäler

Ich komme jetzt auf die Hygroserie, die gesamten grundwasserbedingten Pflanzengesellschaften, die sich nach den Lebensformensystem von IVERSEN (1936) hauptsächlich aus Limnophyten, Telmatophyten, Hygrophyten und Mesophyten zusammensetzen. Diese drei Kategorien entsprechen insgesamt nicht ganz dem Begriff „Phreatophyten“ oder grundwasserabhängige Arten.

Die Hygroserie wird dadurch ermöglicht, daß sich im Dünenkörper ein linsenförmiger Süßwasservorrat speichert, welcher tief im Sande dem meereswassergesättigten Untergrund aufliegt. Dieses Süßwasser kommt in den Dünentälern ins Licht. Man unterscheidet primäre und sekundäre Dünentäler. Erster entstehen, wenn ein Teil des Meeresstrandes allmählich vom Meer abgesperrt wird, dadurch daß sich an der Meeresseite eine neue Dünenreihe entwickelt. Solche Täler sind meistens langgestreckt und verlaufen der Meeresküste parallel. Sekundäre Dünentäler sind das Ergebnis einer Ausblasungs-Erosion: Wasser und Wind bewirken - besonders im leicht verwundbaren Flechtenteppich des *Violo-Corynephorum* - sich vertiefende Mulden, die bis in den Grundwasserbereich ausgeblasen werden können. Wenn dann nachher der Grundwasserspiegel ansteigt, entsteht ein Dünensee. Solche sekundären Täler verlaufen in Richtung des vorherrschenden Windes, also nicht immer parallel zur Küste. Es ist verständlich, daß die Sukzession in primären Tälern mit Brackwasserpflanzen, also mit einer Teilhaloserie anfängt, in sekundären Tälern eben nicht.

Süßwasservorrat und damit der Grundwasserspiegel sind meistens erheblichen Schwankungen ausgesetzt, die für das Verständnis der oft komplizierten Sukzessionsverhältnisse von Bedeutung sind. Sehr kurzfristige Schwankungen, z.B. von schweren Regen verursacht, haben nur geringen Einfluß; um so wichtiger sind die jahreszeitlichen Schwankungen. Infolgedessen gibt es in vielen Dünentälern einen permanenten zentralen See mit echten Wasserpflanzen, also Limnophyten, von einem Ufergürtel umgeben der im Sommer einige Wochen bis Monate trockenfällt. In diesem Gürtel überwiegen Amphiphyten, wie die Kennarten der *Littorelletea*, neben Helophyten, die meistens zugleich Telmatophyten sind: das bedeutet, daß sie mit Stengelarenchymen den Sauerstoffbedarf der Wurzeln im luftarmen Boden versorgen. Die jahreszeitliche Fluktuation bewirkt weiterhin im Ufergürtel ein auffälliges Gemisch an Phreatophyten und Aphreatophyten, denn öfters wachsen hier Arten trockener Böden wie *Carex arenaria*, *Leontodon saxatilis*, *Festuca tenuifolia* und *Veronica officinalis* zusammen mit *Mentha aquatica*, *Ranunculus flammula*, *Hydrocotyle vulgaris* und *Galium palustre*. Wer solche Standorte nicht kennt, wird bei der Betrachtung von dort gemachten Vegetationsaufnahmen den Fehlschluss ziehen, daß die Probeflächen heterogen wären. Eine weitere Konsequenz dieser Erscheinung ist, daß eine Reihe von charakteristischen „littoralen“, aber nicht halophilen Küstenarten eine breite Amplitude, also eine beträchtliche Toleranz betreffs des Grundwasserstandes haben. Zu dieser Artengruppe gehören *Carex trinervis*, *Carex scandinavica*, *Juncus alpino-articulatus* ssp. *atricapillus*, *Juncus arcticus* ssp. *balticus*. Sie sind innerhalb des Küstenbereiches keine Assoziationskennarten, jedoch gute Trennarten gegenüber der Binnenlandvegetation.

Langfristiger sind die Jahresschwankungen, vom Wechsel zwischen trockenen und nassen Jahren bedingt. Eine direkte Konsequenz dieses Wechsels ist das Pendelbenehmen mancher zweijähriger Arten wie *Centaurium littorale*. Diese Art bevorzugt einen schmalen Bereich mit mässigem Bodenwassergehalt; die Population wechselt daher jährlich dem jeweiligen Grundwasserstand folgend. Wichtiger ist aber eine indirekte Folge der Jahresschwankungen. Im Wasser häuft sich organisches Material an, bis hin zur Moorbildung; in trockenen Jahren wird diese Masse der Aerobie ausgesetzt, so daß Abbruch der Moorbildung und Mineralisation gefördert werden. Einer säkularen Versauerung wird somit entgegengewirkt. Manchmal führt dieser Prozess sogar zu einer Eutrophierung, die anthropogen anmutet, jedoch rein natürlich bedingt ist.

Zuletzt gibt es Änderungen des Grundwasserstandes die sich über viele Jahre hinausdehnen. Wenn der Küstenbereich sich an der Meeresseite ausbreitet, indem sich neue Dünenreihen bilden, steigt der Wasserstand in den Tälern an und damit versumpft die Vegetation; bei

Meerestransgression dagegen trocknen die Täler aus. Im großen Ganzen ist der Grundwasserstand auf allen Inseln seit dem vorigen Jahrhundert gesenkt worden, vielfach 1 bis 2 Meter. Neben dem Zurückweichen der Küste ist menschlicher Einfluß da die Ursache: (1) da nach Dünenfestlegung die Vegetation dichter und höher wird und somit mehr verdunstet; (2) durch Dünenaufforstung und der dadurch bedingten Entwässerung; (3) durch Wasserentziehung für Trinkwasserversorgung; (4) durch kulturtechnische Eingriffe, also Entwässerung, im Kulturland im Hinterland der Inseln. Daß es nichtdestoweniger auf den Inseln noch manche gut entwickelten nassen bis feuchten Dünentäler gibt, verdanken wir der natürlichen Dynamik des Dünengebietes.

Im Gegensatz zu der Xeroserie und der Haloserie, die beide in extremen Umweltverhältnissen und daher mit wenigen Spezialgesellschaften anfangen, zeigt die Hygroserie auf den Inseln das allgemeine Bild einer primären Sukzessionsreihe, die in vegetationsfreien Standorten beginnt. Es gibt also eine Konvergenz einer großen Zahl ephemerer Pionierstadien via eine allmählich verringende Zahl länger anhaltender Gesellschaften, auf nur wenige Dauerstadien hinauslaufend. Weder Wassermangel, noch Meeressalz, noch Mikroklima, noch Turbulenz, noch Kalkmangel sind im Anfang beschränkend. Zwar ist der Phosphatgehalt im Minimum; es ist jedoch eine allgemeine Erfahrung, daß dieser Umstand eben einen erheblichen Artenreichtum und eine große α -Diversität zur Folge hat. Die Florenreiche Capensis und Australis bezeugen das klar. Es ist beispielsweise aus ökologischer Sicht deswegen sinnlos, von „Phosphatmangel“ zu reden; dieser Ausdruck ist nur landwirtschaftlich zu verstehen.

Die Hygroserie enthält eine komplexe und abwechslungsreiche Gesamtheit dauerhafter Dünenseen, im Winter überfluteter Täler, und von Tälern, in denen das Grundwasser im Winter die Oberfläche kaum erreicht und im Sommer tiefer hinabsinkt. Man hat daher wohl eine Hydroserie, eine Hygroserie im engeren Sinne und eine Mesoserie unterschieden. Ich werde diese Einteilung jetzt nicht übernehmen, vor allem nicht, weil sie die Zahl unscharfer Grenzen nur erhöht. Allerdings werde ich jetzt die Hygroserie, also im weiteren Sinne, in der Reihenfolge von abnehmendem Wasserstand besprechen.

5. Die Hydroserie in Dünentälern

In primären Dünentälern und zwar in fast oder vollständig wasserbedeckten, seichten und brackigen Dünentümpeln sind die Pioniergesellschaften entweder das *Ruppium cirrhosae* oder drei Assoziationen der *Charetea*: *Charetum hispidae*, *Charetum asperae* und *Charetum vulgaris*. Im *Ruppium* finden sich weiterhin massenhaft *Potamogeton pectinatus* und bisweilen *Ranunculus baudotii*, der in seiner Blütezeit einen weißen Schleier über die Wasserfläche ausbreitet. In ausgesüßten Gewässern kommen *Potamogeton*-Arten wie *Potamogeton pusillus*, *Myriophyllum spicatum* und *Zannichellia palustris* hinzu; wenn sich eine beträchtliche organische Masse am Boden gehäuft hat, auch *Fontinalis antipyretica* und *Polygonum amphibium*. Die Sukzession führt zu Helophytenbeständen, vor allem von *Scirpus maritimus*, eventuell mit *Scirpus lacustris* ssp. *tabernaemontani*. Ist das Wasser noch brackig, dann sind jene Bestände zum *Halo-Scirpion*, also zu den *Asteretea tripolii* zu stellen. Nur örtlich auf der Insel Terschelling ist in diesem *Halo-Scirpetum* auch *Scirpus americanus* vorhanden. Bei weiterer Aussüßung kann sich dann bei hinreichender Wassertiefe zuerst ein zum *Phragmition* gehöriges *Scirpetum maritimi* entwickeln. Auf sandigem Boden siedeln sich Arten wie *Iris pseudacorus*, *Carex pseudocyperus*, *Sparganium erectum*, *Rumex hydrolapathum* und *Alisma plantago-aquatica* an; es entsteht ein *Scirpo-Phragmitetum*, auf schlammigeren Boden ein *Typhetum angustifoliae* oder auch das *Typhetum latifoliae*.

Die Weiterentwicklung führt zum *Magnocaricion*, und zwar zu Beständen von *Carex paniculata*, *Carex riparia*, *Carex disticha*, *Carex acuta*, *Carex acutiformis*, und selten auch *Carex elata*; dazu *Juncus subnodulosus*.

Die Küstdynamik erlaubt, diese Weiterentwicklung chronologisch zu datieren. Diese beansprucht wenigstens ein Vierteljahrhundert, und zwar wenn sich eine Diasporenquelle in der Nähe befindet. So haben wir feststellen können, daß sich in einem in 1953 entstandenen

Dünentümpel auf Texel das *Magnocaricion* schon angesiedelt hat, dagegen in einem benachbarten Tümpel aus 1964 noch nicht. Falls jene Diasporenquelle fehlt, wird die Sukzession zum *Magnocaricion* bis auf ein halbes Jahrhundert verzögert. Nur *Cladium mariscus* kommt schon viel früher, was dafür spricht, diese Art vielmehr als ein *Phragmition*-Element zu betrachten.

Wenn das *Magnocaricion* nicht gemäht wird, entwickelt es sich allmählich zu einem Sumpfdickicht von mannshoher *Salix repens* var. *arenaria* und *Salix cinerea*, das ich vorläufig als *Salicetum cinereo-arenariae* benenne.

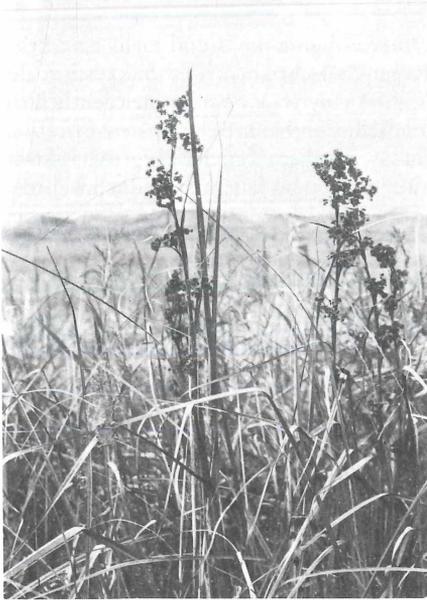


Abb. 14: *Cladium mariscus*, Texel.

In seichten, öfters mal trockenfallenden Dünentalümpeln kommen *Phragmition*- und *Magnocaricion*-Gesellschaften nicht zur Entwicklung. Hier entstehen dichte Schilfbestände, die ich als *Phragmites - Mentha + Hydrocotyle - Amblystegium*-Consoziation beschrieben habe, und die Jahrzehnte lang anhalten können.

Wir kommen damit schon zu den periodisch trockenfallenden Dünentümpeln, die im Sommer während wenigstens mehrerer Wochen nicht überflutet sind. Sie sind die Heimat einer Amphiphyten-Gesellschaft, und zwar des *Samolo-Littorelletums*, zu den *Littorelletea* zu stellen. Ich habe diese Assoziation schon im Jahre 1947 beschrieben, aber erst vor kurzem haben SCHAMINÉE und ich (1988) uns entscheiden müssen, sie in einem eigenen Verband *Samolo-Baldellion* unterzubringen. *Echinodorus ranunculoides* hat in dieser Assoziation sein Optimum und ist als preferente Kennart zu betrachten; unter den Trennarten zählt vor allen *Samolus valerandi*. An beweideten Standorten findet sich eine eigene Subassoziatiion mit *Veronica scutellata*, *Hippuris vulgaris*, *Veronica catenata* und *Rumex maritimus*.

In älteren und schon etwas saureren wechsellässigen Dünentümpeln können sich zwei Assoziationen des *Hydrocotylo-Baldellion* ansiedeln, und zwar das *Pilularietum globuliferae* oder eine littorale Variante des *Eleocharetum multicaulis*, mit der seltenen *Deschampsia setacea*. Wenn letztere Gesellschaft im Sommer trockenfällt, kann sie als Teppich für eine interessante ephemere *Nanocyperion*-Gesellschaft fungieren, und zwar eine Küstenform des *Cicendietum junctosum pygmaei*. Es sei dazu bemerkt, daß auf den Inseln noch zwei andere Subassoziatiionen des *Cicendietums* vorkommen: das *isolepetosum setaceae* an feuchten Fußpfaden und Karrensprengen, und das *trifolietosum fragiferi* an brackigen offenen Stellen.

Bei weitergehender Versauerung vertiefen sich meistens auch die Gewässer, und zwar wenn die Küste anwächst, wie ich es vorher erörtert habe. Die Sukzession führt dann zu einer speziellen Küstenassoziatiion des *Caricion curto-nigrae*, die ich als *Caricetum trinervi-nigrae*

beschrieben habe. Zu den *Caricetalia*-Arten zählen darin *Comarum palustre*, *Carex nigra*, *Epilobium palustre*, *Eriophorum angustifolium*, *Veronica scutellata*, *Menyanthes trifoliata*, *Drepanocladus exannulatus* und *Drepanocladus aduncus*; litorale Trennarten sind z.B. *Carex trinervis*, *Juncus alpino-articulatus* ssp. *atricapillus* und *Carex scandinavica*. Eine eigene, zwar lokale Kennart ist der Neophyt *Oxycoccus macrocarpos*, im vorigen Jahrhundert aus Nordamerika eingeschleppt und von uns als Dünenbeere bezeichnet. Er ist einer der seltenen Beispiele eines echten Agriophyten; er hat sich als Neophyt vollkommen in der naturnahen Vegetation eingebürgert. Stellenweise werden die Beeren in halbwilden Kulturen geerntet und zu Kompott, Wein oder Schnaps verarbeitet.

In den letzten Jahren ergibt sich im *Caricetum trinervi-nigrae* mehr und mehr eine *Eriophorum*-Fazies, die wir dem Einfluß des sauren Regens zuschreiben. Die Sukzession des *Caricetum trinervi-nigrae* führt entweder zum *Salicetum cinereo-arenariae*, gelegentlich zu einem Gestrüpp von *Myrica gale*, und eventuell auch zu der Feuchtheide des *Empetro-Ericetum*.

Im Gegensatz zu dem bisherig besprochenen infra-aquatischem Teil der Hygroserie kommen wir jetzt zu der Gesellschafts-Entwicklung auf zwar nassem bis feuchtem, jedoch während eines Großteils des Jahres nicht überflutetem Boden, also einer überwiegend supra-aquatischen Sukzession.

6. Die Dünentäler mit *Schoenus nigricans*

Manchmal vollzieht sich diese Entwicklung auf brackigen Standorten, und zwar im Übergangsbereich zwischen Groden und Dünentälern, also zwischen Haloserie und Hygroserie. Das Endstadium der unbeweideten Haloserie auf sandigem kalkreichem Boden ist das *Junco-Caricetum extensae*; bei Aussüßung geht es in eine interessante Pionier-Gesellschaft des *Caricion davallianae* über, die ich als *Parnassio-Juncetum atricapilli* beschrieben habe. Der Kennart *Juncus alpino-articulatus* ssp. *atricapillus* gesellen sich da *Parnassia palustris*, *Epipactis palustris*, *Gentiana amarella*, *Herminium monorchis* und bisweilen *Dactylorhiza incarnata* bei, sowie *Eleocharis quinqueflora*, *Carex scandinavica*, *Juncus arcticus* ssp. *balticus*, und eine Reihe thalloser Lebermoose. In der Endphase des *Parnassio-Juncetum* siedelt sich allmählich *Schoenus nigricans* an. Nach weiterer Aussüßung kommt das Schwarze Kopfried zur Vorherrschaft; die Sukzession hat dann zum *Junco baltici-Schoenetum nigricantis* geführt, auf das ich bald zurückkomme.

Der gerade dargestellte Vorgang vollzieht sich nur bei allmählicher Aussüßung. Gelegentlich, meistens durch wasserbauliche Eingriffe, wird aber ein Strandteil plötzlich vom Meer abgeriegelt. Es gibt dann verschiedene ephemere Pioniergesellschaften, unter denen sich ein *Chenopodio-Juncetum ambigui*, das ich zum *Bidention* stelle, öfters bildet mit einem zähen, filzigen Teppich aus Blaualgen wie *Rhizoclonium hieroglyphicum* und *Tolypothrix distorta*, gespickt mit kleinen Kugeln von *Nostoc* und *Chroococcus*. Unter diesem Teppich ist der Boden sauerstofflos; hier reduzieren anaerobe Bakterien organische Schwefelverbindungen zu FeS und Pyrit, so daß eine nach H₂S riechende blauschwarze Schicht entsteht. Interessant ist nun ein dünnschichtiges Ökosystem hart oberhalb letzterer Schicht: hier leben anaerobe, aber autotrophe *Thiorhodaceae*, *Thiocapsa roseopersicina*. Das Ausreten lichtbedürftiger und zugleich anaerober Bakterien in einem offenen und sandigen Boden ist unwahrscheinlich; es ist dem Blaualgentepich zu verdanken.

Ist der Dünentalboden nicht aus einer Haloserie hervorgegangen und auch nicht plötzlich abgeriegelt, dann ist er humusarm und kaum brackig. Die sich nun bildende Pioniergesellschaft besteht hauptsächlich aus kleinen Biennuellen und akrokarpfen Moosen: es ist das *Centauro-Saginetum*, mit *Centaureum litorale* und *Sagina nodosa* als vorherrschende Phanerogamen. Die syntaxonomische Stellung dieser Assoziation ist zweifelhaft. Vorher stellten wir sie zum *Nanocyperion*; ich äußere jetzt die Möglichkeit, sie als Pioniergesellschaft des *Caricion davallianae* zu betrachten; jedoch: in dubiis abstinere.

Wie das *Parnassio-Juncetum atricapilli* führt auch das *Centauro-Saginetum* in der Sukzession zum *Junco baltici-Schoenetum nigricantis*. Diese Assoziation ist in drei Hinsichten die maßgebende und meist charakteristische Gesellschaft der Hygroserie: symmorphologisch, weil



Abb. 15: *Pyrola rotundifolia*, Vlieland.



Abb. 16: Vom Vieh hochgefressener Holunder (*Sambucus nigra*), Schiermonnikoog.

sie weitaus die meisten kennzeichnenden Arten enthält; synökologisch, indem sich in ihr der Umschlag vollzieht zwischen haloiden, humusarmen Sandböden und geloiden Böden mit einer Humusschicht und ausgeprägtem Bodenprofil; und syndynamisch, weil von ihr verschiedene weitere Sukzessionsvorgänge ausgehen.

Regionale Kennarten sind, neben *Schoenus nigricans*: *Liparis loeselii*, *Dactylorhiza incarnata* var. *lobelii*, *Pedicularis palustris*, *Taraxacum palustre*, *Taraxacum anglicum*, *Hygrocybe phaeococcinea*. Zu den vor allem mit dem Parnassio-Juncetum gemeinsamen Verbandskennarten zählen *Parnassia palustris*, *Epipactis palustris*, *Eleocharis quinqueflora* und *Carex pulicaris*. Litorale Trennarten sind *Juncus arcticus* ssp. *balticus*, *Juncus alpino-articulatus* ssp. *atricapillus*, *Carex trinervis*, *Carex scandinavica* und *Euphrasia stricta* ssp. *arctica*.

Außerdem ist auch die Moosschicht von Bedeutung. Diese entwickelt sich in zwei Phasen. Die erste ist eine lebermoosreiche mit wenigstens acht thallosen *Hepaticae*, und mit Bezug auf dieser Gruppe die artenreichste Gesellschaft der Niederlande. Unter denen sind Kennarten: *Pellia endiviifolia*, *Aneurva pinguis*, *Riccardia chamedryfolia*, *Preissia quadrata* und *Moerckia hibernica*. Nachher folgt die laubmoosreiche zweite Phase, mit Kennarten wie *Scorpidium scorpioides*, *Campyllum stellatum*, *Campyllum polygamum*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Bryum neodamense*, *Fissidens adiantoides* und *Drepanocladus aduncus*.

Obwohl die individuellen Horste des Schwarzen Kopfriedes viele Jahre alt werden können, ist die Lebensdauer des *Junco-Schoenetum* beschränkter; sie übersteigt selten 15 Jahre. Die weitere Sukzession kann in vier Richtungen gehen: 1. bei allmählicher Bodenversauerung, als Normalfall zu betrachten; 2. bei Ertrinken; 3. bei Überwehung mit Sand; 4. bei Versauerung auf brackigen Standorten.

Ertrinken ergibt sich in Dünentälern mit ansteigendem Wasserstand, meistens bei anwachsender Küste. Zuerst breitet die Laubmooschicht sich stark aus; es siedeln sich Arten an wie, *Lythrum salicaria*, *Potamogeton polygonifolius*, *Utricularia australis* und *Comarum palustre*; und allmählich führt die Sukzession zum *Caricetum trinervi-nigrae*.

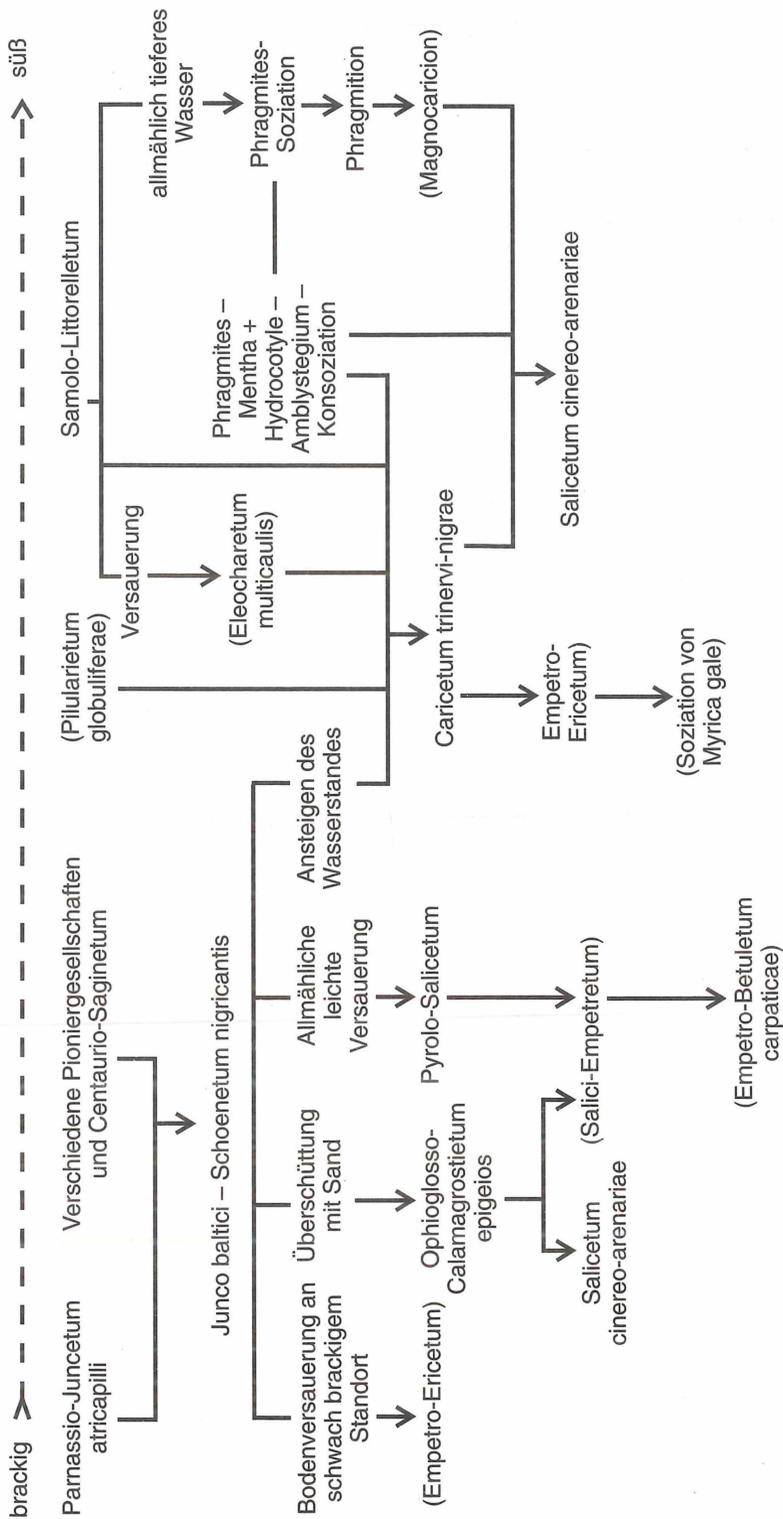
Überwehung mit Sand fördert besonders das hohe Gras *Calamagrostis epigeios*, das eine lockere, grobe Streuschicht produziert, in der es die meisten Kennarten des *Schoenetum* nicht aushalten. Es entsteht dann eine neue Assoziation, das *Ophioglosso-Calamagrostietum*. Örtlich kommt darin die seltene *Carex hartmanii* massenhaft vor. Die Gesellschaft wird allmählich von einem Sanddorn-Kriechweide-Gestrüpp verdrängt, in dem sich viele Farne ansiedeln können, wie *Dryopteris filix-mas*, *D. dilatata*, *Athyrium filix-femina*, *Blechnum spicant*, *Osmunda regalis* und eventuell *Thelypteris palustris*.

Wenn keine beträchtliche Überwehung eintritt und auch der Grundwasserstand sich nicht ändert, vollzieht sich eine allmähliche Bodenversauerung, wobei sich *Empetrum nigrum* und eventuell *Erica tetralix* ansiedeln. Die Kombination von *Schoenus* mit *Empetrum* und *Erica* ist eine merkwürdige, in Mitteleuropa kaum auftretende Erscheinung, dem atlantischen Klima zu verdanken; das Extrem finden wir in den Deckenhochmooren West-Irlands, wo *Schoenus* in ombrotrophen Mooren wächst.

Die Sukzession führt nun zu den Küstenheidengesellschaften, und zwar zuerst zum *Pyrolo-Salicetum*, weiterhin entweder zum *Empetro-Ericetum* oder, wenn der Standort weniger feucht ist, zum *Salici-Empetretum*. Da Kollege DE SMIDT diese Gesellschaften heute morgen schon vorgeführt hat, werde ich darauf verzichten und nur einige Bilder zeigen. Ich möchte nur noch daraufhinweisen, daß diese Feuchtheiden sich letzten Endes zu einem Dünenbirkenwald entwickeln können, vorläufig als *Empetro-Betuletum carpaticae* zu benennen.

Unsere Odyssee durch die Hygroserie ist damit zu Ende.

Schema 2:
Vereinfachtes Schema der Hygroserie auf den
westfriesischen Inseln.



() = Diese Entwicklung vollzieht sich nicht auf allen Inseln.

Schrifttum

- ARNOLDS, E. (1983): Macrofungi. In: Dijkema & Wolff (ed.) Flora and vegetation of the Wadden Sea Islands and coastal areas. Rep. 9, Wadden Sea Working Group, Balkema, Rotterdam. p. 61–73, 392–399.
- 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.
- DIEREN, J.W. VAN (1934): Organogene Dünenbildung, eine geomorphologische Analyse der westfrieschen Insel Terschelling mit pflanzensoziologischen Methoden. Diss. Amsterdam. Nijhoff, den Haag.
- IVERSEN, J. (1936): Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel bei der Vegetationsforschung. Dissertation, Kopenhagen.
- KETNER-OOSTRA, R. (1989): Lichenen en mossen in de duinen van Terschelling. Rijksinstituut Natuurbeheer. Intern rapport 89/7. Leersum. 157 p.
- LEEUWEN, C.G. VAN (1966): Het botanisch beheer van natuurreservaten op structuur-oecologische grondslag. Gorteria 3, 2: 16–28.
- MAAS, P.W.TH., P.A.I. OREMUS & H. OTTEN, (1983): Nematodes (*Longidorus* sp. and *Tylenochorhynchus microphasmis* Loof) in growth and nodulation of seabuckthorn (*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.
- PUTTEN, W.H. VAN DER, (1989): Establishment, growth and degeneration of *Ammophila arenaria* in coastal sand dunes. Diss. L.U. Wageningen.
- PUTTEN, W.H. VAN DER, C. VAN DIJK & S.R. TROELSTRA (1988): Biotic soil factors affecting the growth and development of *Ammophila arenaria*. Oecologia 76: 313–320.
- WESTHOFF, V. (1947): The vegetation of dunes and salt-marshes on the Dutch islands of Terschelling, Vlieland and Texel. Diss. R.U. Utrecht.
- (1975): La végétation des dunes pauvres en calcaire aux îles frisonnes néerlandaises. - Colloques Phytosociologiques I. Dunes. Cramer, Vaduz: 71–77.
- (1987): Salt marsh communities of three Westfrisian islands, with some notes on their long-term succession during half a century. In: A. Huiskes et al. (red.), Vegetation between land and sea. Junk, Dordrecht. p. 16–40.
- (1991): Neuentwicklung von Vegetationstypen (Assoziationen in statu nascendi) an naturnahen neuen Standorten, erläutert am Beispiel der westfriesischen Inseln. Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges. 2: 11–23. Hannover.
- WESTHOFF, V. & M.F. van Oosten (1991): De plantengroei van de Waddeneilanden. Verlag K.N.N.V., Utrecht. 419 S.
- 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.

WESTHOFF, VICTOR, PROF. DR.

Postbus 64

NL – 6560 AB Groesbeek

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): Westhoff Victor

Artikel/Article: [Die Küstenvegetation der westfriesischen Inseln 269-290](#)