

Über niederländische Dünenpflanzen.

Von

N. Swellengrebel, Amsterdam.

Mit 2 Abbildungen im Text.

Dr. H. Blink sagt in seinem Buche über die Geographie der Niederlande, daß es bei uns eine echte Dünenflora, d. h. eine Flora, welche aus Pflanzen besteht, die nur in den Dünen und nirgendwo anders vorkommen, vielleicht gar nicht gibt, und wenn dieses auch der Fall sein würde, daß diese Flora doch ganz ohne irgend welches Interesse sei (s. Teil III, S. 64). Da ich diese Behauptung bezweifelte, habe ich sie nachgeprüft und habe gefunden, daß eine solche exquisite Dünenflora ganz gewiß besteht und auch gar nicht ohne Bedeutung ist. Ich habe darum die Elemente dieser Flora gesammelt und auch ihre Verbreitung in Deutschland, Dänemark und der Schweiz zu verfolgen versucht.

1. Über den Bau und das Klima der Dünen.

Die niederländischen Dünen sind bekanntlich ein Teil jener großen, vielfach zerstückelten Kette, welche sich von Calais bis Kap Skagen ausbreitet. Sie sind aus vier Teilen zusammengesetzt: 1. Die Dünen von Zeeuwsch-Vlaandren, 2. Die Dünen der Inseln von Zeeland, 3. Die Dünen der Provinz Holland, 4. Die Dünen der westfriesischen Inseln.

Schon in der Zeit der Römer waren sie nicht überall mehr zusammenhängend, die Dünen Zeelands waren damals sogar weniger entwickelt wie jetzt; anderseits hingen die Dünen von Texel, Vlieland und Holland noch zusammen (s. die Kärtchen). Als allmählich das Land hinter den Dünen überschwemmt wurde, und sich in das jetzige Wattenmeer umwandelte, vergrößerten sich die Gewässer, welche sich zwischen den Dünenabschnitten fanden, und es entstanden auf diese Weise nach und nach die gegenwärtigen westfriesischen Inseln.

Die Dünen der Provinz Holland breiten sich von Helder bis Hoek van Holland aus. Unweit Petten ist die Kette unterbrochen, dort ist die Stelle, wo früher die Nord- und Zuidersee in Verbindung traten. Der Kern der holländischen Dünen ist südlich von Petten, bei Schoorl gelegen, wo es eine ältere, diluviale Insel gibt. Die Dünen sind hier am breitesten (3000—4000 m). Von hier setzen die Dünen sich, bald breiter, bald schmaler werdend, ununterbrochen fort.

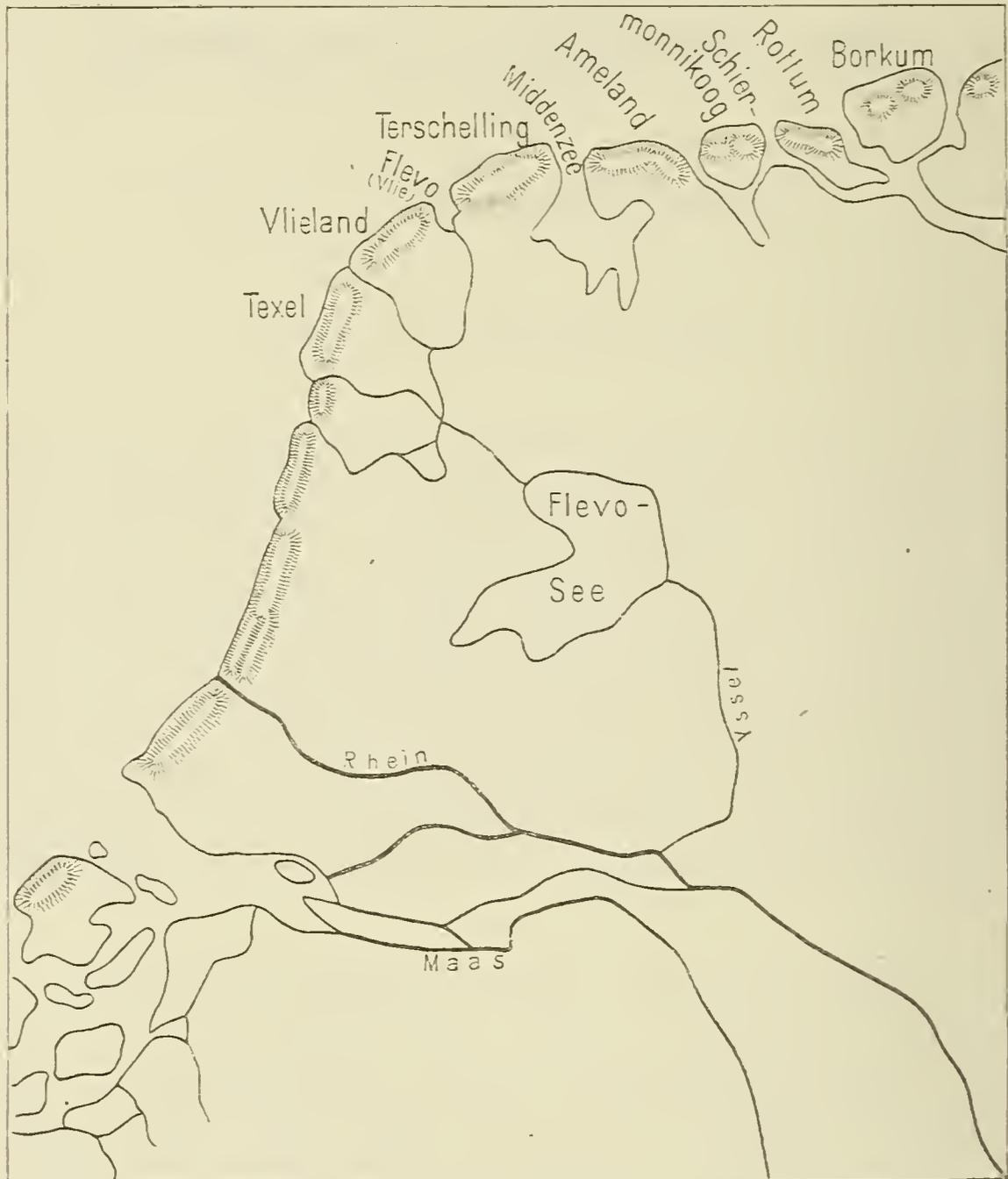


Fig. 1. Die Niederlande im ersten Jahrhundert.

Bei Egmond-binnen findet sich in den Dünen eine breite Ebene ($\pm 1,5$ km. breit), im Osten und Westen von einem schmalen Dünenstreifen umsäumt. Es ist dieses eine Ebene, wie sie Warming im nördlichen Teil der Halbinsel Skallingen in Jutland (29) beschreibt. Dergleichen Ebenen inmitten der Dünen stellen auch der Breesaap unweit Velzen, welche 243 ha groß ist, und die Waalsdorper Ebene bei Haag, die eine Ausbreitung von 25 ha hat, dar. Außer diesen breiten Dünentälern gibt es auch

noch schmälere, allseitig von den Dünen eingeschlossene Kessel, welche man bei uns „Duinpannen“ nennt.

Die Dünen der westfriesischen Inseln zerfallen in sechs Teile, die Dünen der Inseln Texel, Vlieland, Terschelling, Ameland, Schiermonnikoog und Rottum, welche durch mehr oder weniger tiefe Meeresarme voneinander getrennt sind. Hinter diesen Inseln liegt das Wattenmeer. Sie nehmen alle im Westen ab, und im Osten zu, infolge des starken Westwindes. Ameland und Texel sind nicht ganz alluvialer Formation, beide besitzen sie einen diluvialen Kern.

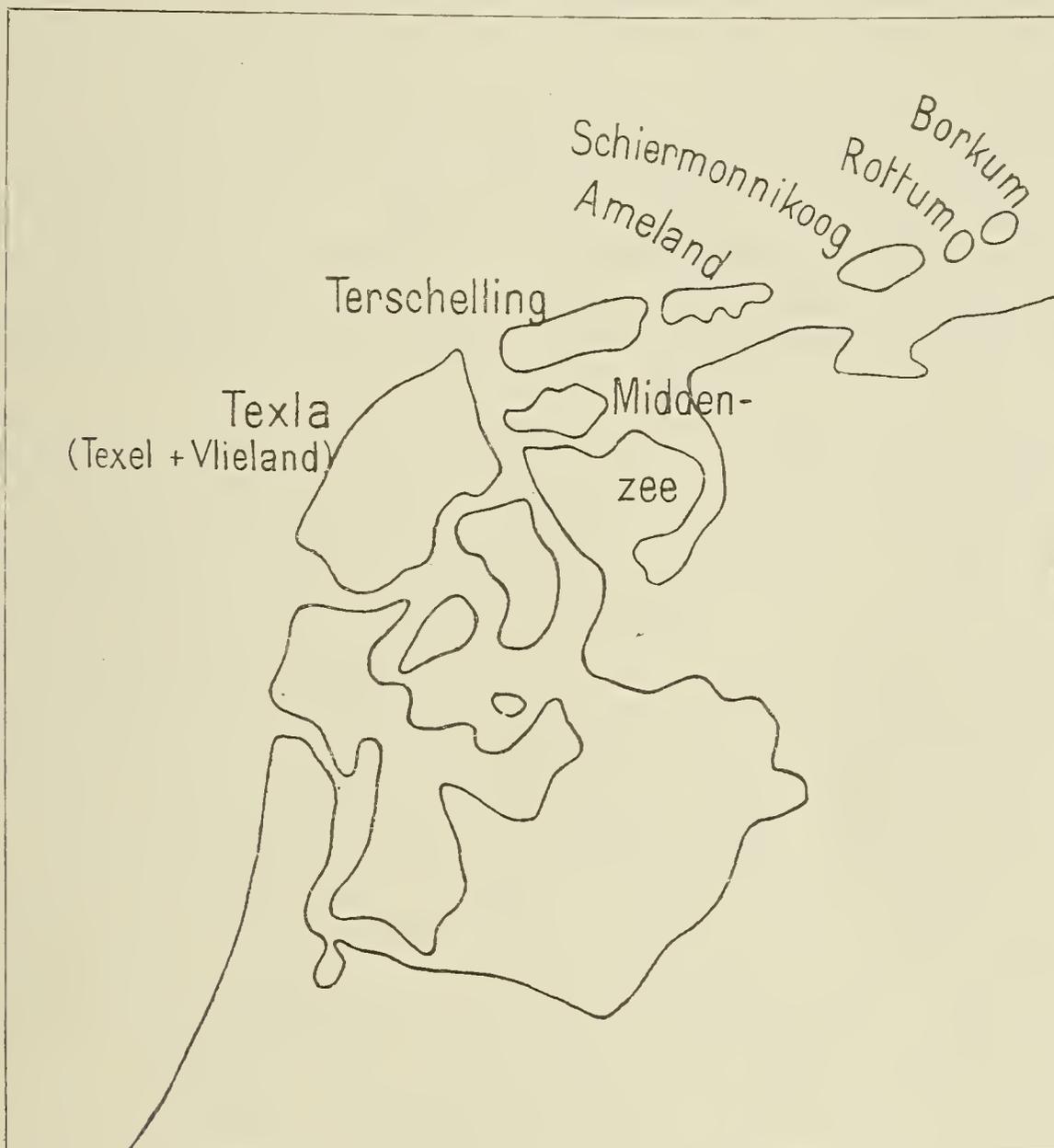


Fig. 2. Die Niederlande im Mittelalter.

Die Dünen der Inseln Zeelands sind nicht alle gleichen Ursprungs. Sie sind verteilt über die Inseln Voorne, Goeree, Schouwen und Walcheren. Die Dünen von Schouwen und Walcheren sind die ältesten. Wahrscheinlich sind sie die Überreste der alten Nehrung, welche hier übrigens ganz zerstört worden ist. Die Dünen von Goeree und Voorne haben viel geringeren Umfang und sind auch neuer. Sie sind auf älteren Sandbänken entstanden, welche durch den Schlamm der Flüsse allmählich über das Meeresniveau gehoben wurden.

Die Dünen von Zeeuwsch-Vlaandren schließen sich direkt denen der Franco-Belgischen Kette an: sie haben nur sehr geringe Ausbreitung.

Nach Warming (28, S. 251—55; 32) kann man auch die niederländischen Dünen einteilen in: 1. Sandstrand, worauf psammophile Halophyten vegetieren, 2. Meeresdünen („Lebende oder Weiße“ Dünen), worauf nur jene Pflanzen zu wachsen vermögen, welche eine Sandüberstäubung vertragen können, und 3. Sanddünen („Tote oder Graue“ Dünen), worauf auch weniger widerstandsfähige Arten gedeihen können und alsbald die Meeresdünenvegetation verdrängen. Außerdem schließt sich an die Landdünen in der Provinz Holland noch eine vierte Formation an, jene der „Geest“. Diese Geest ist ganz von dem Boden verschieden, welchen man in Deutschland Geest nennt. Sie besteht aus einem Gemisch von Dünensand mit dem darunterliegenden Lehmboden. Nicht überall kommen diese vier Formationen vor. Die Geest findet sich nur dort, wo sich die Dünen direkt dem Marschgebiete anschließen, wie in Holland und Zeeland. Die grauen Dünen finden sich nicht auf sehr kleinen Inseln, wie Rottumeroog. Hier finden sich vielmehr nur Meeresdünen, weil hier der Seewind allseitig frei hinkommen kann.

Der Dünensand hat ein mittleres Porenvolumen von 34.6 %. Die Schnelligkeit, womit sich das Grundwasser in diesen Poren erhebt, ist nicht sehr groß. Unter dem Drucke einer 2.5 m hohen Wassersäule war in einem 80 cm hohen Rohr die Schnelligkeit 0.00135 cm pro Sek. Dagegen hält der Dünensand das Wasser ziemlich energisch fest: 10—11 % des Sandvolumens werden bei dem Durchgang des Wassers zurückgehalten. Nach Blink (1. Tl. II, S. 550) kann man den Dünensand in vier Zonen zerlegen: Zu unterst ist die Zone des Grundwassers gelegen. Diese liegt an verschiedenen Orten ungleich tief, der Sand enthält \pm 37 % seines Volumens an Wasser. Hierauf folgt eine 30—40 cm tiefe Schicht, deren Wassergehalt vom Grundwasser beherrscht wird. Nach dieser kommt eine Zone, die eine mittlere Feuchtigkeit von 6—11 % hat. Der Wassergehalt dieser drei Zonen ist also ziemlich konstant. Dieses ist aber nicht der Fall bei der vierten Zone, deren Wassergehalt nach den Niederschlagsmengen schwankt. Diese Zone gibt auch am schnellsten ihr Wasser durch Verdampfung ab. Dünenpflanzen, welche kein mächtig entwickeltes Wurzelsystem haben, müssen also andere Vorrichtungen zur Wasserspeicherung oder zur Vorbeugung allzu großer Transpiration haben, wenn sie am Leben bleiben wollen.

Die Entstehung unserer Dünen stellt man sich derart vor, daß am Ende der Eiszeit das Wasser der Flüsse viel Sand mitführte, der eine kleine Strecke von dem Ufer entfernt, deponiert wurde und hier eine Sandbank bildete, welche durch Strömungen, die aus dem Süden kamen, in s-förmiger Richtung deponiert wurde, wie noch jetzt unsere Dünen gelagert sind. Später, als der Boden sich hob, kam diese Bank über dem Meeresniveau zu

liegen und es konnten sich Dünen bilden. Hinter dieser Nehrung war also ein untiefes Haff, das nach und nach ausgefüllt wurde und sich, als das Steppenklima, das bekanntlich nach dem Tundrenklima, welches der Eiszeit folgte, kam, vorüber war, allmählich bewaldete. Später wurden große Partien dieses Marschlandes überschwemmt, wie z. B. das Gebiet, wo sich jetzt der Zuiderzee und die Watten finden. (Siehe auch die Kärtchen).

Das Klima der Dünen ist ein ziemlich warmes und feuchtes. Die mittlere Jahrestemperatur nimmt vom Süden nach dem Norden allmählich ab.

I. Regenmenge und Temperatur an drei Stellen unserer Dünen.

Ort	Jahr.-Temp.	Som.-Temp.	Wint.-Temp.	Regenmenge
Vlissingen	10—12°	19°	4°	59 cm
Helder	10—11°	18°	4°	67 cm
W.Fries.Ins.	9—10°	16—18°	2°	60—70 cm

II. Vergleichung der Regenmenge im Sommer und Winter auf zwei Stellen in unseren Dünen.

Ort	Sommer	Winter
Vlissingen	7 ccm	5 ccm
Helder	8 ccm	6 ccm.

Die Winter sind also außerordentlich mild, die Sommer ziemlich heiß, und die Regenmenge ist groß, indem die Zeit des größten Regenfalls im Sommer ist. Dessenungeachtet weist die Vegetation auf ein Steppenklima hin. Warming (28, S. 256) sagt: „Endlich findet man (in den Dünen) sehr viele einjährige und zwei-jährige (überwinternde einjährige) Pflanzen, die darauf hinweisen, daß die Dünen viel von der Natur der Steppen besitzen.“ Weil die Sonne tags das Land sehr stark erhitzt (nach Giltay (23), steigt die Oberflächentemperatur am Mittag bis 50—80°), aber die Temperatur nach Sonnenuntergang auch wieder schnell und stark zurückgeht, hat man also große Unterschiede zwischen

Tag- und Nachttemperatur, wie dieses auch auf den Steppen der Fall ist. Obwohl durch die Nachbarschaft des Meeres die Luft immer feucht ist, hemmt diese Feuchtigkeit die Transpiration der Pflanzen nicht, weil immer ein starker Wind herrscht, welcher den von den Pflanzen transpirierten Wasserdampf sofort mitnimmt. Wie stark dieses austrocknende Vermögen des Windes ist, wird ersichtlich aus einer Angabe Warmings (32), der sagt, daß an den Küsten Seelands ein ganzer Kiefernwald (das sog. fowitrede Skov“) durch den Wind ausgetrocknet und getötet sei. Die Transpiration wird noch gesteigert durch das grelle Licht, das von dem Sande reflektiert wird, und also die Blätter nicht nur an der Oberfläche, sondern auch an der Unterseite trifft. Dieses ist die Ursache, daß viele Dünenpflanzen sowohl an der Oberseite, als auch an der Unterseite Palissadenparenchym besitzen, und daß einige ihre Blätter mehr oder weniger parallel den Lichtstrahlen gestellt haben. Die Regenmenge ist wohl groß, aber durch die oben genannten Ursachen ist die Verdunstung doch so stark, daß die Oberfläche schnell wieder ausgetrocknet wird. Zumal im Sommer würden viele Pflanzen, die kein ausgebreitetes Wurzelsystem haben, vertrocknen, wenn nicht durch die großen Schwankungen der Tages- und Nachttemperatur reichliche Taubildung einträte, die von diesen Pflanzen aufgespeichert wird.

Vergleicht man nun das Klima der Dünen mit jenem der Steppen Süd-Rußlands, mit der Kirgisensteppe und mit jener der Dschungarei, welche eine Sommertemperatur von 20—25°, eine Wintertemperatur von (-5)—(-15)° und eine Regenmenge von 20 bis 60 cm haben, so ist wohl einige Übereinstimmung zwischen dem Dünen- und Steppenklima aufzufinden: Die Sommertemperatur ist nur wenig höher und die Regenmenge wohl beträchtlich gering, aber dieser Unterschied wird weniger bedeutend, wenn man in Betracht zieht, was oben über die große Verdunstung gesagt ist. Der bedeutende Unterschied ist also in den Wintertemperaturen gelegen. Man würde also das Dünenklima vielleicht als ein gemäßigtes Steppenklima betrachten können.

2. Die exquisite Dünenflora der Niederländer und ihre Verbreitung.

Die Flora der niederländischen Dünen ist keine einheitliche: Sie hat viele Arten mit der Geest gemein, wie z. B. *Ammophila arenaria*, *Elymus arenarius* u. a. Auch kommen wohl Formen aus dem Marschgebiete in den feuchteren Teilen der Dünen vor. Auf den älteren diluvialen Formationen kommt eine Flora vor, welche viel mehr von derjenigen der Geest als von jener der Dünen hat. Bei Schoorl z. B., wo die alte diluviale Insel Hollands gelegen ist, gibt es einen mächtigen *Myrica-Gale*-Bestand, auch findet man dort viele *Calluna vulgaris*, *Thymus ser-*

pyllum, angeblich auch *Pinguicula vulgaris*, alle Pflanzen, die auf anderen Stellen in den Dünen bei uns weit seltener vorkommen.

Man kann in den Dünen drei Pflanzenvereine unterscheiden: 1. Verein der Meeresdünen. Die Pflanzen wachsen hier auf dem losen Sande und haben mächtig entwickelte Rhizomensysteme; außerdem werden sie von einer Sandüberstäubung nicht getötet, sondern wachsen durch den Sand wieder an die Oberfläche heran. 2. Verein der Grauen Dünen, wo viel weniger Gefahr für Überstäubung besteht, und wo also auch Pflanzen zu wachsen vermögen, welche diese nicht ertragen würden. Die Pflanzen der Meeresdünen kommen hier weniger vor, weil sie von der großen Menge Konkurrenten verdrängt werden. Wie dieses aber geschieht, warum z. B. *Ammophila arenaria* sich dort nicht halten kann, ist noch nicht bekannt (Warming 32). 3. Verein der kesselförmigen Dünentäler (Duinpannen). Der Boden dieser Täler ist meist etwas feucht, oder es ist ein kleiner Teich geformt und oft hat sich eine dünne Schicht Humus auf dem Sande gebildet. Der Rand des Tales ist oft mit Stauden verschiedener Art bewachsen, welche nicht unwesentlich dazu beitragen, einer Sandüberstäubung vorzubeugen. In diesen Verein muß auch die Vegetation gerechnet werden, die an den Ufern der kleinen Seen, welche bisweilen in den größeren Dünentälern sich finden, auftreten. Ein solcher See ist z. B. das „Zwanewater“ unweit Kallantsoog im Norden der Provinz Holland.

Betrachtet man nun die exquisite Dünenflora, so sieht man, daß viele dieser Pflanzen in den Meeresdünen ($\pm 60\%$) und die übrigen in den Landdünen vorkommen; nur eine findet sich in den feuchten Dünentälern. Ich lasse hier eine Tabelle folgen, worin die Verbreitung der exquisiten Flora der Niederlande in den Niederlanden, Deutschland, Dänemark und der Schweiz verzeichnet ist. Hierzu habe ich außer den Arbeiten Warmings, für die Niederlande benutzt: die Floren Suringars¹⁾ und Henkels²⁾, für Deutschland die Flora Garckes³⁾, für Dänemark jene Rostrups⁴⁾ und für die Schweiz jene von Schinz und Keller.⁵⁾

¹⁾ Suringar, W. F. R., Flora van Nederland. Leeuwarden (Hugo Suringar.) 1895.

²⁾ Henkels, H., Flora van Nederland. Groningen (P. Noordhoff.) 1899.

³⁾ Garcke, A., Flora von Deutschland. Berlin (P. Parey) 1898.

⁴⁾ Rostrup, E., Vegledning i den Danske Flora. Kjobenhavn (E. Bogesens Forlag) 1902.

Schinz, H. und Keller, R., Flora der Schweiz. Zürich (A. Rauhstein) 1900.

(Siehe Tabelle S. 188 u. 189).

Name der Pflanze.	Verbreitung in Holland	Verbreitung in Dänemark
<i>Juncus balticus</i>	Dünentäler. Vlieland und Terschelling	Meeresdünen auf Bornholm u. im westlichen Jütland
<i>Ammophila baltica</i>	Dünen der Westfriesisch. Inseln	Selten am Strande
<i>Triticum junceum</i>	Meeresdünen	Sandige Meeresküste
<i>Triticum pungens</i>	Meeresdünen	
<i>Poa bulbosa</i>	Dünen bei Nordwyk	Nur auf Bornholm
<i>Asparagus prostratus</i>	Meeresdünen	
<i>Salsola kali</i>	Meeresdünen und Strand	Am Sandstrande ziemlich allgemein
<i>Honkenya peploides</i>	Meeresdünen	Gemein am Strande
<i>Silene otites</i>	Ziemlich gemein in den Dünen	Nordseedünen
<i>Cerastium tetrandrum</i>	Allgemein in den Dünen	Nur in den Nordseedünen
<i>Crambe maritima</i>	Meeresküste	Am Strande, zumal auf den Inseln
<i>Cakile maritima</i>	In den Meeresdünen	Gemein am Strande
<i>Cochlearia danica</i>	Strand	Gemein am Strande
<i>Lepidium latifolium</i>	Selten in den Dünen	Auf lehmigen Strandwiesen
<i>Glaucium luteum</i>	Sehr selten in den Dünen	Sandige Küste beim Nissum-Fjord
<i>Helianthemum guttatum</i>	Dünentäler und Abhänge auf Vlieland und Terschelling	
<i>Euphorbia paralias</i>	Meeresdünen gemein	
<i>Eryngium maritimum</i>	Allgemein in den Dünen	Nicht selten am Strande
<i>Hippophaë rhamnoides</i>	Gemein in den Dünen	Dünen: Moensklint, Refsnaes Falsters Ostküste. Nordwest-Jütland
<i>Rosa pimpinellifolia</i>	Dünen, Allgemein	Nordseedünen, Anesjo, Bornholm
<i>Trigonella ornithopodioides</i>	Selten in den Dünen	Sehr selten: Laesjo, Mejo
<i>Trifolium maritimum</i>	Dünen bei Katwyk	
<i>Trifolium subterraneum</i>	Dünen auf Walcheren.	
<i>Convolvulus soldanella</i>	In den Meeresdünen	In einem Exemplar am Nissum Fjord
<i>Gentiana cruciata</i>	In den Dünentälern	
<i>Gentiana amarella</i>	In feuchten Dünentälern	Strandwiesen
<i>Erythrea linariifolia</i>	Dünentäler ziemlich allgemein	

Verbreitung in der Schweiz

Verbreitung in Deutschland

	Feuchter Dünensand an der Ostsee. nur selten an der Nordsee Meeresküste von Hollstein bis Ost-Preußen
Selten an Wegrändern	Nord- und Ostseestrand Sandige Stellen an der Nordsee Felsen, Grasstellen, nicht im Nordwesten, Ost-Preußen, Oberschlesien. Sandige Stelle am Meere Am Meeresstrande Auf unbebauten Stellen (Sandhügel etc.), stellenweise allgemein, im N.-W. nur auf den Nordsee-Inseln Nord- u. Ostfriesische Inseln u. auf Helgoland. Selten am Meeresstrande. Hollstein, Mecklenburg, Rügen. Am Meeresstrande der Nord- und Ostsee. Am Meeresstrande von Oldenburg bis Pommern.
Fels. selt.: Freiburg, Burgsdorf, Lenzburg, Laufen	Am Strande: Holstein (bis Broek) Rügen, Strand der Insel Ummanz bei Suhrendorf.
Kiesige Ufer am Neuenburger See.	Sandige Küste: Memel, Danzig u. Mecklenburg, Kalk- u. Sandhügel Kassel, Thüringen u. Prov. Sachsen Sandige Orte, sonnige Hügel selten. Norderney, in der Altmark, Wildpark bei Potsdam, selten bei Wittenberg, auf der Säeruten bei Gröna, Jüterbog, Mittenwalde, Niemeck, Koswig (Purtzberg). Gerbstedt, Elsterwerda; in der Lausitz zwischen Sellendorf und Mahlsdorf, bei Wüstermark in Auerbalz, bei Krausnitz auf dem hohen Berge nach dem Wasserburger Forst zu und zwischen Krinitz und Gr. Mehrow in Hessen unweit Darmstadt, Elsaß (auf dem Oberlinge und zwischen Gebweiler und Jungholz) Sandige Orte am Meere
Stellenweis an den Ufern der Alpenflüsse	Meeresküste bis Ost-Preußen und mit den Alpenflüssen in Elsaß, Schwaben und Bayern.
Ziemlich allgemein im Juragebirge	Sonnige Sandhügel, zumal am Meere. Nordseeinseln. im Grabfeld. Süd-Thüringisches, Fränkisches Keupergebiet, Elsaß (Vogesenvorberge) Baden, Württemberg, Bayern. Am Ostseestrande
Trockne Wies., Waldränd.	Am Meeresstrande, Borkum, Juist, Langerog, früher auch Norderney und Wangeroog. Trockene Wiesen, sonnige Hügel, nicht im Nordwestlichen Flachlande. Trockne Bergabhänge, zumal auf Kalk. Nord- u. Ostseeküste, Brandenburg, Thüringen, Prov. Sachsen, in Böhmen, im Elbegebiet bei Lissa, Podiebrad, Wschetat etc.

Diese Pflanzen haben sich auf mannigfache Weise gegen Austrocknung zu schützen gesucht, und die Pflanzen der weißen Dünen haben dafür gesorgt, daß eine Sandüberstäubung ihnen so wenig wie möglich schadet. Ausführlich sind diese Vorrichtungen beschrieben bei Warming (28), hier seien nur einige erörtert. Bei den Gräsern hat man oft aufgerollte Blätter, welche die Transpiration herabsetzen (*Triticum junceum*, *Tr. pungens*) oder große Rhizome, welche nicht unwesentlich dazu beitragen, um, falls die Pflanze unter dem Sande begraben liegt, wieder schnell herauswachsen zu können (*Juncus balticus*, *Triticum junceum*). Eine Art hat ein durch Blattscheiden gebildetes, zwiebelartiges Unterteil (*Poa bulbosa*). Fleischige Blätter kommen öfters vor, z. B. bei *Halianthus* (*Honckenia*) *peploïdes*, *Cakile maritima*, *Euphorbia paralias* und *Convolvulus soldanella* (Halophyten). Auch betaute Blätter findet man nicht selten (*Lepidium latifolium*, *Glaucium luteum*, *Triticum junceum*). Ein feines Haarkleid besitzen *Trifolium subterraneum*, *Tr. maritimum*, *Silene otitis* und *Cerastium tetrandrum*. Gegen den starken Wind haben viele sich dadurch geschützt, daß sie sich gegen den Grund andrückten, wie *Honckenia peploïdes*, *Convolvulus soldanella* (welche nur selten klettert), *Rosa pimpinellifolia*, *Asparagus prostratus*, *Trifolium subterraneum* und *Trigonella ornithopodioides*. *Hippophaë* beugt der allzu großen Transpiration durch den Besitz außerordentlich kleiner Blätter vor. *Salsola kali* und *Eryngium maritimum* sind dornig.

Aufmerksamkeit verdient *Asparagus prostratus*. Diese Pflanze kommt in den Meeresdünen vor. Sie ist eine Abart von *A. officinalis*, die auf der Geest und auch in den Sanddünen wächst und ist von dieser verschieden durch den Besitz niederliegender Stengel und sehr kleiner Seitenzweige. Diese Pflanze liefert also ein schönes Beispiel der Anpassung einer Art an die Lebensverhältnisse der Meeresdünen, und zeigt uns, wie wahrscheinlich die ganze exquisite Dünenflora aus der gelegentlichen Dünenflora, d. h. solch einer, welcher außer in den Dünen auch auf anderen Stellen vorkommt, hervorgegangen ist.

3. Die Wanderung der Dünenpflanzen.

Die niederländischen Dünenpflanzen sind offenbar nicht in den Niederlanden selbst entstanden, sondern sind alle von außen her eingewandert. Dieses konnte nur vom Norden oder Süden aus geschehen, weil die Dünen an den anderen Seiten vom Festlande durch das hinter liegende Haff getrennt wurden, und auch später eine Einwanderung von echten Dünenpflanzen durch das waldbewachsene Moor, daß sich auf dem trocken gelegten Haffboden geformt hatte, wohl sehr unwahrscheinlich ist.

Nach ihrer geographischen Verbreitung kann man die exquisiten Dünenpflanzen in drei Kategorien zerlegen: 1. Pflanzen.

welche in Deutschland und Dänemark nur an der Küste vorkommen. 2. Pflanzen, welche in dem Flachlande oder dort und in den Gebirgsgegenden vorkommen. 3. Pflanzen, welche nur in den Gebirgen vorkommen.

Die Pflanzen der dritten Kategorie verdienen besondere Aufmerksamkeit wegen ihrer sehr eigentümlichen Verbreitung; es sind: *Hippophaë rhamnoides*, *Rosa pimpinellifolia*, *Glaucium luteum* und *Lepidium latifolium*.

Hippophaë rhamnoides ist eine Steppenpflanze. Gegenwärtig findet sie sich in den Dünen, in den schweizerischen und süddeutschen Tälern, in den Tälern der Dauphiné und in dem Rhôneetal bis an das Mittelmeer, im Osten Englands und seltener in Schotland und Norwegen. In Asien findet sie sich in Kaukasien, Nordpersien und Sibirien, im Ural, Altaï und Baïkalgebirge, das sind also jene Gebiete der Grassteppen, welche die Salz- und Wüstensteppen umsäumen. Bekanntlich folgte der Eiszeit wahrscheinlich ein Tundrenklima und nach diesem ein Steppenklima. (Nehring 34, Briquet 37, Schulz 38). Auch war es damals wahrscheinlich etwas wärmer wie jetzt. Die *Hippophaë* fand damals also überall die ihr zusagenden Lebensbedingungen und fand sich wohl im Germanischen und französischen Flachlande, in der Rhein- und Rhône-Ebene. Als aber nach und nach die Steppe genötigt war, dem Walde Platz zu machen und das Klima feuchter wurde, konnte sich *Hippophaë* nicht mehr halten und zog sich einerseits nach dem Norden zurück, wo sie endlich in die Dünen gelangte, und andererseits rückte sie immer mehr südlich durch die Rheinebene und wanderte endlich in die Täler der Schweiz und Dauphiné ein. Dort fand sie offenbar ihr zusagende Lebensverhältnisse und hat sich dort bis jetzt gehalten. In der warmen (Sommertemp. 22—24 °) Rhône-Ebene konnte sie sich freilich sehr gut halten.

Etwas anders liegt die Sache mit *Rosa pimpinellifolia*. Sie kommt heute außer in den Dünen auf sonnigen Hügeln in Gebirgsgegenden vor, ist also offenbar ein Xerophyt. Bei der fortschreitenden Bewaldung und beim Feuchterwerden des Klimas am Ende der Steppenperiode ging diese Pflanze ebenso wie *Hippophaë*, einerseits nach den Dünen, andererseits blieb sie aber nicht nur in den Tälern, sondern wanderte in die Hochebene ein und stieg die Berge hinauf, wie z. B. in Franken und Thüringen, wo sie vielleicht durch die Elbe- und Saaletäler gelangte, sowie in der Rheinprovinz und den Vogesen, wo sie durch das Rheintal, und in dem Grabfelde, wohin sie durch den Main kam. Vielleicht hat *Glaucium luteum* unter denselben Verhältnissen seine Reise gemacht, nur hat diese sich bei seiner Rheinreise nicht in Deutschland halten können, sondern ist in das Ahrtal eingewandert und hat sich nur im Kiese am Neuenburger See eingebürgert.

Die drei oben behandelten Pflanzen waren alle ausgesprochene Xerophyten; dieses ist aber anscheinend nicht der Fall

mit *Lepidium latifolium*. denn diese kommt auch auf lehmigen Strandwiesen vor, wie dieses in Dänemark und z. T. auch in Deutschland der Fall ist. Dessenungeachtet hat es ein xerophytenartiges Aussehen mit lederartigen Blättern. auch kommt es auf sehr trockenen Stellen, wie in den Dünen (Niederlande) und auf Felsen (Schweiz) vor. Man hat hier also eine Pflanze vor sich, welche ebensogut auf trocknen Stellen wie auf feuchten fortkommen kann. Diese Eigentümlichkeit, welche auch andern Pflanzen, wie z. B. *Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum*, *Juniperus communis*, *Betula nana* u. a. zukommt, hebt schon Warming (28) hervor. Durch diese Eigentümlichkeit von *Lepidium latifolium* wird es sehr schwer, seine geographische Verbreitung zu verstehen. Morphologisch gibt es keine Unterschiede zwischen den dänischen, deutschen, niederländischen und schweizerischen Stämmen, d. h. soweit dieses mittelst der Floren zu untersuchen ist, denn da ich keine Gelegenheit hatte, diese Pflanze in Deutschland und Dänemark selbst zu studieren, kann ich hierüber nichts weiteres sagen. Wenn man aber einmal vergleichende Untersuchungen anstellen würde zwischen diesen Stämmen von *Lepidium latifolium*, würde es sich vielleicht herausstellen, daß die dänischen und deutschen Stämme eine Varietät darstellen, welche sich dem Hydrophytenleben angepaßt hat. Die xerophytische Form würde dann die Urform gewesen sein, welche nur durch besondere äußere Einflüsse dazu gebracht war, in Dänemark und Deutschland eine andere Lebensweise anzunehmen. Ihre Geschichte würde dann wohl so gewesen sein, daß sie sich nach der Steppenperiode in die Dünen und die Täler der Schweiz zurückgezogen hat. Hier hat sie sich aber nicht in den Flußtälern (der Ahr und ihren Nebenflüssen zumal) halten können, und ist die Felsen in der Nähe der Emmen (Burgsdorf) Sarine (Freiburg) etc. emporgestiegen.

Die niederländischen Dünenpflanzen, welche in Deutschland auch in dem Flachlande vorkommen, waren schon so gut den Dünenverhältnissen angepaßt, daß sie, ohne große Umänderungen zu erfahren, zu Dünenpflanzen wurden. Die Ursache der oftmals eigentümlichen Verbreitung dieser Pflanzen wird wohl, mindestens zum Teil in den Änderungen, welche das Klima nach der Eiszeit erlitten hat, zu suchen sein.

Poa bulbosa kommt nicht im nordwestlichen Flachlande und in Oberschlesien vor, bei uns nur unweit Nordwyk und in Dänemark auf Bornholm. Nach Aitchinson findet sie sich häufig in den Ebenen Beludschistans: sie ist also eine Steppenpflanze und hiermit stimmt auch die Tatsache, daß sie in Deutschland nur auf trocknen Felsen und Grasstellen vorkommt. Vielleicht ist sie in der Steppenperiode aus Asien nach Europa gewandert, und damals, entweder nördlich oder südlich gehend, nach den Nordseedünen übergesiedelt. Am wahrscheinlichsten ist es aber, daß sie aus dem Süden in die Dünen eingewandert ist, denn sie kommt weder auf den nordfriesischen, noch auf den ost-

friesischen Inseln vor und wächst auch auf Dänemarks Westküste nicht.

Helianthemum guttatum ist eine südliche Pflanze. Sie kommt in den Mittelmeerländern, auf den Canarischen und Azorischen Inseln, in Mittel-Frankreich, auf Jersey und Angelsey und im südlichen Teil Jerlands vor. In Deutschland findet sie sich auf trocknen, sonnigen Stellen im Mittel und Süden und auf Norderney. In den Niederlanden kommt sie nur auf zwei nördlichen Inseln vor. Vielleicht gelangte sie in der Steppenperiode als das Klima heißer war, soweit nach dem Norden, und mußte später natürlich zurück. Die Kolonien auf Texel, Vlieland und Norderney sind also wahrscheinlich nur als Relikten aufzufassen.

Erythrea linariifolia, welche im Elbegebiet, Brandenburg und an den Küsten der Nord- und Ostsee vorkommt, hatte früher wahrscheinlich auch ein größeres Gebiet, breitete sich damals vielleicht bis nach Jütland aus und konnte so auf die Nehrung gelangen. Nachher hat sie sich immer mehr zurückgezogen, so daß sie gegenwärtig in Dänemark nicht mehr vorkommt. Über die Nehrung wanderte sie also vom Norden aus in den Niederlanden ein.

Gentiana cruciata, *G. amarella* und *Silene otites* werden auch wohl auf die gleiche Weise eingewandert sein. Die letztere ist wahrscheinlich aus dem Norden zu uns gekommen, denn sie findet sich jetzt noch auf den Nord- und Ostfriesischen Inseln und auf der Westjütischen Küste. *Gentiana cruciata* kommt nur bei uns in den Dünen vor, wanderte also wahrscheinlich aus dem Süden ein, wie auch *G. amarella*, denn es kommt wohl eine Form von *G. amarella* in Dänemark vor, aber diese findet sich auf Strandwiesen und stellt also wohl die ästivale Form dieser Pflanze dar¹⁾.

Von der dritten Kategorie, Pflanzen, welche auch in Deutschland und Dänemark nur in den Dünen vorkommen, sind fünf Pflanzen wahrscheinlich aus dem Süden zu uns gekommen.

Asparagus prostratus, *Euphorbia paralias*, die nicht in Deutschland oder Dänemark vorkommen, *Triticum pungens*, welches in Deutschland nur an der Nordsee und garnicht in Dänemark wächst; *Trigonella ornithopodioïdes*, welche nur in Dänemark auf Laesö und Nexö sich findet, und endlich *Convolvulus soldanella*, die in Deutschland nur vereinzelt auf den Ostfriesischen Inseln und in Dänemark am Nissumfjord (dieses scheint ein sehr ge-

¹⁾ *Gentiana amarella* h. kommt in zwei Formen vor: 1. Eine Sommerform mit stumpfen, mittleren Stengelblättern und 3—6 Internodien. Diese Form kommt nur auf feuchten Wiesen in Ostpreußen vor (*G. linguata* C.A. Agardh als Art). 2. Herbstform mit spitzen, mittleren Stengelblättern und 6—12 Internodien (*G. axillaris* Rehb. als Art). Die bei uns vorkommende Form ist die autumnale.

schützter Standort zu sein) vorkommt. *Convolvulus soldanella* liefert ein schönes Beispiel dafür, daß es sehr gut geschehen kann, daß eine Pflanze auf einer Insel lebt, aber auf einer grade daneben gelegenen, scheinbar dieselben Lebensverhältnisse bietenden ausstirbt. Sie findet sich nämlich auf Borkum, Juist und Langeoog, früher auch auf Norderney und Wangeroog. Dieses hat wahrscheinlich seine Ursache darin, daß *Convolvulus* auf den Inseln, wo sie jetzt noch lebt, ihr zusagende Verhältnisse fand. Als diese Inseln noch verbunden waren, konnte sie sich auch auf weniger günstigen Stellen halten, denn sie konnte sich immer aus den günstigeren rekrutieren. Als sie aber von diesen getrennt wurde, mußte sie natürlich auf den ihren Bedürfnissen nicht zusagenden Standorten aussterben.

Die aus dem Norden eingewanderten echten Dünenpflanzen sind nicht einheitlichen Ursprungs. Ein Teil ist aus nordischen Pflanzen, im engeren Sinne, zusammengesetzt, d. h. sie stammen aus Skandinavien: ein anderer Teil gehört den Baltischen Pflanzen an. Ob eine Pflanze der einen oder der anderen Gruppe angehört, ist nur durch ihre jetzige Verbreitung einigermaßen zu entscheiden.

Cerastium tetrandrum ist eine skandinavische Strandpflanze und kommt in Dänemark und Deutschland nur in den Nordsee-Dünen vor, außerdem findet sie sich auf Helgoland. Sie muß also schon damals gelebt haben, als es noch eine Verbindung gab zwischen der skandinavischen Halbinsel und Dänemark einerseits und zwischen Deutschland und Helgoland andererseits. Vielleicht gab es gleich nach der Eiszeit noch solch eine Verbindung. Warming nennt als nordische Sandstrandpflanzen: *Cakile maritima*, *Honckenya peploides*, *Triticum junceum* und *Crambe maritima* (28).

Juncus balticus kommt in Deutschland nur selten an der Nordsee vor, in Holland auf zwei Inseln und in Dänemark auf Bornholm und Jütland; an der Ostsee kommt es häufig vor. In der Steppenperiode ist er vielleicht durch Norddeutschland nach Dänemark übergesiedelt, und ist so auf die Nehrung gekommen. Nicht so leicht ist es, zu sagen, wie er nach Bornholm gelangt ist; vielleicht gab es damals auch eine Verbindung zwischen Südschweden und Bornholm, sodaß *Juncus balticus* von Seeland über Skanen nach Bornholm wandern konnte. Eine interessante Verbreitung hat diese Pflanze auch in den Niederlanden. Hier kommt er nur auf zwei westfriesischen Inseln vor: Vlieland und Terschelling, ebenso wie *Helianthemum guttatum*. Hieraus würde man also schließen, daß diese Inseln einmal verbunden waren; nun waren in historischer Zeit Texel und Vlieland miteinander verbunden (siehe das Kärtchen im Anfang). Terschelling war damals schon durch einen tief landwärts einschneidenden Meeresarm (Vlie) von Vlieland getrennt. Wahrscheinlich ist es, daß noch früher auch Terschelling direkt mit Vlieland verbunden war; *Juncus balticus* konnte also ungehindert über diese Inseln

wandern. Da löste sich zuerst Terschelling von dieser Kette ab, die Pflanze aber konnte noch von Vlieland aus nach Texel übersiedeln; nachdem aber auch Vlieland vom Festlande abgetrennt war, konnte die Kolonie auf Texel sich nicht länger aus Vlieland rekrutieren und mußte also aussterben, weil auf Texel keine ihr zusagende Lebensbedingungen gegeben waren, analog dem *Convolvulus soldanella* auf den friesischen Inseln. Anscheinend hat *Ammophila baltica*, welche nur stellenweise an der Nordsee und weit häufiger an der Ostsee vorkommt, dieselbe Reiseroute wie *Juncus balticus* genommen, nur wanderte sie nicht nach Bornholm.

Trifolium maritimum ist wahrscheinlich in der Steppenperiode nach Dänemark und so auch nach unseren Dünen gewandert, aber dort überall später ausgestorben. Die Kolonie bei Katwyk ist also wahrscheinlich nur als ein Relikt aufzufassen.

Salsola kali kommt bei uns am Strande vor wie auch in Deutschland und Dänemark¹⁾. Sie ist eine echte Steppenpflanze und findet sich in den tibetanischen Salzsteppen. Vielleicht wanderte auch diese Pflanze in der Steppenperiode in Europa ein und zog sich hier später nach den Küsten zurück. So konnte sie auch auf die Nehrung gelangen und wird also wohl vom Norden her eingewandert sein.

Potonié (35) gibt an, Bromberg und Thorn seien für Deutschland die Eingangspforte vieler Steppenpflanzen. Nun kommen dort einige Arten vor, welche sich auch an der Ostsee finden, wie *Parietaria officinalis*, welche bei Thorn und Danzig vorkommt, *Gymnodenia cucullata*, die bei Pilau, Kranz und Bromberg wächst, und *Rumex ucranica*, welche sich am Weichselufer und bei Danzig findet. Vielleicht sind die östlichen Dünenpflanzen oder ihre Vorfahren aus den südrussischen Steppen, den Tälern, der Bug und der Weichsel entlang eingewandert und haben sich allmählich den Lebensverhältnissen der Dünen angepaßt. Würde dieses sich als richtig erweisen, so würden also alle östlichen Dünenpflanzen als mehr oder weniger umgeformte Steppenpflanzen aufzufassen sein.

Eine Sonderstellung inmitten aller dieser Dünenpflanzen nimmt *Eryngium maritimum* ein, welches nicht nur im Norden, sondern auch in Südeuropa, wie z. B. in dem Rhônedelta (La Camarque) sich findet (Flahault et Combres 22). Vielleicht stammt diese Pflanze aus dem Osten; in den asiatischen Steppen kommt auch eine *Eryngium* (*E. campestre*) vor, welche in Deutschland, Holland etc. auf dünnen, unfruchtbaren Anhöhen sich findet. Offenbar hat es die oben beschriebenen Wege verfolgt, denn es kommt bei Danzig und in anderen Teilen des Ostens

¹⁾ Es kommt bei uns im Binnenlande auch wohl eine *Salsola*-Art vor, diese ist aber *S. tenuifolia*.

vor. Wo es ans Meer gelangte, formte es sich nach und nach in *E. maritimum* um. Von woher es bei uns einwanderte, ist schwer zu entscheiden, es konnte ebensogut vom Norden wie vom Süden geschehen. Hat es aber die ebengenannte Reise gemacht, so ist seine Bildungsstätte Ostpreußen gewesen, und ist es bei uns also vom Norden her eingewandert.

Einige dieser Dünenpflanzen müssen schon sehr lange gelebt haben, weil sie offenbar Landpartien durchwandert haben, welche schon seit lange verschwunden sind, wie z. B. *Helianthemum guttatum* und *Hippophaë rhamnoides*. Dessenungeachtet sind diese Dünenpflanzen selbst nicht im fossilen Zustande bekannt, und gibt es auch keine Überreste, welche Pflanzen angehörten, die als direkte Vorfahren der Dünenpflanzen zu bezeichnen sind. Hiervon macht aber *Hippophaë rhamnoides* eine Ausnahme, welche im Miocän einen Vorfahren (*H. striata*) hat (36).

Es ist hier oft die Rede vom Aussterben der Arten auf irgend einer Stelle gewesen. Warum aber das eine Gebiet einer Art günstige Lebensbedingungen liefert, das andere, das anscheinend dieselben Verhältnisse bietet, aber nicht, wird immer sehr schwer zu entscheiden sein, und um dieses Problem zu lösen, wird eine große morphologische, physiologische und topographische Kenntniss vorausgesetzt. Man denke hierbei daran, was Darwin in seinem Reisejournal¹⁾ (S. 173—175) hierüber sagt, als er die Ursache des Aussterbens der riesigen *Edentata* in Südamerika behandelt: „It appears from the character of the fossils in Europe, Asia, Australia and in North and South-Amerika that those conditions which favoured the life of the large quadrupeds were lately co-extensive with the world: what those conditions were no one has yet ever conjectured“. Und etwas später, als Darwin über die sonderbare Verbreitung vieler Arten spricht, daß eine Art hier vorkommt und eine andere verwandte Art garnicht, diese aber wohl etwas weiter, scheinbar unter denselben Bedingungen: „Yet how rarely, if ever, we can point out the precise cause and manner of action of the check! We are therefore, driven to the conclusion that causes generally quite inappreciable by us determine whether a given species shall be abundant or scanty in numbers.“ Man vergleiche auch, was Warming über den Kampf zwischen den Arten sagt (32, S. 18): „Die andere Aufgabe ist unendlich viel schwieriger: Die Antwort auf die Frage, warum die Resultate des Kampfes solche waren, denn hier gelangen wir tief in morphologische und anatomische, in physiologische und allgemeine biologische Untersuchungen.“ Diese Untersuchungen werden unzweifelhaft auch auf die Verbreitung der Dünenpflanzen mehr Licht werfen.

1) Journal of researches, into the natural history and geology of the countries, visited during the voyage round the world of H. M. S. „Beagle“ under command of captain Fitz Roy R.-N.-London (J. Murray) 1901.

Es sei mir an dieser Stelle erlaubt, Herrn Professor Dr. E. Warming, der die Liebenswürdigkeit hatte, mir wertvolle Literatur über diesen Gegenstand zu liefern, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Literatur über die Formation der niederländischen Dünen.

1. Blink, H.: Nederland en zyne bewoners. Amsterdam (S. van Looy en H. Gerlings) 1892.
2. Conrad. Over duinen en stranden (Vriend des Vaderlands. 1832).
3. Hull, W. v. d.: Over de oorsprong en geschiedenis der Duinen. 1838.
4. Kops, J.: Tegenwoordige staat der duinen in het voormalig gewest Holland (Eerste deel van het algemeen rapport der commissie van superintendentie over het duinonderzoek. 1798).
5. Lorié, J.: Les dunes intérieures les tourbières basses et les oscillations du sol. (Arch. mus. Teyler. Série II. Tome III. 1890).
6. Niemeyer, J. F.: De duinen. (Natuur. 1887).
7. Storing, W. C.: De bodem van Nederland.
8. Venema, G. A.: Het eiland Rottum. (Bydr. tot de kennis van de tegenw. staat der prov. Groningen).
9. Winkler, T. C.: Land en duinen. 1865.
10. —: Considérations géologiques sur l'origine du Landdiluvium du sable Campanien et des Dunes maritimes des Pays-Bas. (Arch. mus. Teyler F. V. 1878).

Literatur über Dünenflora.

11. Abromeit: Dünenflora. (In Gerhardt, Lehrbuch des deutschen Dünenbaues).
12. Buchenau: Vergleichung der nord- und ostfriesische Inseln in floristischer Beziehung. (Abh. naturw. Ver. Bremen. IX. 1887).
13. —: Pflanzenwelt der Ostfriesischen Inseln. (Ebenda. XI. 1890).
14. —: Die ostfriesischen Inseln und ihre Flora. (Verh. des 11. Deutschen Geographentags. Bremen 1896).
15. Eeden, F. W. v.,: Flora der Hollandsche duinen.
16. —: Bosschen von Kennemerland.
17. —: De binnenduinen.
18. —: Omstreken van Alkmaar.
19. —: Het eiland Texel.
20. —: Het eiland Terschelling.
21. Flahault: Distributions des végétaux dans un coin de Languedoc. Montpellier 1893.
22. — et Cambres: Sur la flore de la Camarque. (Bull. soc. bot. de France. XLI. 1894.)
23. Giltay: Anatomische Eigentümlichkeiten in Beziehung auf klimatische Verhältnisse. (Neederl. Kruidk. Arch. 1886).
24. Hansen: Vegetation der Ostfriesischen Inseln. Darmstadt 1901.
25. Raunkjær: Vesterhavets jost og Sydkysts vegetation. (Borchs Kollohiums Festschrift.) Kjobenhavn 1889.
26. Secht: Pflanzenleben auf der Insel Sylt. (Naturw. Wochenschrift. N. F. I. S. 73).
27. Reinke, J.: Botanisch-geologische Streifzüge an den Küsten des Herzogt. Schleswig. (Wissensch. Meeresunters. Neue Folge. Bd. VIII. Ergänz.-Hft. 1903).
28. Warming, E.: Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Deutsch von P. Gräbner. Berlin (Gebr. Bornträger) 1902).
29. —: Exkursion til Fanö og Blaavand i. Juli 1893. (Bot. Tidskr. Bd. 19. Heft 1).

30. Idem. Juli 1899. (Bot. Tidskr. Bd. 25. Hft. 1).
31. —: Exkursion til Skagen i. Juli 1896. (Bot. Tidskr. Bd. 21. Hft. 1).
32. —: Planters og plantesamfunds kamp om Pladsen. (15. Skandinaviska Naturforskaremötets Förhandlingar. 9. Juli 1898. Stockholm (Nya Tryckeri) 1899.
33. —: De psammofile vegetation i Danmark. (Vidensk Meddelelser naturh. Forening. Kjobenhavn) 1891.

Diverse.

34. Nehring: Über Tundren und Steppen. 1898.
 35. Potonié: Die Pflanzenwelt nach der Eiszeit. (Wissenschaftl. Vortr. N. F. I. p. 11).
 36. Schimper, W. Ph.: Traité de paléontologie végétale Paris 1866 — 1874.
 37. Briquet: Recherches sur la flore du district savoisien et du district jurassique franco-suisse.
 38. Schulz: Über Briquets xerothermische Periode.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [BH_18_2](#)

Autor(en)/Author(s): Swellengrebel N.

Artikel/Article: [Über niederländische Dünenpflanzen. 181-198](#)