

Eine Einteilung der Pflanzen der niederländischen Küstendünen in ökologische Gruppen.

Von
Dr. J. Jeswiet.

Wie bekannt, hat MASSART (1908) die Pflanzen des von ihm so musterhaft studierten Gebietes der belgischen Küstendünen nach der Verteilung der Assimilationstätigkeit über die Jahreszeiten in Gruppen eingeteilt. Diese Gruppierung habe ich auf zahlreichen Exkursionen geprüft und ihren Wert kennen gelernt. Sie ergab sich auch für unsere Gegend als eine sehr natürliche, indem die einzelnen Gruppen für bestimmte Assoziationen bezeichnend sind. Deshalb will ich versuchen, diese Einteilung in dieser Arbeit für unsere Flora durchzuführen.

I. Klimatologischer Teil.

Unter Hinweis auf meine vor kurzem erschienene Dissertation¹⁾ will ich hier die klimatischen und edaphischen Faktoren der Flora, welche im Gebiete der Holländischen Küstendünenlandschaft herrschen, übersichtlich zusammenfassen. Das Klima dieser Gegend wird namentlich von der Nähe des Atlantischen Ozeans beherrscht und die wichtigsten Faktoren sind das Licht, die Wärme, die atmosphärische Feuchtigkeit sowie die Niederschläge und die Winde.

Licht.

Die Intensität des Sonnenlichtes variiert mit dem Grade der Bewölkung, mit der Höhe der Sonne in den verschiedenen Jahreszeiten und mit der Reinheit der Luft. Auch die Dauer der Insolation ist in den verschiedenen Jahreszeiten eine sehr verschiedene. Auf dem Strande, auf den jungen, kalkreichen Dünen, auf den „weißen Dünen“, den Grasdünen und den grauen Dünen gibt es keinen oder wenig Schatten. Hier werden sich also nur diejenigen

¹⁾ Die Entwicklungsgeschichte der Flora der holländischen Dünen. Zürich 1913. (Beih. z. Botan. Centralbl. Abt. II. Bd. XXX.)

Pflanzen ansiedeln können, welche den hellen Sonnenschein ertragen, in erster Linie also Xerophyten und im allgemeinen heliophile Pflanzen. Wo in diesen Dünen dennoch Schattenpflanzen auftreten, ist solches durch die orographische Lage der Abhänge bedingt. Heliophobe Arten bewohnen die dem Nordwesten und Norden zugewandten Abhänge, wo eine direkte Bestrahlung fehlt und demzufolge die edaphischen Bedingungen ganz andere werden. Der Temperaturwechsel der oberflächlichen Bodenschicht wird viel kleiner, ihr Wassergehalt ist größer als auf den nicht exponierten Abhängen, während auch der Humus nicht so schnell verwest. Dadurch werden die physikalischen Eigenschaften wie Porosität, Wasserkapazität und Wärmekapazität ganz andere.

Von dem nackten Sande wird das Licht zurückgeworfen und demzufolge wird die Unterseite der Blätter der auf solchem Boden wachsenden Pflanzen so grell beleuchtet, daß dadurch isolaterale Blätter bei solchen Arten gebildet werden können, welche diese als Regel nicht besitzen. Sehr gut kann man diese Veränderung der Blattstruktur bei *Echium vulgare* und *Anchusa officinalis* beobachten, welche vielfach auf alten Kulturfeldern oder auf dem Flugsand vorkommen. GILTAY (1886) hat diesen Einfluß des Lichtes bei *Euphorbia Paralias* beschrieben. Auf dem feuchten weißen Sande der neulich ausgewehten Niederungen siedeln sich noch andere Pflanzen an, welche diese Blattstruktur schon besitzen, wie *Juncus bufonius*, *J. effusus*, *J. conglomeratus* und *J. pygmaeus*, während Pflanzen, wie *Iris Pseudacorus*, deren aufrechtstehende Blätter ihrer Blattstellung wegen von zwei Seiten beleuchtet werden, ebenfalls einen isolateralen Bau aufweisen.

In den Sträucherdünen ist aber etwas Schatten vorhanden und hier finden sich ausgedehnte Assoziationen von *Hippophaës rhamnoides*, dem Sanddorn, und von *Salix repens*, der Kriechweide. In den ersteren siedeln sich stets allerhand beerentragende Gewächse an, wie *Asparagus officinalis*, *Sambucus nigra*, *Solanum dulcamara* und *Bryonia dioica*, deren Samen zweifelsohne von Vögeln, wenn sie in den dichten Sanddorn-Gruppen ausruhen, mit den Exkrementen deponiert werden. Diese Assoziation, welche sich der ganzen Küste entlang vorfindet, und welche für Belgien von DE BRUYNE beschrieben worden ist, kommt somit wohl durch endozoische Verbreitung zustande. Sie hat nichts mit dem Schatten zu tun, den das Sanddorngebüsch ihr bietet, weil alle ihre Komponenten gelegentlich auch an der vollen Sonne vorkommen, und die dazu erforderlichen Einrichtungen besitzen.

Als Schattenpflanzen treten aber im Hippophaëtum auf: *Moehringia trinervis*, *Geranium Robertianum* und *Galeopsis Tetrahit*, welche letztere auch an Wasserläufen an der vollen Sonne zu finden ist.

In den lockeren Birkenbeständen kann noch genügend Licht bis zum Boden durchdringen und trägt dieser dementsprechend einen dichten Teppich von Pflanzen. Auch in den Pappelbeständen kommen viele Schattenpflanzen vor, während im dichten Eichengehölz fast keine Vegetation zu finden ist. Sind die Gehölze ge-

mischer Natur, wie es auf die Dauer mit den meisten durch Beimengung von *Crataegus oxyacantha* oder *Betula verrucosa* geschieht, so wird der Lichtgenuß am Boden genügend, um eine Menge von Arten auftreten zu lassen.

In den alten Dünen findet sich überall eine Heidevegetation mit den sie begleitenden Pflanzen; an den trockenen Stellen ist diese Gegend mehrfach künstlich mit dichten Eichen- und Buchenbeständen bewaldet worden, während die tieferen Teile mit Erlen und Eschen besetzt und teilweise mit Weiden, Ahornen und anderen Arten bepflanzt werden. In der letzteren Zeit findet auch stellenweise eine intensive Kultur von Konifären statt.

Jeder dieser Bestände bedingt auf dem Boden eine besondere Lichtintensität und ruft dadurch eine dieser entsprechende Flora zum Vorschein.

Bei der großen Bedeutung des Sonnenscheins für die Zusammensetzung der örtlichen Pflanzenassoziationen ist es offenbar wichtig für das zu untersuchende Gebiet, die Sonnenscheinstunden festzustellen und deshalb habe ich dieses auf einem der höchsten Hügel der „Ebbinge“, eines Landgutes in der Nähe von Zandvoort, versucht, und zwar mit JORDAN'S Sonnenautograph. Die Zeiten der Wahrnehmung weisen leider große Lücken auf, während deren ich behufs meiner Exkursionen abwesend war oder das Instrument aus anderen Gründen nicht ablesen konnte. Für die Angaben verweise ich auf meine Dissertation. Hier erwähne ich nur, daß es im Mittel pro Tag vom 7.—23. Mai 1911 etwa $7\frac{1}{2}$ Stunden Sonnenschein gab; im Juni etwa 7 Stunden und im September etwa 4. Im Mai und Juni waren Tage mit 16 Stunden Sonnenschein keine Seltenheit. Daß der Einfluß des Lichtes in den bewaldeten und artenreichen Binnendünen einer der wichtigsten Faktoren der Pflanzenverbreitung ist, wird sich auch im folgenden Abschnitt zeigen.

Temperatur.

Ein zweiter Faktor ist die Temperatur des Bodens und der Luft. In der ganzen Dünengegend wird sie von der Nähe des Meeres stark beeinflußt. Durch den „Golfstrom“ werden die Unterschiede zwischen Winter und Sommer herabgesetzt. Die Januarisothermen biegen sich an der Nordseeküste alle stark nordwärts, während die Juliisothermen eine entgegengesetzte Krümmung zeigen. Dieses zeigt, daß die Sommer kühler, die Winter milder werden, und daß ein Klima zustande kommt, in welchem die Extreme der Winter- und Sommertemperatur nicht weit auseinander liegen. Daß in der Küstengegend zwischen Belgien und Helder sich dennoch stellenweise auffallende Unterschiede kennbar machen, ist der orographischen Lage der betreffenden Stationen zuzuschreiben. So liegt Scheveningen in der Mitte der Dünen und Helder auf einer Landzunge, welche von Nord- und Zuidersee umgeben wird. Mit Ausnahme dieses letzteren Ortes weisen alle meteorologischen Stationen den Monat Juli als den wärmsten an. In Helder aber kann die Sommerwärme

sich erst geltend machen, wenn das umgebende, sich nur langsam erwärmende Meereswasser die Temperatur nicht mehr so stark herabdrücken kann.

Eine unmittelbare Folge dieser klimatischen Verhältnisse ist es, daß die Daten der letzten und der ersten Nachtfröste früher bzw. später auftreten als im östlichen Teil des Landes, wodurch die Vegetationsdauer namentlich für die frostempfindlichen Gewächse um etwa zwei Monate verlängert wird. Dementsprechend bevorzugen viele unter diesen die Küstengegend. Auch die Anzahl der Tage mit großer Kälte (-5°C.) und mit großer Wärme ($+25^{\circ}\text{C.}$) ist an der Küste viel kleiner als im Osten. Die absoluten Minima wurden 1890—1909 stets im Osten des Landes beobachtet. Auch dieses gestattet vielen Pflanzen, sich der Küste entlang in nördlicher Richtung auszubreiten, aber ein strenger Winter merzt deren viele aus. So wurde ein großer Teil eines *Pinus maritima*-Bestandes bei Noordwykerhout im strengen Winter von 1890—91 getötet, während in den Gärten bei Haarlem viele Exemplare von *Evonymus japonicus*, *Prunus Lauro-Cerasus* usw. zugrunde gingen.

Wie die Temperatur durch allerlei örtliche Bedingungen reguliert und geändert werden kann, habe ich oben beschrieben. Auch der Wind ändert die Temperatur der unteren Luftschichten und des Bodens und das Wasser im Boden wirkt einer raschen Temperaturänderung entgegen.

Die atmosphärische Feuchtigkeit ist verhältnismäßig groß (65—85 %), und zwar im Frühling und im Sommer größer als im Osten des Landes. Nur wenn Nordwestwinde wehen oder wenn es sehr heiße Tage gibt, ist die relative Feuchtigkeit klein; dann zeigt das Hygrometer oft nur $22\frac{1}{2}$ bis 20 %. An der Küste gibt es im Frühling, Sommer und Herbst weniger Nebel als im Zentrum des Landes, auch weniger als in den hinter den Dünen liegenden Poldern. Wohl tritt öfters die sogenannte „Zeevlam“ auf, ein unangenehmer Nebel, welcher vom Meere stammt und sich schnell über die Dünengegend verbreitet.

Der Niederschlag.

Der Regenfall ist an der Küste kleiner als landeinwärts. Das Jahresmittel für das ganze Land ist 704 mm, für das Küstengebiet aber nur 600 mm. Schon im Regenfall der alten und der neuen Dünen läßt sich ein Unterschied erkennen (PENNINCK 1904). Die Stationen Winterswyk und Maastricht weisen meistens einen größeren Regenfall auf, und Winterswyk bietet ein Mittel von 746 mm und hatte im feuchten Jahre 1903 sogar im ganzen 1041.5 mm. Im Winter und im Sommer fällt der meiste Regen; im Frühling und im Herbst weniger. Der Frühling und der Vorkommer sind fast immer sehr trocken. Diese trockene Frühlingszeit ist es, welche die annuelle wintergrüne Flora zur Blüte und Samenreife führt.

Die schwersten Regengüsse fallen bei Gewittern und indem diese an der Küste verhältnismäßig selten sind, betrachtet DURIEUX

(zitiert von MASSART, 1908) diesen Umstand als eine Ursache des Regenarmuts. Dazu kommt noch, daß viele der vom Meere herkommenden Winde, wenn sie über das Land streichen, eine höhere Temperatur annehmen und dadurch mehr Wasserdunst aufnehmen können. Demzufolge trocknen die Pflanzen bei solchem Wetter aus und sieht die Flora bei bewölktem Himmel fast genau so aus wie bei großer Trockenheit. Die Grasblätter sind eingerollt, die Moose geschlossen und die Flechten haben eingerollte Ränder. Schwere Wolken fahren über die Dünenlandschaft und der Regen fällt erst in den bewaldeten inneren Dünen oder in den hinter diesen liegenden Poldern. Diese austrocknenden Winde wehen hauptsächlich aus dem Nordwesten und sind oft im trockenen Frühling den jungen Trieben der Laubbäume sehr schädlich. Das Regenwasser läuft dann schnell im Sande hinab und in den grauen und den weißen Dünen geht etwa die Hälfte der Niederschläge sofort bis zum Grundwasser hinunter (DE BRUYN 1905). In den Sträucherdünen und den bewaldeten Dünen, wie in den Dünenwiesen ist dieser Teil aber ein viel kleinerer infolge der Verdunstung im Boden und der Transpiration in den Pflanzen. Er darf hier nur auf etwa ein Drittel jenes Wertes geschätzt werden.

Auch die topographische Form der Dünenlandschaft beeinflußt die Verteilung des Regens stark und damit die Feuchtigkeit des Bodens und die Vegetation. Die dem Nordwestwesten und Südwesten zugekehrten Abhänge erhalten den meisten Regen, weil die den Regen herbeiführenden Winde aus diesen Richtungen kommen, während der Regen an den ihnen entgegengesetzten Abhängen entlang geführt wird. Der Regen läßt den Sand an den Abhängen talwärts gleiten, trennt ihn dabei vom Humus und verbreitet diesen in horizontaler sowie in vertikaler Richtung. Mit dem Sande werden gleichzeitig auch die in ihm liegenden Sporensamens, Teile von Moosen und Flechten, sowie Winterknospen usw. verbreitet, und demzufolge bekleiden sich solche Sandschutthügel sehr schnell mit allerhand Pflanzen. Doch werden diese Pflanzen durch spätere Überschüttungen häufig bald wieder vernichtet, namentlich wenn sie keine Organe haben, um durch die Sandschichten emporzuwachsen. Wird der Regen von Sturm begleitet, so kann selbst der nasse Sand transportiert werden. Andererseits hemmen jedoch der Regen und das von ihm erzeugte Grundwasser die Wirkung des Windes und sind dadurch Kräfte, welche mit diesen und mit der Pflanzendecke zusammen die Gestalt der Dünen bedingen. Ferner wird auch die Temperatur der Oberfläche in hohem Maße durch das Regenwasser beeinflußt. Endlich findet durch die atmosphärischen Niederschläge eine Anreicherung des Bodens an Stickstoffverbindungen statt, wiewohl wegen der Reinheit der Luft über dem Meere und wegen des Mangels an Gewittern weniger als im Innern des Landes.

Schnee gibt es in den Dünen sehr wenig. Eine auftauende Schneedecke ist eines der besten Mittel, um die oberflächliche Sandschicht zu durchfeuchten. Auch Hagel fällt fast nur bei Gewittern und ist sehr selten. Dagegen gibt es in den Dünen im Früh-

ling, im Sommer und im Herbst nach heißen Tagen vielfach Tau, welcher sich im Frühling und im Herbste gegen Sonnenaufgang in Reif umwandelt, was von mir im Jahre 1910 auch einige Male im August in von hohen Dünen eingeschlossenen Dünentälern beobachtet wurde. Wie diese Taubildung in hohem Maße von örtlichen Bedingungen beeinflußt wird, habe ich früher schon angegeben. Im Herbste benetzt sie die obere Schicht des Dünenandes und ermöglicht zusammen mit dem Regen in vielen Fällen das Keimen der hivernalen annuellen Pflanzen.

Der Wind.

Die Südwestwinde sind an der ganzen Küste die vorherrschenden und aus derselben Richtung kommen die meisten Stürme. An zweiter Stelle kommen die Nordweststürme und erst an der dritten die Weststürme in Betracht. Die Häufigkeit bestimmter Winde an bestimmten Stellen ist natürlich von den örtlichen Bedingungen abhängig und bei den Stürmen kommt solches noch mehr zum Ausdruck (MASSART 1908, JESWIET 1913). So fand ich in dem „Meteorologischen Jaarboek“ für die fünfjährige Periode 1905—1909 für Vlissingen etwa 55 Stürme, für Helder dagegen 173 Stürme stärker als die Skala von BEAUFORT (13.8 bis 34.2 m pro Sekunde). Beide Stationen liegen an der Nordseeküste in der unmittelbaren Nähe des Meeres. Stürme und Springfluten greifen die Küste stark an. Der Dünenfuß wird an vielen Stellen abgenagt, während an anderen Stellen Sand angeführt wird, und dieses ist von der Form der Küste, von den Sandbänken vor der Küste und von der Neigung des Strandwalles abhängig. Es werden in der Literatur mehrmals Fälle erwähnt, in denen während eines Sturmes eine ganz neue Dünenreihe gebildet wurde (VUYCK 1898).

Anzahl der Stürme in 1905—1909:

	Vlissingen	Helder
SW	39	79
W	3	29
NW	7	45
N	0	7
NO	3	11
O	0	1
SO	0	0
S	3	1
Summe	55	173

Die größten, nicht unmittelbar sichtbaren Verluste des Landes beruhen aber auf anderen Faktoren: und namentlich auf der Senkung der Küste und der Vertiefung des Meeresbodens. Der

Wind trocknet, mit der Sonne zusammenwirkend, den vom Meer an den Strand geworfenen Sand aus und häuft ihn zu Dünen an. Er beherrscht die Form der Dünenlandschaft und wird in seiner verheerenden Wirkung nur von zwei Faktoren gehemmt, deren ersterer das Grundwasser ist, das den Sand feucht hält und ein tieferes Auswehen verhindert. Der zweite hemmende Faktor ist die Vegetation. Dazu kommen dann noch die mittelbaren Wirkungen dieser beiden Faktoren, wie sie im Ortstein oder der Fuchserde und in den Moorbänken gegeben sind. Die Kraft des Windes schwankt in derselben Höhe über der Erde bedeutend, ist von örtlichen Bedingungen abhängig und ändert sich namentlich mit der Höhe und mit der Neigung des Terrains. Am Boden ist sie wegen der Pflanzendecke stets am schwächsten. Selbstverständlich ist der Wind am Strande wie auf den Dünengipfeln am kräftigsten, weniger stark in den Tälern und am schwächsten an der Leeseite der Dünen und in den Gebüschern. Dieser Einfluß äußert sich in der Form der Hügel und wird von der Vegetation, welche vom Wasser abhängig ist, korrigiert. Indem der Wind die Hügelreihen schafft, entnimmt er das dazu nötige Material anderen Stellen, und es entstehen Täler, deren Höhenlage vom Grundwasser abhängig ist und deren oberflächliche Form von der Vegetation befestigt wird.

Hieraus ersehen wir, daß der Wind der bedeutendste Faktor bei der Bildung der Dünenlandschaft ist, dabei jedoch stets vom Wasser in seiner Wirkung gehemmt wird. Wo letzteres unbeschränkt tätig ist, tritt die Erosion durch den Wind in den Hintergrund, während atmosphärische Trockenheit und Sonnenbeleuchtung diese Tätigkeit des Windes stark fördern, indem sie diejenige des Wassers herabsetzen. Der Wind kann beim Transport des Bodens in allen Richtungen tätig sein, während das Wasser feste Stoffe fast nur von höherer nach niedrigerer Lage befördern kann. Wo es vielen Wind gibt, findet eine starke Verdunstung des Wassers und eine starke Transpiration in der Pflanze statt. Auf dem porösen, durchlässigen Dünensande können wir somit wenigstens an den exponierten Abhängen Pflanzen erwarten, welche Einrichtungen aufweisen, die sie befähigen, diesen schädlichen Faktoren zu widerstehen. Diese Einrichtungen sind erstens äußerliche, morphologische, wie die Reduktion der Transpirationsoberfläche durch die Wuchsform der Spalierpflanzen, Pflanzen mit kleinen oder mit abfallenden Blättern oder mit Phyllodien. Hierzu gehören ferner die Pflanzen mit unterirdischen Speicherorganen für Wasser und Nahrung, welche die jährliche Entwicklung in einer kurzen Frist ermöglichen, und solche mit vielen, außerordentlich langen Wurzeln, welche das Bodenwasser aus einer großen Umgebung ausnützen können. Solche Wurzeln sind entweder oberflächliche, oder sie wachsen tief hinab. Lange Rhizome binden den Flugsand und erlauben den Pflanzen, ein höheres Niveau zu erreichen. Viele Arten haben Ausläufer mit jungen Pflanzen, welche den Boden befestigen. Wurzelknospen ermöglichen oft ein Vertiefen des Niveaus, während eine ausgiebige vegetative Vermehrung ein geselliges Auftreten veranlaßt. Schließ-

lich nenne ich die Rosettenform der Pflanzen, die Drüsen, welche ätherische Öle abscheiden, die dekussate Blattstellung und die Behaarung.

Physiologisch-anatomische Einrichtungen sind z. B. die folgenden. Erstens eine Epidermis mit stark bombierten Zellen, zweitens eine dicke Cuticula mit öfters stark gerunzelter Oberfläche und drittens die Wasserspeicherzellen in der Nähe des assimilierenden Parenchymes. Auch wären hier zu nennen die stark entwickelten sklerenchymatischen Elemente in den Blättern und die kräftigen Bastfaserringe im Stengel, der Einrollungsmechanismus der Blätter der Gramineen, die Bewegungen einiger Blätter, die Eigenschaft der Rhizome, Zwiebeln und Knollen, sich auf dasjenige Niveau zu stellen, welches sich am meisten für die Pflanze an dem gegebenen Orte eignet. Endlich die Stellung der Stomata, deren Anzahl und Verbreitung, Hydathodes, stark ausgeprägtes Palissadenparenchym, isolaterale Blätter. Auch auf die Wuchsart der Bäume hat der Wind einen großen Einfluß und dadurch spielt er bei ihrer Verbreitung eine große Rolle. Ebenso werden die Samen und Früchte der Strandpflanzen von den herrschenden West- und Südwestwinden landeinwärts geführt. Dagegen verbreiten die im Frühling und im Sommer wehenden Ost- und Südostwinde die Pflanzen der Binnendünen in der Richtung des Meeres. Die Wanderung der Pflanzen der Binnendünen nach Westen fördert in hohem Maße die Befestigung der Dünen und reichert ihre Flora stets an. Diese Wanderung ist viel größer als die vom Westen nach dem Osten hin, weil die lockeren Sande der westlichsten Dünenketten sich eine ganz besondere Flora ausgewählt haben, deren Komponenten in dem festeren, mit Humus gemischten Sande der mehr ostwärts liegenden Dünen nicht wachsen können.

Vergleichen wir zuletzt die ganze Küstengegend mit dem Osten des Landes, so gilt folgendes:

Im Vergleich zu dem Osten hat das Küstengebiet 1. mehr Stürme, 2. größere Luftfeuchtigkeit, 3. höhere Wintertemperatur, 4. niedrigere Sommertemperatur, 5. weniger Nebel, 6. weniger Niederschlag und 7. längere Sommer.

Wenn wir die Küstenstrecke von Brest bis Skagen betrachten, so wissen wir durch MASSART (1908), daß die eigentliche Vegetationsperiode, das heißt der Zeitraum zwischen der ersten und der letzten Frostnacht, für Brest am größten ist, um nach Skagen hin allmählich, an der Küste der Ostsee dagegen schnell abzunehmen. Brest hat milde Winter und kühle Sommer, aber Memel hat kalte Winter und heiße Sommer.

Was die beiden Landschaften, die alten und die neuen Dünen anbelangt, können wir folgendes erwähnen. Die neuen Dünen sind meistens Außendünen, die alten aber gewöhnlich Binnendünen, nur nördlich von Egmond hört dieser Unterschied auf und erreichen die alten Dünen das Meer. Aus ihrer topographischen Lage ist zu schließen, daß die Außendünen zahlreicheren und kräftigeren Winden ausgesetzt sind, dagegen weniger Regen erhalten als die Binnendünen.

Der Boden.

Die Größe der Körner des Sandes schwankt zwischen 1 und $\frac{1}{4}$ mm. Dieses gleichmäßige Material ist unter dem Einfluß zweier Faktoren entstanden, nämlich Wasser und Wind, welche den Sand beziehungsweise nach der Schwere und nach der Größe der Körner selektieren. Diese Korngröße bedingt die ziemlich hohe Porosität von etwa 30—35 %, welche aber stark von dem Gehalt an solchen Teilen beeinflußt wird, welche kleiner sind als $\frac{1}{4}$ mm. Unter diesen spielt der feine, mehlartige Staub, welcher in dem alten Dünensande vorkommt, die größte Rolle. Dieser Sand ist in seinen oberflächlichen Schichten infolge der Verwitterung feinkörniger als derjenige der neuen Dünen. Der Zusatz von feinen Partikelchen verkleinert die Porosität und steigert die Wasserkapazität. Die dadurch erreichte größere Feuchtigkeit des Bodens macht seine Temperaturschwankungen viel kleiner als diejenigen, welche die ursprünglichen, stärker porösen Sande, wenigstens in der oberflächlichen Schicht, aufweisen. Auch verleihen die Beimischungen, welche hauptsächlich humöser Art sind, dem Sande eine dunklere Farbe, wodurch seine Wärmeaufnahme erhöht wird.

Von der Sonne wird der Sand sehr schnell erwärmt, bisweilen sogar bis zu 60° C., aber er kühlt sich schnell wieder ab. Der Quarz ist ein schlechter Wärmeleiter. Auch die Trockenheit der Schicht bewirkt, daß die Wärme nicht tief eindringt. Einige Zentimeter unter der bis zu 60° C. erhitzten Oberfläche ist der Sand kühl und feucht. Die ziemlich trockenen Sande werden im Frühling sehr leicht erwärmt und so treiben die oberflächlichen Wurzeln der kräftigeren Pflanzen und Sträucher schon früh aus. Diese Pflanzen sind großen Extremen ausgesetzt, weil auf warmen Frühlingstagen meist sehr kühle Nächte folgen. Ist dagegen der Boden feucht, so erwärmt er sich viel langsamer und die in den feuchten Tälern wachsenden Arten treiben viel später als dieselben Arten auf den Dünen. Der Unterschied kann für dieselbe Form bisweilen sogar einen Monat betragen.

Die Kapillarität der frischen Dünensande ist verhältnismäßig klein. Das Wasser steigt nur bis 10—15 cm über dem Grundwasserniveau auf. Bis soweit ist der Sand gesättigt, d. h. er führt 30—35 % Wasser, darüber nimmt die Menge des festgehaltenen Wassers stetig ab und beträgt zwischen 30—35 cm über dem Grundwasserniveau etwa 6—7 %.

Die Anreicherung von Humus ist in den weißen und grauen Dünen sehr schwierig, weil die große Porosität der Luft freien Zutritt erlaubt und damit eine nahezu völlige Verwesung des Humus herbeiführt. Die Zunahme der Humusbildung bedingt die aufeinanderfolgenden Stufen der Entwicklung der Flora der Dünen. Durch sie wird die weiße Grasdüne zur Flechtendüne, diese zur Sträucherdüne, welche dann Anlaß gibt zur Bildung der bewaldeten Dünen. Nach der Auslaugung des kohlensauren Kalkes und durch die unvollständige Verwesung des Humus entstehen

Ortsteinbänke, sowohl in den Sträucherdünen wie in den bewaldeten Dünen und eine unmittelbare Folge davon ist dann das Auftreten der Heidedünen. Diese Aufeinanderfolge ist in der Küstengegend überall zu beobachten.

Die Dünensande bestehen für den größten Teil, d. h. zu etwa 90—95 %, aus Quarz. Daneben spielen Feldspate, Granate, Hornblende und Glimmer eine Rolle (RETGERS 1891). Auf Grund dieser Zusammensetzung sind sie den armen Böden zuzurechnen. Sie haben einen sehr kleinen Gehalt an Phosphaten und Kalisalzen. Nur in ihrem Kalkgehalt, der von tierischen Organismen herrührt, bieten sie einen günstigen Faktor. Dieser schwankt stark, beträgt in den neuen Dünen etwa 3—4 %, kann jedoch an den Abhängen der Vordünen bis zu 12, und selbst bis zu 29 % ansteigen (DELESSE 1870). Durch kohlenensäurehaltiges Wasser und durch die Wirkung der Humate wird dieser Kalk teilweise im Sickerwasser gelöst und werden die feineren Teilchen im Grundwasserniveau angesammelt. Wie langsam die Lösung des kohlen-sauren Kalkes vor sich geht, ist aus dem sehr geringen Gehalt des Dünenwassers an diesem Salze zu schließen. In den alten Dünen ist der Kalk aus den oberflächlichen Schichten verschwunden.

An unserer Küste zwischen Hoek van Holland und Helder wird vom Meere nur Sand abgelagert. Die Brandung ist hier zu kräftig, das Meer zu beweglich, als daß der Schlamm abgesetzt werden könnte. Nur an den seichten Stellen auf dem Strande, wo das bewegte Seewasser bei der Ebbe zur Ruhe kommt, findet sich öfter eine papierdicke Schicht von Schlamm. Der frische Dünen-sand ist daher ein staubfreies Material, vom diluvialen Sande herkömftig, nur gleichmäßiger von Korngröße und reicher an Kalk als dieser. Die groben Teile sind zurückgeblieben und die feineren konnten nicht abgesetzt werden, und es wurde viel kohlen-saurer Kalk zugefügt. Wenn nun dieser Kalk gelöst wird und feinere Teile in Form von Humaten usw. hinzugefügt werden, wie das in den alten Dünen geschehen ist, hat der Dünenboden wieder die wichtigsten Eigenschaften der oberflächlichen Schichten der Diluvialsande, sowohl chemische als physikalische, zurückbekommen und ist es also sehr begreiflich, daß sich die auf dem Diluvialsande wachsende Flora auf ihm einstellt. Der Reichtum an Kalk in den Dünen erlaubt ein Einwandern der nordfran-zösischen calcicolen Elemente, während die alten kalkarmen Dünen ein Einwandern von Pflanzen aus dem Heidegebiet möglich machen.

Die hohe Porosität des Dünen-sandes hat unmittelbar zur Folge, daß die Luft freien Zutritt findet und reichlich anwesend ist, vor allem in der trockenen oberflächlichen Schicht. Diese mit Luft stark gemischte Schicht schützt den unterliegenden Sand vor Verdunstung (LIVINGSTON 1906). Demzufolge ist der Sand unter normalen Bedingungen einige Zentimeter unter der Oberfläche stets kühl und feucht, was von großer Wichtigkeit für die Pflanzenwurzeln ist.

Das reichliche Vorkommen von Luft in den frischen Dünen-sanden ist, mit der Anwesenheit von kohlen-saurem Kalk, eine der

Ursachen, weshalb der Humus schnell verschwindet und eine Anreicherung nur langsam vor sich gehen kann. Die in der oberflächlichen Schicht vorhandene Luft ist somit die Ursache, daß diese Schicht so großen Temperaturschwankungen unterliegt. Auch verhindert diese Luft das schnelle Eindringen des Wassers bei kräftigem Regenfall.

Das süße Wasser im Dünen sand bildet infolge der topographischen Lage der Dünen einen hohen Rücken, der westlich vom Meere, östlich von tiefen Poldern begrenzt ist. Es ist vom Regenwasser herkömftig. Sobald sich auf dem Strandwall Dünen bildeten, arbeiteten diese als Süßwasserspeicherer. Das angesammelte Wasser übte einen Druck auf das Meereswasser aus, das den Sand des Strandwalles durchfeuchtete und bei erneuerter Zufuhr wurde dieser Druck so groß, daß die Berührungsfläche der beiden Flüssigkeiten mehr und mehr herabgedrückt wurde und daß ein durch Salzwasser umgebener Sack von süßem Wasser entstand. Diese Tatsache ist von dem niederländischen Ingenieur BADON-GHYBEN (1889) entdeckt und nachher von HERZBERG (1901) bei Bohrungen für Trinkwasser auf Sylt bestätigt worden. Das süße Wasser kommt bis auf 130 m Tiefe vor; es hat sich unter Zurückdrängen des Meereswassers im Diluvialsand angehäuft. Im allgemeinen ist für die ganze Dünengegend dieses Prinzip von BADON-GHYBEN gültig. Die Form des Süßwasserreservoirs ist jedoch im einzelnen allerhand Veränderungen unterworfen, und zwar durch Lehm-bänke, Torfbänke usw., während auch das Trockenlegen der tiefen Polder und die Wasserentnahme für die Städte nicht ohne Einfluß geblieben sind. Die Oberfläche des Grundwassers hat eine gebogene Form und liegt nach Westen hin etwa 4 m + AP, in den östlichen alten Dünen dagegen etwa 1 m + AP.

Das Dünenwasser ist sehr arm an Nahrungssalzen und MASSART (1908) war der erste, der auf die Armut der Dünengewässer an Pflanzen wies. Dieses gilt auch für die holländischen neuen Dünen, nicht aber für die alten, wo Teiche und Sümpfe öfter mit vielen blühenden Gewächsen angefüllt sind. Daß die Flächen in den neuen Dünen unter Wasser stehen können, vor allem im Winter, wird von vielen Autoren (z. B. STARING) einer Ortsteinbank zugeschrieben. In den meisten Fällen ist jedoch das Grundwasser die Ursache und sind diese Niederungen auch im Sommer sumpfig. In den Flächen der alten Dünen dagegen, wo wir wirkliche Ortsteinbänke antreffen, findet man im Winter mehrfach stehendes Wasser an Stellen, welche im Sommer trocken sind. Die Porosität der Sande (30—35 %) verursacht, daß die Zunahme der Höhe des Grundwassers etwa dreimal so groß ist als der Höhe der in den Boden gelangenden Menge des Sickerwassers entsprechen würde; so werden z. B. 30 cm Sickerwasser eine Höhenzunahme des Grundwasserspiegels von 1 m verursachen. Der Salzgehalt des Dünenwassers ist sehr klein und schwankt zwischen 20—40 mg pro Liter.

Wie die bisher behandelten Faktoren miteinander zusammenwirken und wie sie durch die topographische Lage beeinflußt

werden, wodurch ein „Boden und Klima auf kleinstem Raum“ im Sinne von KRAUS (1910) geschaffen wird, habe ich in meiner oben zitierten Arbeit auseinandergesetzt und gezeigt, wie der Mensch diesen am ersten bewohnbaren Teil des Westen von Holland schon von alten Zeiten her für seine Zwecke modifiziert und geändert hat.

II. Botanischer Teil.

Eine der wichtigsten Eigentümlichkeiten der Dünenflora des Nordseegebietes besteht in der großen Anzahl von Pflanzen, welche im Winter assimilierende Organe tragen. Diese Eigentümlichkeit ist unschwer zu verstehen, wenn wir das oben mitgeteilte über Temperatur und Niederschlag in Betracht ziehen und um so eher zu begreifen, wenn wir dazu noch des Einflusses des „Golfstromes“ an der Küste gedenken. Diese wintergrünen Pflanzen bilden die erste Hauptgruppe. Unter ihnen gibt es eine ziemlich große Anzahl von Arten, deren Assimilationstätigkeit sich gerade im Winter am kräftigsten entwickelt. Sie gehören der annuellen hivernalen Flora an und bilden die

Gruppe A von Massart.

Diese Artenreihe entbehrt derjenigen Eigenschaften, welche andere Formen befähigen, um in trockenen Zeiten zu leben. Es sind sämtlich zarte Mesophyten und sie verschwinden, sobald im Mai und Juni die Trockenheit sich geltend macht. Die ganze Gruppe ist also auf die regenreichen Zeiten des Herbstes und des Winters angewiesen. Während der trockenen Zeit leben sie als Samen, und ihr Wiederauftreten ist eng mit dem Zeitpunkte verknüpft, in welchem die obere Bodenschicht mit Regenwasser durchtränkt wird. Läßt der Niederschlag auf sich warten, so erscheinen sie erst spät, fällt er dagegen frühzeitig, so kann man an geeigneten Stellen schon im August die Keimlinge in Mengen antreffen. In dem trockenen Herbst von 1911 fand ich erst am 2. Oktober die ersten Keimlinge von *Anthriscus vulgaris*, *Bromus tectorum*, *Geranium molle*, *Erodium cicutarium*, *Phleum arenarium*, *Cerastium*-Arten und *Galium Aparine* und jeder Tag brachte mehr Exemplare, während fortwährend noch andere Arten erschienen.

Auf dem offenen Sande finden sich: *Phleum arenarium*, *Bromus sterilis*, *Arenaria serpyllifolia*, *Draba verna*, *Erodium cicutarium* und *Cerastium semidecandrum* mit seinen Elementararten: a) *glandulosum* Prod. und b) *tetrandum* Prod. Ebenso auf der grauen Düne: *Saxifraga tridactylites*, *Vicia lathyroides*, *V. hirsuta*, *Myosotis hispida*, *Cerastium semidecandrum*, *Geranium molle* u. a. Auch in den Assoziationen, in denen *Salix repens*, *Rubus caesius*, *Ligustrum vulgare* oder *Sambucus nigra* vorherrschen, sowie unter *Hippophaë* und *Rosa pimpinellifolia* finden wir viele der vorigen Arten, während *Cardamine hirsuta* L. mit der Unterart *C. hirsuta* S. S. sich hinzufügt. Hier tritt auch *Anthriscus*

vulgaris auf, welcher jedoch mit *Galium Aparine* in den Beständen von *Populus monilifera* und *Betula alba* häufiger ist. Diese Pappel- und Birkenbestände sind stets mit *Crataegus* gemischt. Die Weg- ränder sind auch Träger dieser eigenartigen Flora, aber an den Rändern der Gebüsche treffen wir wieder andere Arten, unter denen *Veronica hederacea* und *Geranium Robertianum* die am meisten verbreiteten sind. Auch in den alten Dünen finden sich viele der obengenannten Arten, es gibt jedoch einzelne, welche nur dort zu finden sind, wie *Aira caryophyllea*, *Milium scabrum* und *Ornithopus perpusillus*. Auch auf den Kulturfeldern ist diese Gruppe vertreten, u. a. durch *Senecio vulgaris*, *Lamium purpureum*, *L. amplexicaule* und *Myosotis intermedia*. Auf den Feldern der alten Dünen, wie bei Bergen und Callantsoog, gesellen sich noch *Myosotis versicolor* und *Viola tricolor arvensis* zu den schon genannten. Einige der hier angeführten Arten haben auch eine Sommergeneration, wie an anderer Stelle zu erwähnen ist.

Assimilationszeit der zweijährigen Pflanzen.

	Die Blätter der Rosetten		Die Rosette bleibt im Winter grün
	sterben im Herbst	sterben zum Teil im Winter	
<i>Alliaria officinalis</i>	+	.
<i>Anchusa officinalis</i>	+	.
<i>Angelica silvestris</i>	+	.	.
<i>Anthriscus silvestris</i>	+
<i>Apium graveolens</i>	+
<i>Arabis hirsuta</i>	+
<i>Aster Tripolium</i>	+	.
<i>Chlora perfoliata</i>	+
<i>Carlina vulgaris</i>	+
<i>Centaurea Calcitrapa</i>	+	.
<i>Chaerophyllum temulum</i>	+
<i>Cichorium Intybus</i>	+	.	.
<i>Cirsium lanceolatum</i>	+	.
<i>Cirsium palustre</i>	+	.
<i>Coronopus Ruellii</i>	+
<i>Crepis virens</i>	+	.
<i>Cynoglossum officinale</i>	+	.	.
<i>Daucus Carota</i>	+
<i>Echium vulgare</i>	+	.
<i>Erythraea Centaurium</i>	+
<i>Erythraea littoralis</i>	+
<i>Erythraea pulchella</i>	+

	Die Blätter der Rosetten		Die Rosette bleibt im Winter grün
	sterben im Herbste	sterben zum Teil im Winter	
<i>Erigeron acer</i>	+
<i>Erigeron canadensis</i>	+
<i>Erodium cicutarium</i>
<i>Gentiana Amarella</i>	+
<i>Gentiana campestris</i>	+
<i>Glaucium luteum</i>	+	.
<i>Heracleum Sphondylium</i>	+	.	.
<i>Hyoscyamus niger</i>	+	.
<i>Jasione montana</i>	+
<i>Lactuca virosa</i>
<i>Lappa minor</i>	+	.	.
<i>Lepidium ruderales</i>	+	.
<i>Malva silvestris</i>	+	.	.
<i>Melilotus albus</i>	+	.	.
<i>Melilotus altissimus</i>	+	.	.
<i>Nasturtium officinale</i>	+
<i>Oenothera biennis</i>	+	.
<i>Oenothera Lamarckiana</i>	+	.
<i>Oenothera muricata</i>	+	.
<i>Onopordon Acanthium</i>	+	.
<i>Pastinaca sativa</i>	+	.	.
<i>Plantago Coronopus</i>	+
<i>Ranunculus sceleratus</i>	+
<i>Reseda Luteola</i>	+
<i>Silene dichotoma</i>	+	.
<i>Senecio Jacobaea</i>	+	.
<i>Senecio vulgaris</i>	+
<i>Tragopogon pratensis</i>	+	.	.
<i>Teesdalia nudicaulis</i>	+
<i>Torilis Anthriscus</i>	+
<i>Veronica Anagallis</i>	+

Die Samen bleiben während des Sommers in der oberflächlichen Schicht ruhend. Wo diese aber von Regengüssen nach der Tiefe transportiert wird oder wo in einem Abhang Rinnen ausgespült werden, welche sich nach unten in einem Schuttkegel ausbreiten, häufen die Keimpflanzen sich darin an und sind die Abhänge an ihrem Fuße meistens mit kleinen grünen Inseln geziert.

Diese eigentümliche Verbreitung bringt für die Keimpflanzen jedoch eine große Gefahr mit sich, denn wiederholt habe ich gesehen, daß nach der Keimungszeit eine neue Zufuhr von Sand die jungen Pflanzen überdeckte. In solchen Fällen war auf die nasse Keimungsperiode ein Austrocknen gefolgt, welches die obere Schicht wieder beweglich machte und sie von den folgenden Regengüssen mitführen ließ. Es zeigt sich dann, daß fast keine dieser Pflanzen Eigenschaften hat, welche sie befähigen, eine solche Überschüttung zu überdauern. Sie gehen meistens zugrunde und nur die feuchte Herbst- und Winterzeit gestattet ihr Auftreten auf dem dann ruhigen Flugsand. Es ist begreiflich, daß trockene Herbste unter den Vertretern dieser Flora in gewissem Maße eine Auslese machen, insofern die Keimungszeit verspätet und die Wachstumsperiode ansehnlich verkürzt wird. Die Temperatur ist Anfang Oktober auch schon viel niedriger. Hätte der Winter früh und streng begonnen, so wären die meisten Samen der niedrigen Temperatur wegen nicht gekeimt. Bleibt der Winter kalt und dauert er lange, so können die Rosetten nicht genügend wachsen und wird die trockene Frühlingszeit sie zum Absterben bringen oder sie zweijährig machen.

Das letztere ist in 1911 mit vielen wintergrünen Pflanzen geschehen. So hat z. B. *Anthriscus vulgaris* fast nicht geblüht, wiewohl die Rosetten anwesend waren, aber die Pflanzen waren zweijährig geworden. Im Herbst 1911 fand ich überall nach dem ersten Regen die ergrünenden Rosetten bedeutend früher als die Keimpflanzen.

Aus dem Mitgeteilten über die, der Sonne exponierten Abhänge geht schon hervor, daß dort nur wenige Vertreter dieser Gruppe zu finden sein können. Fast keine dieser Formen zeigt Merkmale, welche speziell für Dünenpflanzen kennzeichnend sind. Ihre Wurzeln sind z. B. sehr zart, gehen nicht tief in die Erde und benutzen nur die obere Schicht, welche im Winter feucht ist und dann also nicht die großen Temperaturschwankungen aufweist, welche ihr im Sommer eigen sind. Sie trocknet leicht aus, jedoch nicht so tief wie im Sommer und kann vom Regen leichter durchfeuchtet werden. Alle diese Faktoren erklären, wie es möglich ist, daß diese Pflanzen im Frühling noch so lange am Leben bleiben können und auch warum ihr Leben bei zunehmender Temperatur und tiefer fortschreitender Trockenheit des Bodens enden muß.

Es gibt einige unter ihnen, welche in trockenen Zeiten Blatt um Blatt aufzehren, wie *Cardamine hirsuta* und *Saxifraga tri-dactylites*. Von dieser letzteren Art hatte ich in meinem Zimmer einige blühende Pflanzen, welche ich ausgerissen und auf den Tisch gelegt hatte, so daß am Tag die Sonne darauf schien. Mehr als eine Woche fuhren sie fort zu blühen und Blatt nach Blatt schrumpfte ein; die Stengel blieben aber turgeszent. Diese Pflanze ist dicht mit Drüsenhaaren besetzt, deren Sekret vielleicht eine intensive Transpiration verhindert. Auch die Arten von *Cerastium* sind mehr oder weniger behaart.

Die Gräser dieser Gruppe entbehren jeder Einrichtung, jedes anatomischen Merkmals, das sie für das Ertragen trockener Zeiten geeignet machen könnte. Einige unter ihnen gehören der Gruppe der zweijährigen Pflanzen an und viele sind unter den oben angegebenen ungünstigen Bedingungen fakultativ zweijährig.

Gruppe B.

Was die Assimilationszeit betrifft, stimmt die zweite Gruppe MASSART'S völlig mit der ersten überein. Von dieser ist sie dadurch verschieden, daß sie aus perennierenden Pflanzen besteht, welche unterirdische Speicherorgane besitzen. MASSART fand in seinem Gebiete nur einen Vertreter: *Ranunculus bulbosus*, aber für die niederländischen Dünen sind diesem noch hinzuzufügen: *Orchis militaris* und *O. mascula*, welche früher in den Dünen gefunden wurden, die erstere bei Velsen. Die letztere fand ich im Jahre 1898 in ziemlich großer Anzahl bei Overveen, hinter Kraantj Lek. Im Jahre 1907 habe ich diese Arten wieder aus Limburg vom Pietersberg in die Dünen eingeführt, und zwar auf dem Landgut „de Ebbinge“, wo sie jetzt sehr kräftig sind und wo *Orchis mascula* sich reichlich aus Samen vermehrt, und bereits durch viele Keimpflanzen in einem Birkenbestand vertreten ist. Nebenbei sei hier bemerkt, daß von den importierten Orchideen diejenigen, welche im Winter ihre Rosette bilden, meistens gut wachsen, wie z. B. *Orchis fusca* und *O. pallens*, welche letztere aus der Umgebung von Wien stammt. Die anderen Arten gehen mehr und mehr zurück, ausgenommen die in den Dünen einheimischen. Sie haben, wie bekannt, eine Wurzelknolle und ihre Blätter haben eine echte Mesophytenstruktur. Mitte Juni sind ihre Samen reif und ihre oberirdischen Teile abgestorben. Versuche, um auch die Orchidee *Himantoglossum hircinum*, welche dann und wann in den Dünen angetroffen wurde, in den Birken- und Eichengebüsch zu kultivieren, sind bis jetzt nicht gelungen. Es waren aus Italien importierte Knollen, welche vor dem Winter ihre Rosette machten, dann aber der Kälte anheimfielen.

Ranunculus bulbosus findet sich überall in den alten Dünen, aber nicht oder sehr wenig in den neuen. In großen Mengen tritt er in den Wiesen der alten Dünen und an Wegrändern auf. Die Knolle besteht aus einer wechselnden Anzahl von Internodien, und diese Zahl nimmt bei Übersättigung stark zu. Jedes Internodium streckt sich dann und die normalerweise abgeplattete runde Knolle bekommt eine lange, geringelte Gestalt. Sie ist für die Pflanze ein Speicherorgan für Wasser und Nahrung und befähigt sie zu einem ziemlich frühen Austreiben ihres Laubes, was jedoch im Jahre 1911 erst 1½ Monat später geschah als sonst. Überdies hat sie lange, tiefgehende Wurzeln und ist von den Witterungsverhältnissen nicht so abhängig, wie die Arten der ersten Gruppe. Die neue Knolle bildet sich stets über der alten und so würde die Lage der Pflanze stetig eine höhere werden, wäre nicht die Wurzelkontraktion da, welche der jungen Knolle

wieder die für sie günstige Lage gibt. In einem Callunetum der alten Dünen bei Leiduin fand ich am 25. Juni 1910 noch Exemplare mit Blättern und Früchten, während diese Organe auf den offenen Dünenwiesen schon lange abgestorben waren. Die Knollen waren oberirdisch geblieben, da die Heidenarbe zu zäh war. Die neugebildeten Knollen waren von den Wurzeln schief neben den alten hinabgezogen worden. In dem dichten Heidegestrüpp waren die Pflanzen hoch aufgeschossen, während sie in der Lichenendecke oder in den trockenen Wiesen flach ausgebreitet sind. Wo ich diese Art auf schwerem Boden antraf, wie bei Zürich auf Lehmboden, standen die Pflanzen aufrecht und waren sie viel größer als die Dünenform. Diese eigentümliche Wuchsart ist bei vielen Dünenpflanzen zu beobachten, wie z. B. bei *Atriplex littoralis*, *Salsola Kali*, *Suaeda maritima*, *Asparagus prostratus*, *Corispermum Marshalli*, *Solanum Dulcamara* usw. und wird von WARMING (1909) Spalierform genannt. Allerlei perennierende Pflanzen, die ich auf einer Exkursion an der Axenstraße sammelte, wo nach BROCHMANN ein ozeanisches Klima herrscht, wachsen in der Dünengegend, blühen dort reichlich und treiben Früchte und Samen. Nur wird der Habitus ein anderer.

Dann und wann, wenn auch selten, werden von *Ranunculus bulbosus* Exemplare mit gefüllten Blumen gefunden (Levende Natuur 1910), eine durch Petalomanie entstandene Form. Es ist dieses eine in der Kultur sehr bekannte Variationsform der *Ranunculaceae*. Die von DE VRIES in seiner „Mutationstheorie“ 1901 geäußerte Meinung, daß diese gefülltblumige Rasse als solche im Freien entstehen kann, findet hierdurch eine Bestätigung. Sie ist, wie DE VRIES aus seinen Kulturversuchen schloß, eine Mutation, welche zwar in freien aus der halbgefüllten Halbrasse entsteht, aber bis jetzt nicht daraus gezüchtet werden konnte. Wie PENZIG und DE VRIES (1901) schon erwähnten, ist bei dieser Pflanze das Vorkommen von Verbänderungen nicht selten. Ich fand solche in der Umgebung von Haarlem in den Jahren 1898, 1901 und 1906.

Gruppe C.

Die dritte Gruppe MASSART'S umfaßt die Pflanzen, welche in den ersten Frühlingszeiten erscheinen, dann schnell ihre oberirdischen Teile entwickeln, im April und im Mai blühen und ihre Samen reifen, und sich von Juni bis Ende Februar auf die unterirdischen Teile beschränken. Diese Arten sind in Holland, wie in Belgien und Norddeutschland, nur in den Gebüsch zu finden. Sie bilden eine Gruppe, welche für ihr Wachstum die Zeit benutzt, in welcher die Bäume, als deren Begleiter sie auftreten, ihre Blätter noch nicht oder erst wenig entfaltet haben. Der Lichtgenuß ist dann noch hinreichend und das sich spät belaubende Eichengehölz und der lockere Birkenbestand eignen sich sehr für diese Pflanzen. Fast alle sind sie somit auf die bewaldeten Dünen beschränkt.

Im Mischwalde tritt in großer Anzahl die *Anemone nemorosa* auf. Am Dünenrand dagegen, wo die torfigen Wiesen sich an den

Fuß der Dünen anlehnen, findet sich bei Haarlem und Bloemendaal im Eschen- und Erlenbestand *Anemone ranunculoides*.

Ranunculus Ficaria wächst nur dort, wo sich feuchter Humus vorfindet, und namentlich an Gräben und an der Sonne. Sie blüht dann reichlich und hat eine starke vegetative Vermehrung durch unterirdische Ausläufer, welche zart und weiß sind und die jungen Wurzelknollen tragen. Ihre Blüten sind hier groß und leuchtend und die Laubblätter breit und glänzend. Im Schatten dagegen sind die Blumen klein und grünlich, die Laubblätter schwächig, langgestielt und matt. Wie bekannt, hat diese Pflanze noch eine starke vegetative Vermehrung mittels in Bulbillen umgewandelten Blattknospen. Diese treten im Schatten viel auf und fallen bei der „Reife“ ab. Sie liegen dann auf dem Boden herum und können zu neuen Pflanzen aufwachsen, so weit Hühner, Tauben, Schnecken u. a. sie nicht fressen, was ich vielmals beobachtete. Fallen in dieser Zeit starke Regengüsse, so findet man die Knöllchen in den kleinen Vertiefungen angehäuft, die das Wasser in seinen Abflurrinnen findet. Die Art ist typisch für die Wälder und Grabenränder der alten Dünen und auch in den Poldern stark verbreitet, an den Gräben der Torfwiesen. Auf der eigentlichen Wiese wächst sie nur dort, wo das Vieh viel steht, z. B. an Dammhecken, wo das Trampeln des Viehes und die Anhäufung von Dünger vielen Wiesenpflanzen das Leben unmöglich machen. Mit ihr findet man an diesen Stellen *Potentilla anserina*, *Polygonum aviculare* und noch einige Stickstoffindikatoren. Man könnte somit *Ranunculus Ficaria* den fakultativ sylvicolen Pflanzen anreihen.

In den Binnendünen von Haarlem, Haag, Bloemendaal, Alkmaar und Velsen tritt im Schatten der Eichen- und Buchenbestände und im Gestrüpp an Wegrändern und Gräben *Adoxa moschatellina* auf. Sie ist stellenweise die herrschende Pflanze und ihr Auftreten in diesen Dünen spricht für deren Alter. Sie fehlt den jungen Dünen, auch denen von Belgien wegen des Mangels an Gehölz. Sie ist eine obligate sylvicole Art. Wird das Gestrüpp oder der Wald umgehauen, so entwickeln die Pflanzen sich massenhaft, aber ihre Farbe ist dann eine gelbgrüne und fast alle Blätter haben schwarze Ränder und die Vegetationszeit wird erheblich kürzer. Schlagen die Stöcke der abgehauenen Bäume wieder aus, so bildet sich bald wieder Schatten und entwickeln die Pflanzen sich sehr kräftig. Im zweijährigen Schlagholz tragen sie nach meiner Erfahrung die meisten Früchte. Hier wie bei *Ranunculus Ficaria* sind die Schattenblätter matt, die Sonnenblätter glänzend (STURM 1910). Bei Haarlem wächst sie in der Nähe von Elswout an den Rändern der Buchenalleen und Mischwaldbestände, sie beherrscht dort eine Strecke von mehr als 20 m Breite und kommt daneben im Eichengestrüpp zerstreut vor. Wächst dieses wieder dicht auf, so wird die *Adoxa* allmählich kleiner und die Anzahl der Individuen geringer und alle 7 oder 12 Jahre bei der Schlagreife des Gehölzes ist sie scheinbar aus dem Innern verschwunden, und nur an den Rändern und offenen Stellen geblieben. Wird dann im Winter das Gehölz abgehauen, so tritt sie im nächsten Frühling

auch wieder in der Mitte auf, vor allem im zweiten Jahre, ein Beweis dafür, daß die in der Mitte lebenden Pflanzen unter den für sie ungünstigen Bedingungen ihre Lebenstätigkeit soviel wie möglich auf die Rhizome eingeschränkt haben.

Mit *Adoxa* vereinigt finden wir an denselben Waldrändern und Gestrüppen öfters *Allium ursinum*, welches uns die einfachsten aus nur einer Schale bestehenden Zwiebeln bietet. Die Samen dieser Pflanze sind schwer und bleiben in der Nähe der alten Kolonie liegen, wo sie leicht keimen. Zusammen mit einer starken vegetativen Vermehrung erklärt dieses leicht ihr örtliches und geselliges Auftreten. Alle Blätter sind, wie bekannt, gedreht, indem ihre morphologische Unterseite die physiologische Oberseite ist. Dasselbe ist von mehreren Pflanzen bekannt, und die *Alstroemerien* liefern eins der schönsten Beispiele. Desgleichen viele Gräser, unter anderen *Brachypodium sylvaticum*, welche Pflanze die weißen Nerven der Rückenseite ihrer Blätter dem Lichte zuwendet und dadurch ein eigenartiges Gepräge bekommt. Überall wo ich sie fand, sowohl im Walde im Schatten, als an den Rändern an der Sonne, wie z. B. in den botanischen Gärten in Zürich und Leiden und in den Wäldern der Schweiz, somit unter völlig verschiedenen Bedingungen, tritt diese Blattumdrehung auf.

Eine richtige Waldpflanze ist ferner *Endymion nutans*. Selbst wo sie auf den Inseln auftritt, ist es doch immer im Schatten, wie auf Texel im Entenfang. In England hat sie nach WOODHEAD (1906) eine ähnliche Verbreitung, wie in Holland, wächst an offenen Stellen im Walde oder in lichten Beständen und bevorzugt das Schlagholz. *Ornithogalum nutans* und *O. umbellatum* leisten ihr Gesellschaft. Wo diese drei Arten zusammen vorkommen, treten sie immer gesellig auf. Dabei ist *O. nutans* verhältnismäßig selten, während *O. umbellatum* auch den Wald verlassen und die Wiesen zugrunde richten kann, wie solches bei Bloemendaal und Haarlem mehrfach der Fall war. In letzterer Stadt ist dadurch die Anlage von Grasplätzen stellenweise unmöglich geworden und das „Haarlemmer Hout“ weist an vielen offenen Stellen *Allium vineale* und *O. umbellatum* statt einer Grasdecke auf. In den Kulturen wird die letztere Pflanze sogar oft zu einem fast unausrottbaren Unkraute, da sie tiefes Untergraben gut erträgt und ihre Assimilationsperiode in dieselbe Zeit fällt wie diejenige der kultivierten Blumenzwiebeln. Auch ist ihre vegetative Vermehrung eine überaus kräftige. Bei Haarlem wurde mitten durch eine Wiese mit *O. nutans* ein Weg gelegt; dazu wurde der Sand etwa 1 m aufgeschüttet. Trotzdem trieben sehr viele Exemplare durch diese Sandschicht hindurch und blühten in dem nächsten Frühling.

Diesen Arten schließt sich *Tulipa sylvestris* an, welche an vielen Stellen in den Niederlanden auftritt, und zwar meistens unter Bäumen. Im Bloemendaaler Park wächst sie in großer Zahl und deckt mit den schmalen grauen Blättern den Boden, aber fast keine blüht, bis das Holz geschlagen wird, dann aber blühen plötzlich viele Exemplare. Die Art vermehrt sich in be-

kannter Weise vegetativ und wo sie kultiviert wird, wird sie bald zum Unkraut. So findet man sie in den Hecken der alten Kulturfelder um Haarlem.

Bei Haarlem, Overveen und Alkmaar tritt in den alten Dünen als Waldrandpflanze *Gagea lutea* auf. Früher nicht selten, ist sie durch die Kulturen, sowie durch die Ausdehnung der Städte zurückgedrängt und findet sich nur noch auf alten Landgütern und in den Hecken, welche ja so oft den Resten der ursprünglichen Flora eine letzte Anhaltsstelle bieten. Allgemein verbreitet ist in den bewaldeten Binnendünen *Corydalis solida*, welche mit ihren purpurnen Blüten den Boden ganz decken kann. Ihre Knollen spalten sich in zwei oder vier Teile und ihr Samenertrag ist meistens ein reichlicher. Auch ist in den Binnendünen, u. a. bei Haarlem und Haag, *Arum maculatum* sehr verbreitet und tritt bei Haarlem auf einigen Landgütern *A. italicum* in großen Mengen auf. Die erstere mag der ursprünglichen Flora angehören, aber die letztere ist sicher eingeführt, wie es offenbar auch der Fall ist mit *Scilla sibirica* und *Narcissus poeticus*, von denen überall in den alten Dünen in der Kulturgegend gelegentlich Exemplare auftreten. Schwieriger ist diese Frage für *Muscari botryoides* zu entscheiden, welche an vielen Stellen auf grasigen, feuchten Plätzen gefunden wird. Auch *Convallaria majalis* kann, wiewohl sie ihre Blätter bis in den Spätsommer hinein behält, wohl am besten dieser Gruppe zugerechnet werden. Sie ist als wildwachsende Pflanze in den Binnendünen vielfach beobachtet worden und ich fand sie wiederholt in großen Mengen bei Haarlem, Bloemendaal, Vogelsang, Haag, Lisse, Velsen, Beverwyk usw. Auf Grund dieser großen Verbreitung ist sie wohl als einheimisch zu betrachten. Wo wir aber *Galanthus nivalis* in den Binnendünen im Eichenschlagholz und in Eschenbeständen auftreten sehen, da muß dies wohl auf eine frühere Kultur dieser Pflanze zurückgeführt werden.

Aus dieser Aufzählung sehen wir, daß diese Gruppe nur sylvicole Pflanzen umfaßt, mit Ausnahme von *Ranunculus Ficaria*, *Ornithogalum umbellatum* und *Allium vineale*. Sie haben einige übereinstimmende Merkmale, wie unterirdische Speicherorgane, mesophytische Struktur, mittleres Lichtbedürfnis und eine kurze Vegetationsperiode, welche mit der Vorfrühlingszeit zusammentrifft, wenn die Bäume noch spärlich belaubt sind. Auch haben sie eine starke vegetative Vermehrung und dadurch ein geselliges Auftreten. Alle sind sie auf die alte Dünenlandschaft beschränkt, denn keine unter ihnen fand ich in den neuen Dünen. Die einzige Art aus den Birkenbeständen der letzteren, welche dieser Gruppe hinzugefügt werden kann, ist *Listera ovata*. So tritt wohl der Mangel an Schatten, welcher die neuen Dünen charakterisiert, scharf in den Vordergrund. Die Birkenbestände sind meistens zu locker, um eine Auslese von Schattenpflanzen zu ermöglichen.

Mit Ausnahme von *Adoxa moschatellina*, *Allium ursinum* und *Listera ovata* können wir alle anderen als fakultativ sylvicole Pflanzen betrachten. Dieses lehrt uns nicht nur ihr Vorkommen im Freien, sondern auch die Tatsache, daß *Anemone ranunculoides*,

A. nemorosa, *Ornithogalum umbellatum* und *nutans*, *Endymion nutans*, *Tulipa silvestris* und *Corydalis solida* alle sehr gut ohne Schatten kultiviert werden. Sie wachsen dann sehr üppig, haben jedoch keine Konkurrenz zu befürchten. Diese ganze Gruppe zeigt wohl deutlich, daß in der natürlichen Verbreitung vieler Arten der Lichtgenuß eine große Rolle spielt.

Es gibt noch viele andere Begleitpflanzen des Binnendünenwaldes und wiewohl der Mensch vieles geändert hat, so ist andererseits hervorzuheben, daß unter seinem Einfluß an vielen Stellen der alte Zustand behalten worden ist oder doch nach Bepflanzung wieder hervorgerufen wurde.

Gruppe D.

Zu der vierten Gruppe MASSART'S gehören die Arten, welche perennierend sind, weder unterirdische Speicherorgane, noch unterirdische Ausläufer treiben, während des ganzen Jahres assimilierende Blätter tragen und liegende Äste oder liegende Ausläufer haben, welche Adventivwurzeln bilden. Bei einigen bleiben die Stengel krautig, bei anderen verholzen sie. Zu der ersten Abteilung gehören *Lysimachia Nummularia*, *Glechoma hederacea*, *Prunella vulgaris* und einige andere. Die erstere Art ist typisch für die Binnendünen, wo sie nur an feuchten Stellen, wie an den Rändern der Wasserläufe auf feuchtem Humus auftritt. Von dieser Pflanze sind, wie bekannt, noch nie Samen gefunden worden, und sie vermehrt sich nur mittels der wurzelnden Stengel. In den neuen Dünen ist sie mir völlig unbekannt. Die großen Dünentäler beherbergen sie auch an den Gräben. Wo der Boden weniger feucht ist, kann sie dennoch im Schatten, und zwar an ziemlich hohen Stellen, vorkommen.

Glechoma hederacea ist eine echte Schattenpflanze und lebt an den Rändern der Gebüsche. Sie ist sowohl in den alten wie in den neuen Dünen verbreitet. *Prunella vulgaris* wächst hauptsächlich in den Wiesen der Dünentäler, an den Wasserläufen im *Salix repens*-Gestrüpp und im Schatten des Birkenbestandes. In dem mageren Dünensande sind ihre Blätter sehr klein, und unter ungünstigen Bedingungen trägt sie öfter jahrelang keine Blüten. Hier und da steigt sie mit *Salix repens* auf die nach dem Westen und Nordwesten gekehrten Abhänge. Kein einziger Vertreter dieser Abteilung ist eine typische Dünenpflanze, weil sie alle an den Humus gebunden sind. Der merkwürdigste Charakterzug der Pflanzen dieser Abteilung ist wohl, daß ihre Triebe mehrjährig sind, ohne holzig zu werden.

Die zweite Abteilung mit verholzten Stengeln tritt mehr auf dem Sande an der vollen Sonne und in den grauen Dünen auf. Die typischen Vertreter sind: *Thymus Serpyllum* und *Veronica officinalis*; beide sind sehr viel in den grauen und alten Dünen, nicht aber in jungen Grasdünen zu finden. *Veronica officinalis* wächst sowohl auf den Abhängen als in den Niederungen, an der Sonne, wie auch im Schatten. Sie bevorzugt jedoch die offenen

Stellen im Schlagholz, die kleinen lockeren Birkenbestände und die Nord- und Nordwestabhänge. Hier verästelt sie sich mannigfaltig und bedeckt den Boden mit einem Netz von dorsiventralen Sprossen, welche zwei Reihen opponierter Blätter tragen. Bei genügender Luftfeuchtigkeit und mäßiger Beleuchtung sind diese Blätter flach ausgebreitet, aber bei Wärme, klarer Luft und Trockenheit sind sie aufgerichtet und stark nach oben zusammengekrümmt. Abends, wenn es Tau gibt, liegen sie wieder flach. Die Blütezeit fällt in die Monate Mai, Juni und Juli, während die Monate August bis Ende Oktober eine zweite Blüte erlauben, jedoch nur in den Birkengebüschen und an den West- und Nordwestabhängen. Durch die große, sich stark verästelnde Hauptwurzel, die vielen adventiven Wurzeln und den liegenden Habitus kann diese Pflanze, selbst bei großer Trockenheit, ihre Frische behalten. Bei zu großer Hitze jedoch vertrocknen die Blätter, wobei sie von der Spitze an abwelken. Solange wie nur möglich, erhält sich die Assimilationstätigkeit am basalen Teile. Fällt dann Regen, so kann die Pflanze wieder Seitenäste und neue Blätter treiben, wie ich solches bei Exemplaren in sonniger, trockener Lage zweimal in einem Sommer (1911) habe wahrnehmen können.

Thymus Serpyllum ist ein Xerophyt und hat kleine ziemlich harte Blätter, welche in exponierten Lagen umgerollte Ränder aufweisen. Sie kann den Halbsträuchern zugerechnet werden. Wie eine typische Geröllpflanze kann sie ihre Äste von den abgewehten Abhängen in die Luft emporheben, wobei die Belaubung eine sehr spärliche, die Blüte jedoch eine sehr reichliche wird. In den Dünen bei Haarlem und Velsen kommt eine Abart vor, welche einen abweichenden Geruch hat, indem sie nach Zitronenöl riecht. Aus der Tatsache, daß an einer Stelle in Bentveld sechs Pflanzen dieser Varietät nebeneinander standen, darf man vielleicht schließen, daß sie konstant ist. Sie blüht länger als die normale Form und hat hellgrüne Blätter, aber die morphologischen Unterschiede sind nur geringfügig; hat man jedoch die Pflanze einmal erkannt, so findet man sie durch ihren abweichenden Habitus und ihre Farbe leicht wieder. Bisher traf ich sie nur in den Dünen. GRESHOFF hat sie *Thymus Serpyllum citriodora* genannt. Den Thymian fand ich wiederholt auf frisch abgegrabenen oder tief ausgewehten Sanden in Gesellschaft von *Juncus effusus*, *J. conglomeratus* und einigen *Scirpus*-Arten, welche meistens mit *Agrostis alba* die ersten Bewohner solcher Stellen sind. Er ist auf den Dünen und Dünenwiesen verbreitet und nähert sich mehr der Küste als die vorige Art. Auch bewohnt er die Heiden im Osten des Landes und die kalkreichen Gegenden von Limburg.

Veronica Chamaedrys ist nur von geringer Bedeutung und wächst an denselben feuchten, humusreichen Standorten, wie *Lysimachia Nummularia*.

Bei den bis jetzt behandelten Arten dieser Gruppe bleibt jedes Individuum als solches bestehen und bildet die Pflanze keine Ausläufer, sondern liegende, wurzelnde Äste, welche miteinander im Zusammenhang bleiben.

Zu dieser vierten Gruppe wird weiter noch eine Anzahl von perennierenden Kräutern gerechnet, welche ebenfalls das ganze Jahr assimilieren, jedoch oberirdische Ausläufer treiben, welche sich nicht bewurzeln, sondern junge Pflänzchen bilden. Indem die Ausläufer schon im Herbst absterben, werden diese letzteren sofort selbständig. Die bekanntesten Vertreter dieser Gruppe sind: *Ranunculus repens*, *Fragaria vesca*, *Ajuga reptans*, *Potentilla reptans* und *P. procumbens*.

Fragaria vesca ist wohl aus dem Walde eingewandert und findet sich in den Birkenbeständen und im *Salix*-Gestrüpp. Sie wächst im Halbschatten an feuchten grasigen Stellen, kann aber auch ohne Baumschutz auftreten, wie z. B. in den natürlichen Dünenwiesen. *Ranunculus repens* kommt von den feuchten Torfwiesen her, wo sie massenhaft auftritt und sehr große Blüten und Blätter trägt. In den Dünen ist sie immer zwergartig, kann den Boden der Birkenbestände stellenweise mit Rosetten bedecken, blüht jedoch selten. Ihre Blätter sind vielfach braungefleckt. *Ajuga reptans* wächst in den feuchten grasigen Niederungen und, wo es weniger feucht oder gar im Sommer trocken ist, kommt sie nur im Schatten des Eichengestrüppes vor. Sie ist in den alten Dünen eine sehr gemeine Pflanze, tritt an Teichen und Wasserläufen auf und ist hier und da eine Waldpflanze. Die Bodenfeuchtigkeit ist wohl der Faktor, auf dem ihre Verbreitung beruht und der Schatten kann ihn nur teilweise ersetzen. *Potentilla reptans* bildet sehr lange Ausläufer mit vielen jungen Pflänzchen. Sie tritt in den Dünenwiesen, an den Abhängen, in den Niederungen und in den großen Dünentälern auf. Die jungen Pflanzen tragen viele Nebenwurzeln, aber die Stammpflanze jeder einzelnen Kolonie hat eine Pfahlwurzel, welche tief in den Boden eindringt und eine beträchtliche Dicke erreichen kann. Rinde, Mark und die Markstrahlenfigur sind von Gerbsäuren dunkel rosarot gefärbt. *Potentilla procumbens* ist viel seltener und von mir nur in den Binnendünen gefunden, und zwar in den großen Ebenen mit *Myrica Gale* und *Molinia coerulea* bei Noordwykerhout und Bergen.

Als letzte Pflanze der vierten Gruppe erwähne ich hier *Sedum acre*. In den Wintermonaten beschränkt sie sich auf ein sehr kleines Volum und es liegen kleine, korallenrote Knospen auf der Erde. Sie ist eine Sandbinderin ersten Ranges und lebt in Vereinigung mit Moosen und Flechten und den Vertretern der annuellen wintergrünen Flora. Mit *Erodium* und *Phleum arenarium* ist sie eine der ersten Pflanzen, welche sich auf dem Flugsand ansiedeln. Auch in den grauen Dünen weiß sie ihren Platz zu behaupten, denn als sukkulente Pflanze hat sie Eigenschaften, welche ihr gestatten, sich mit den ärmsten Böden zu begnügen. Aber auch auf einem besseren Boden kann sie üppig wachsen, wenn er nur durchlässig und seine Lage eine sonnige ist. Sobald aber Konkurrenz auftritt, verschwindet sie. Im Winter wird sie vielleicht als Winterknospen mit dem Flugsand verbreitet. Wie WARMING (1909) schon angab, erträgt sie eine Überschüttung mit Sand sehr gut.

Gruppe E.

Die zweijährigen Arten bilden die fünfte Gruppe. Sie keimen im Frühling, bilden eine Rosette, deren Blätter alle oder teilweise, oder auch nicht, überwintern, denn meistens bleiben nur die inneren jüngeren Blätter, oder daneben die basalen Teile der älteren am Leben, während es auch Arten gibt, welche alle Blätter völlig verlieren.

Alle Vertreter dieser Gruppe haben eine tiefgehende Pfahlwurzel, welche Nahrungs- und Wasserspeicherer ist. Durch Kontraktion verkürzt sie sich stark, und bringt dadurch das Herz der Rosette tief unter die Oberfläche, wo es besser gegen die Winterkälte geschützt ist.

Bei der Einleitung zu dieser Gruppe sagt MASSART (1908, S. 257): „Les plantes bisannuelles constituent une nouvelle catégorie des plantes, dont l'assimilation se poursuit en hiver.“ Im allgemeinen ist dieses für die Bisannuellen gültig. Wie aus der Tabelle auf S. 334 ersichtlich ist, gibt es nach meiner Erfahrung in den Dünen 54 zweijährige Arten. Von diesen haben 52 % eine grünbleibende Rosette; bei 28 % sterben die Rosettenblätter während des Winters ab und bei den übrigen 20 % sterben diese schon im Herbst. Diese drei Gruppen können aber in der Anzahl ihrer Arten wechseln, weil ihre Begrenzung von den klimatologischen Bedingungen abhängig ist. Sind die Winter kalt und naß, so sterben die sonst grünbleibenden Rosetten allmählich ab; sind sie mild und feucht, so treten viele der Arten mit absterbenden Rosettenblättern zu der Gruppe der grünbleibenden über. In kalten und trockenen Wintern werden dagegen viele der sonst langsam absterbenden Arten so schnell angegriffen, daß die letzte Gruppe an Zahl wächst.

Es gibt jedoch Arten, welche jeden Winter dasselbe Bild zeigen, wie *Cynoglossum officinale*, *Lappa major*, *Malva sylvestris*, *Melilotus albus* und *M. altissimus*, welche im Herbst absterben. Die Arten von *Gentiana* und *Erythraea*, *Arabis hirsuta*, *Apium graveolens*, *Erodium cicutarium*, *Teesdalia nudicaulis* und *Torilis Anthriscus* bleiben stets im Winter grün, während die mittlere Gruppe vertreten wird durch *Cirsium lanceolatum*, *Glaucium luteum*, *Hyoscyamus niger*, *Centaurea calcitrapa* und *Onopordon Acanthium*. Die milden Winter sind wohl die hauptsächlichste Ursache für das Zunehmen der beiden letzteren Gruppen.

Zu der mittleren Gruppe möchte ich noch die Arten rechnen, bei denen die Basalstücke der Blätter nicht absterben. Diese Teile bleiben assimilationsfähig, sind wenigstens grün und wachsen bei mildem Wetter noch etwas aus. Diese eigentümliche Art des Überdauerns fand ich am schönsten ausgeprägt bei *Echium vulgare*, bei welcher die absterbenden Blätter tiefschwarz sind und das Zentrum der Rosette mitten im Winter ein helles Grün aufweist. Die faulenden Blätter werden von Regen und Wind entfernt und die inneren kleinen Blättchen werden dann von den sie umgebenden aufgerichteten Blattfüßen geschützt. Auch bei

nicht zweijährigen Pflanzen tritt dieses auf, wie bei *Lychnis flos-cuculi*, *Melandryum rubrum* und *Silene nutans*.

In den Jahren 1909—1910 hatte ich Topfkulturen von vielen Dünenpflanzen. *Echium*, *Anchusa*, *Cirsium* und einige andere behielten dabei ihre Rosettenblätter bei; *Echium vulgare* und *Cirsium lanceolatum* zeigten in einem frostfreien Raume sogar ein deutliches Wachstum. Alle Blätter von *Cynoglossum* waren dagegen unter derselben Behandlung schon im Spätherbste abgestorben.

Kulturen, welche ich mit Wurzelstücken zweijähriger Pflanzen anstellte, ergaben das Auftreten von Adventivknospen auf dem Wundgewebe bei *Anchusa officinalis* und *Echium vulgare*. Die Wurzelteile bildeten nach dem Wundreiz neue Rosetten. Diese Wurzelknospenbildung bei zweijährigen Pflanzen kann aber auch ohne solche eingreifende Manipulationen vor sich gehen. In der Übersicht von BEYERINCK (1886) und in der ethologischen Liste von MASSART'S Arbeit (1908) findet man eine Anzahl von Pflanzen angegeben, welche nach Entfernung des oberirdischen Sprosses Wurzelknospen bilden. Fast alle sind auch ohnedies perennierende Kräuter.

Es gibt zweijährige Arten, welche eine Neigung zeigen, durch die Bildung von Wurzelknospen mehrjährig zu werden. In den Floren werden sie bisweilen als zweijährig, dann aber wieder als perennierend angegeben. Als Beispiele nenne ich hier: *Melandryum album*, *M. rubrum*, *Medicago lupulina* und *Picris hieracioides*. Bei *Alliaria officinalis* fand WYDLER (1856) eine Bildung von Adventivknospen an der hypocotylen Achse. Außer dem Fall von Adventivknospenbildung bei *Anchusa* und *Echium* fand ich einen bei *Reseda lutea*. Diese wird in den Floren als zweijährig und perennierend, bisweilen sogar als einjährig angegeben, das letztere für südlichere Gegenden. In den niederländischen Dünen ist sie immer ausdauernd und erreicht dies durch die Bildung von Wurzelknospen, welche in zwei einander gegenüberstehenden Reihen mit den beiden Markstrahlen in der Lage übereinstimmen. Diesen Fall fand ich noch nirgends erwähnt, weder in den Monographien der *Resedaceae* (MULLER 1857) noch in der Übersicht, welche BEYERINCK (1886) über die Wurzelknospen bildenden Pflanzen gab. Sie treten auf der ganzen Wurzel auf, bevorzugen jedoch die Teile, welche in der oberen Erdschicht liegen, wo Trockenheit und Feuchtigkeit stets wechseln und wo auch die Sonnenwärme sich noch gelten läßt. Ich beabsichtige, diesen Fall später ausführlicher und anatomisch zu beschreiben.

Eine weitere Ursache des Perennierens der zweijährigen Pflanzen ist die Bildung neuer Rosetten in den Achseln der Rosettenblätter. Diese tritt häufig auf und wurde von mir beobachtet bei *Arabis hirsuta*¹⁾, *Anthyllis vulneraria*¹⁾, *Oenothera biennis*, *O. Lamarckiana*, *O. muricata*, *Anchusa officinalis*¹⁾, *Angelica sylvestris*, *Onopordon Acanthium*, *Senecio Jacobaea*, *Reseda Luteola* usw.

¹⁾ MASSART, 1908.

In den meisten Fällen bilden die Rosetten ihre eigenen Wurzeln und geht der alte Stock zugrunde. Bisweilen kann dieser jedoch perennieren, wieder neues Material in sich aufspeichern und deutliches Dickenwachstum zeigen. *Anchusa officinalis* und *Oenothera biennis* liefern Beispiele für beide Fälle, während BRIEM (1900) den letzteren bei der Zuckerrübe beobachtete.

Eine besonders in den von Kaninchen bewohnten Dünen auftretende Art des Perennierens ist diejenige infolge von Tierfraß. Als ein häufig vorkommendes Beispiel erwähne ich die abwechselnd als einjährig und zweijährig angegebene *Crepis virens*. Die jungen Rosetten werden kahl gefressen und können deshalb nicht blühen. Dann treten in den Achseln der Rosettenblätter sekundäre Rosettchen auf, welche demselben Los anheimfallen. Die Neubildung und Verästelung wiederholt sich und es entstehen große Polster. Diese sind durch ihren Habitus und ihre dem Boden angedrückte Lage sehr gut geschützt. Ich beobachtete Exemplare, welche im Anfang eine kurze dünne Pfahlwurzel und einen einzigen Stengel zeigten. Dieser letztere wurde durch Fraß vernichtet und noch im selben Jahre entstanden neue Rosetten in den Achseln der unteren Stengelblätter, die auch ihre Stengel trieben, welche jedoch wieder abgefressen wurden, was sich dann regelmäßig wiederholte. An den liegenden unteren Teilen der Stengel bildeten sich sehr kleinblättrige, winzige Rosetten, welche sich zwischen den toten aufstrebenden Ästchen versteckten. Ringsherum wuchsen *Calamagrostis Epigeios* und *Carex arenaria*, welche der Pflanze ihren Schutz verliehen und dadurch konnten endlich einige Stengel zur Blütenentfaltung geraten. Wo ein solcher Schutz nicht vorhanden war, kamen nur die äußeren, der Erde flach angedrückten Zweige zur Blüte und waren die Polster, überragt von den toten Ästchen, von einem gelben, dem Boden aufliegenden Kranz umgeben. Bei einigen solchen Exemplaren fand ich auch eine Bildung von Wurzelknospen, welche vielleicht durch Vernichtung des Hauptsprosses veranlaßt worden war.

Denselben Fall beobachtete ich bei *Jasione montana*, welche sehr krause Polster bildet mit einer Menge von aufstrebenden Blütenästchen. Die zweijährigen Kulturpflanzen, wie *Digitalis purpurea*, *Althaea rosea* und andere, bilden, nach Entfernung des Haupttriebes, in den Achseln der unteren Blätter neue Rosetten. Die Zeit, in welcher dies geschehen muß, fällt auf die Periode nach dem Ansatz der Samen; entfernt man den Haupttrieb früher, so werden nur Blüentriebe entwickelt.

In der Natur fand ich in nassen Sommern an vielen Pflanzen nach der Samenreife an den Stengeln junge Rosetten, welche Adventivwurzeln gebildet hatten. Sie wuchsen ausgiebig und der Stengel neigte sich unter ihrem Gewicht zur Erde. Die Wurzeln drangen in den Boden hinein und durch ihre Verkürzung gelangte die Rosette in ihre natürliche Lage. Als Beispiele nenne ich: *Rumex hydrolapathum*, *R. crispus*, *R. acetosa*, *Anthyllis vulneraria*, *Erythraea Centaurium*, *Epilobium hirsutum*, *Silene vulgaris* und

viele Gräser, wie *Cynosurus cristatus* und *Agrostis alba*. Die zweijährigen Arten dieser Liste werden in solcher Weise mehrjährig. Weiter fand ich junge Pflänzchen in den Dolden von *Heracleum Sphondylium* und *Angelica sylvestris*.

Sind die Pflanzen steril, wie die gefülltblütigen Formen der *Althaea rosea*, so ist die Bildung neuer Rosetten eine ausgiebige. Fast alle Exemplare werden bei guter Ernährung mehrjährig.

Es kommt also bei den ein- und zweijährigen Pflanzen eine Neigung zur Mehrjährigkeit vor, welche unter dem Einfluß der äußeren Bedingungen gelegentlich in den Vordergrund treten kann. Dieses ist nicht auffallend, wenn wir mit DE VRIES (Mutationstheorie I, 617) annehmen, daß die Vertreter der großen Linien des Stammbaumes des Pflanzenreiches perennierende Gewächse waren, und daß aus ihnen in den verschiedenen Familien und Geschlechtern die zwei- und einjährigen Formen entstanden sind. Unter dieser Annahme wäre das Variieren von einmal fruchttragenden Arten in mehrjährige als ein Fall von Atavismus zu betrachten, und dasselbe würde gelten, wenn einjährige Arten gelegentlich zweijährig werden.

Daß die Lebensdauer in vielen Fällen auf einer fluktuierenden Variabilität beruht, lehrt uns das Auftreten der drei Erscheinungsweisen bei derselben Pflanzenart und an derselben Stelle. Dieses wird wohl am leichtesten der Fall sein an Standorten mit für die betreffende Art mittleren Lebensbedingungen. Sobald jedoch Grenzbedingungen auftreten, z. B. solche, welche die Wachstumsperiode verkürzen, so kann nur die zweijährige Rasse auftreten und mit ihr die mehrjährige; wird jene Periode dagegen verlängert, so steigert sich die Aussicht, daß die Pflanzen sich als einjährige entfalten werden. Dann wählt der Standort aus dem vorhandenen Material und so ist es zu erklären, daß in den beschriebenen Floren dieselbe Pflanzenart bisweilen als eine annuelle und dann wieder als eine bisannuelle oder sogar als eine perennierende angegeben wird.

Wird eine perennierende Art nach höherer Breite gebracht, so kann sie dort oft nur als einjährige leben, wenn nämlich ihre perennierenden Teile die stärkere Winterkälte nicht ertragen können. Ein Beispiel dazu liefert die Kapuziner-Kresse, welche in ihrer Heimat eine perennierende Pflanze, auf unserer Breite aber nur einjährig ist. Daß sie trotz längerer Kultur als einjährige Form nicht die Eigenschaft verloren hat, zu perennieren, tritt deutlich hervor, wenn man sie frostfrei aufbewahrt. Dann fährt sie fort zu blühen und zeigt keine Neigung zum Absterben oder zur Winterruhe. Viele ihrer Verwandten haben einen unterirdischen perennierenden Stengel, wie *Tropaeolum pentaphyllum*, *T. tuberosum* und *T. azureum*. Als weiteren Beleg seien hier die Versuche von VON WETTSTEIN (1897) mit *Phaseolus multiflorus* erwähnt. Diese Pflanze ist, wie bekannt, einjährig, aber bei einer Kultur in genügender Zahl bildet sie bisweilen eine knollige Wurzel, mittels welcher sie überwintern kann. VON WETTSTEIN schließt hieraus, daß die Stammart eine perenne war, daß die Kultur

die Einjährigkeit zum Vorschein gerufen hat, und daß durch Nichtgebrauch die perennierenden Organe verloren gegangen sind.

Garten- und Gemüsebau lehren, daß viele sonst zweijährige Pflanzen bei zweckmäßiger Kultur schon im ersten Jahre blühen können. Meistens genügt dazu eine frühzeitige Aussaat unter Glas, indem diese die Vegetationszeit verlängert und dadurch nach obigem, die Einjährigkeit auslöst. Auch können Hemmungen des Wachstums, wie Nachtfröste, Trockenheit usw., das Blühen im ersten Vegetationsjahre begünstigen (RIMPAU 1880; DE VRIES 1901). Abgesehen von rein zweijährigen Arten, wie z. B. *Cynoglossum officinale* in dem von mir beschriebenen Gebiet, sehen wir somit, daß die äußeren Bedingungen die Lebensdauer beträchtlich beeinflussen können und daß Ein-, Zwei- und Mehrjährigkeit in den meisten Fällen nicht als Artmerkmale gelten dürfen.

Kultiviert man genügend große Zahlen von zweijährigen Pflanzen, so treten stets sogenannte Schößlinge oder einjährige Individuen auf, sowie auch eine gewisse Anzahl von mehrjährigen Exemplaren oder Trotzern. Bei den Zuckerrüben wird das Auftreten von Schößlingen namentlich durch Nachtfröste veranlaßt, welche eine zeitliche Hemmung des Wachstums, eine Periodizität, herbeiführen. Im Freien kann man dieses auch bei *Daucus Carota*, *Anthriscus silvestris* und anderen zweijährigen *Umbelliferen* beobachten, welche im Schatten meist zweijährig, am Rande der Gebüsche, an offenen Stellen und auf den Hügeln aber vielfach einjährig sind. Durch ausgedehnte Versuche ist es DE VRIES (1901) gelungen, zu zeigen, daß auch eine gute Ernährung zu einer starken Ausbildung der Einjährigkeit führen kann, während dichter Stand, Beschattung und Mangel an Nahrung die Zweijährigkeit begünstigen. Wo diese die Regel ist, kann meistens die Einjährigkeit durch äußere Reize aus ihrem semi-latentem Zustande ausgelöst werden.

Sehr eigentümlich und bisher, soweit mir bekannt, nicht erklärt, ist das Blühen einjähriger Rosetten aus ihren Achselknospen. Die Endknospe blüht dann erst im nächsten Sommer, wie ich dieses bei *Oenothera biennis*, *Anchusa officinalis*, *Daucus Carota*, *Echium vulgare* und *Heracleum Sphondylium* beobachtet habe. Selbstverständlich haben alle Seitenknospen der Rosette ihren Anteil an dem Gefäßbündelsystem, aber die Endknospe wird am besten ernährt. Untersucht man eine in dieser abnormalen Weise blühende Pflanze, so findet man das Gefäßbündelsystem in der Richtung des blühenden Zweiges kräftig entwickelt. Vorübergehende Hemmungen im Wachstum der Endknospe, z. B. Kälte oder frühe Nachtfröste, können die Ursache sein; diese entwickelt sich nachher normal. Bei einjährigen Rosetten von *Oenothera biennis*, *O. Lamarckiana*, *Cynoglossum officinale* und *Echium vulgare* habe ich die Endknospe entfernt, aber nur bei einigen Exemplaren von *O. biennis* trat dadurch das Blühen der Seitenstengel ein, bei den übrigen jedoch wurden einfach neue Rosetten gebildet.

Wir wissen, daß die Zweijährigkeit durch eine Ruheperiode vermittelt wird, welche durch Kälte, Trockenheit und allerhand andere Faktoren veranlaßt wird und ausgeschaltet werden kann, wenn man die Wirkung dieser Faktoren aufhebt. KLEBS (1903) schließt aus seinen Untersuchungen über die Winterruhe der Pflanzen, daß die große Mehrzahl der im gemäßigten Klima einheimischen Arten keine feste, bestimmte Ruheperiode besitzt, aus der sie nicht geweckt werden könnten. Auch HOWARD (1906) kommt zu demselben Resultat. PFEFFER (1901) unterscheidet autonome und aitionome Ruheperioden, welche in der Pflanze zu gleicher Zeit ihren Einfluß gelten lassen können. Die Untersuchungen von DE VRIES, KLEBS, HOWARD und anderen haben jedoch deutlich bewiesen, daß es solche autonome Ruheperioden nicht gibt.

Durch diese Betrachtungen wird die Einheitlichkeit der fünften Gruppe MASSART'S eigentlich hinfällig, da die Zweijährigkeit zu einem schwankenden Begriffe wird. Auf Grund der Assimilationszeit läßt sie sich aber über die drei nächstfolgenden verteilen. Die Arten, welche während des ganzen Winters assimilieren, müssen der Gruppe F, diejenigen, deren Blätter zu dieser Zeit allmählich absterben, der Gruppe I, und solche, welche im Winter gar nicht assimilieren, der Gruppe K zugefügt werden.

Gruppe F.

Die sechste von MASSART aufgestellte Gruppe umfaßt die Pflanzen, welche sich in ihrem Wurzelsystem den annuellen und bisannuellen Pflanzen gleich oder ähnlich verhalten, jedoch mehrjährig sind, mehrere Blütenperioden haben und auch während des Winters assimilieren.

Es gehören hierzu an erster Stelle rosettenbildende Pflanzen. Diese sind in zwei Abteilungen zu trennen, deren ersterer die Pflanzen zugerechnet werden, welche eine Pfahlwurzel haben. Als Beispiele nenne ich: *Bellis perennis*, *Cardamine pratensis*, *Centaurea Jacea*, *Chelidonium majus*, *Diplotaxis tenuifolia*, *Geum urbanum*, *Hypochoeris radicata*, *Knautia arvensis*, *Leontodon autumnalis*, *L. hirtus*, *Oenanthe fistulosa*, *Pimpinella Saxifraga*, *Samolus Valerandi*, *Sanguisorba minor*, *Sceleranthus perennis*, *Taraxacum officinale*, *Viola canina*, *V. hirta*, *V. odorata*, *V. silvatica* und *V. tricolor dunensis*.

In der zweiten Abteilung finden wir nur Arten, deren Rosetten viele Nebenwurzeln tragen, wie *Littorella lacustris*, *Trichlogon palustris*, *T. maritima*, *Plantago Coronopus*, *P. lanceolata*, *P. major*, *P. media*, *Ranunculus acris*, *R. Flammula*, *R. Lingua* usw.

An die zweite Stelle treten diejenigen Arten, deren rhizomartige Teile aufrecht stehen und sich unmittelbar unter der Oberfläche befinden und solche, bei denen sich diese Teile der Oberfläche anschmiegen und mit vielen Wurzeln darin befestigt sind, wie *Arrhenaterum elatius*, *Corynephorus canescens*, *Juncus lamprocarpus*, *Luzula campestris*, *L. multiflora*, *Polypodium vulgare*,

Primula acaulis, *Rumex acetosa* usw. Viele dieser Formen gehören den grauen Dünen, einige den lebendigen Dünen, die meisten aber den feuchten Niederungen an. MASSART (1908) und WARMING (1909) haben die Wichtigkeit dieser immergrünen, perennierenden, rosettenbildenden Pflanzen als vorzügliche Binder des Flugsandes hervorgehoben. Sind solche Arten dazu auch noch mit vielen Nebenwurzeln versehen, so kann dadurch ihre Leistungsfähigkeit in dieser Richtung sehr erhöht werden, wie uns jene großen Strecken weißer Dünen lehren, welche nur durch die zahlreichen Stöcke von *Corynephorus canescens* und *Koehleria cristata* festgehalten werden.

Als neue Gruppe möchte ich hier die immergrünen, holzigen Kräuter, Sträucher, Halbsträucher und Bäume einfügen. Hierzu gehören zunächst die kultivierten Coniferen, wie: *Abies alba*, *Picea excelsa*, *Pinus laricio*, *P. montana*, *P. maritima*, *P. silvestris* und die folgenden Vertreter der Heideformation der alten Dünen wie: *Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum*, *Erica tetralix*, *Genista anglica*, *G. tinctoria*, *Ilex aquifolium*, *Juniperus communis*, *Rubus fruticosus* und *Ulex europaeus*. In vielen Hinsichten ist diese Gruppe auch physiologisch eine einheitliche.

Gruppe G.

Die siebente Gruppe MASSART'S umfaßt die mehrjährigen Pflanzen, welche das ganze Jahr über assimilieren und unterirdische Rhizome haben, welche jedes Jahr neue Assimilationsorgane und Blüten liefern. Hierzu gehören *Agropyrum repens*, *Agrostis alba*, *A. canina*, *A. vulgaris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Carex trinervis*, *C. vulgaris*, *Elymus arenarius*, *Eriophorum angustifolium*, *Festuca elatior*, *Glyceria fluitans*, *Hierochloa odorata*, *Lotus corniculatus*, *L. uliginosus*, *Nasturtium silvestre*, *Pirola minor*, *P. rotundifolia*, *Poa trivialis*, *Rumex Acetosella*, *Scirpus Holschoenus*, *Stellaria Holostea*, *Vicia Cracca* usw.

Bei einigen Arten wird der Sproß zwei Jahre alt, assimiliert im ersten, blüht und treibt Früchte im zweiten Jahre. Beispiele hierzu sind: *Dactylis glomerata*, *Elymus arenarius*, *Pirola rotundifolia* und *Eriophorum angustifolium*. Meistens jedoch blühen die kräftigen Sprosse schon im ersten Jahre und können die schwächeren eine folgende Vegetationszeit abwarten, sterben also meistens erst ab, nachdem sie noch einige Ausläufer getrieben haben.

Die Vertreter dieser Gruppe spielen eine überaus wichtige Rolle und finden sich teilweise auf den weißen Dünen, teilweise auf den feuchten frischen Sanden, während sie auch in den trockenen und feuchten Tälern oder „Pannen“ und den grauen Dünen verbreitet sind. Ihre Eigenschaften sind für die Bodenbefestigung sehr wichtig. Denn erstens können sie mit ihren langen Rhizomen den Boden durchflechten und ihn dadurch festhalten, zweitens können sie gesellig auftreten und so den Boden gegen den Wind decken, drittens befähigen die langen Rhizome die Pflanzen mit den Änderungen des Bodenniveaus auf- und abzusteiigen und viertens bilden ihre Blätter auch im Winter eine schützende Decke.

Gruppe H.

Die achte Gruppe schließt eng an die vorige an und ist dadurch merkwürdig, daß ihre Vertreter zwei Arten von Sprossen treiben, nämlich solche, die im Winter entstehen, Blüten und Früchte tragen und im Herbst sterben und solche, welche im Herbst als kleine Triebe auftreten, während des Winters assimilieren, aber im Anfang des Frühlings verschwinden, nachdem sie in vielen Fällen zuvor selbst noch Ausläufer gebildet haben. Hier tritt also eine Arbeitsteilung auf, da nicht die Hälfte der erzeugten Sprosse es zur Blüte bringt. Als Beispiele seien genannt: *Achillea millefolium*, *Ballota nigra*, *Cerastium arvense*, *Chrysanthemum Leucanthemum*, *Galium Mollugo*, *G. verum*, *Hypericum perforatum*, *H. tetrapterum*, *Lamium album*, *Scutellaria Columnae*, *Teucrium Scorodonium* und *Urtica dioica*. Zu dieser Gruppe bringt MASSART auch noch *Euphorbia Paralias*, welche ihre Sommer- und Winterknospen als Wurzelknospen bildet.

Gruppe I.

Die neunte Gruppe ist die letzte in der Abteilung der wintergrünen Pflanzen. Nur mit Rücksicht auf die assimilatorische Tätigkeit ist sie einheitlich, sonst sehr heterogen, denn die Blätter sterben während des Winters allmählich ab. Im Frühling werden dann wieder neue gebildet, wie wir solches schon für einen Teil der zweijährigen Arten beschrieben haben, weshalb diese wohl besser in diese Gruppe untergebracht werden konnten. Es gibt hier erstens Arten mit einer Pfahlwurzel und einer Rosette, zweitens solche mit kurzen, unmittelbar unter oder auf der Erdoberfläche liegenden Ausläufern und vielen Nebenwurzeln, und drittens solche mit langen unterirdischen oder oberirdischen Ausläufern.

Beispiele für die drei Abteilungen dieser Gruppe sind:

- I. *Melandryum album*, *M. rubrum*, *Potentilla argentea*, *Rumex conglomeratus*, *R. crispus* und *Silene nutans*.
- II. *Agrimonia Eupatoria*, *Alopecurus geniculatus*, *A. pratensis*, *Festuca ovina*, *Holcus lanatus*, *Juncus conglomeratus*, *Nardus stricta*, *Schoenus nigricans*, *Triodia decumbens* und *Thalictrum minus*.
- III. *Agropyrum acutum*, *A. pungens*, *Ammophila arenaria*, *Carex arenaria*, *C. leporina*, *Festuca rubra*, *Holcus mollis*, *Potentilla anserina*, *Sonchus arvensis*, *Stellaria glauca*, *S. graminea*, *Tussilago Farfara* und *Triticum repens*.

Gruppe J.

Als zweite Hauptgruppe treten die annuellen ästivalen Pflanzen unserer Flora auf. Die Vertreter der zehnten Gruppe keimen im Frühling, blühen und tragen Früchte im Sommer und sterben dann ab. Sie überdauern die kälteren Jahreszeiten in der Form von Samen. Auf den lebendigen Dünen sind sie ver-

hältnismäßig selten, aber auf den grauen Dünen wächst ihre Zahl, während die Kulturfelder die meisten Arten dieser Gruppe tragen. Sie umfaßt sehr viele Adventivpflanzen, etwa die Hälfte ihrer Gesamtzahl, ferner die gewöhnlichen Begleiter der Kulturgewächse, viele Ruderalpflanzen und nur wenige wirklich einheimische Arten. Eine der Ursachen für das Auftreten vieler Adventivpflanzen ist das Ausstreuen von Futter für die Fasanen und Rebhühner, welche für die Jagd geschützt werden. Neben den gewöhnlichen Samen, wie Mais, Hafer, Gerste, Weizen, Roggen, Buchweizen und Vogelwicke, werden auch die Abfälle der Mehlfabriken darunter gemischt und deshalb sind an den Futterplätzen allerhand ungarische, russische und amerikanische Unkräuter anzutreffen.

Weiter werden die Kulturfelder mit solchen Abfällen gedüngt, welche etwas Lehm enthalten. Dadurch wird die Zahl der ausländischen Pflanzen oft eine überraschend große. Jedes Jahr bringt neue Funde, was für die Flora nur insofern von Bedeutung ist, als einige unter ihnen sich wirklich eingebürgert haben. Als Beispiele nenne ich: *Corispermum Marshalli*, *Oenothera biennis*, *O. muricata*, *O. Lamarckiana*, *Erigeron canadensis* u. a. m. Am Strande kommen nur zwei Arten dieser Gruppe vor, von welchen sich *Cakile maritima* als Bildner von Embryonaldünen erweist. Sie ist auch eine kurze Strecke landeinwärts in den Dünen anzutreffen. Die andere Art ist *Salsola Kali*, welche am Strande häufig ist, jedoch mehr in den Kulturfeldern und auf dem Flugsande auftritt. Sie wird bisweilen tief landeinwärts angetroffen, ist jedoch für die jüngere Dünenlandschaft typisch. Von dieser Art fand ich bisweilen in einem Pappel- und Buchenbestand eine sehr schmalblättrige Form mit sehr langen, dünnen Blättern, welche vielleicht eine Schattenform ist. Während die Blätter der üblichen Form nahezu dreieckig und dornartig sind, waren diese Organe hier zylindrisch, weich und 2—3 cm lang. Auch war die ganze Pflanze viel zarter als die Flugsandbewohnerin.

In den ersten Dünenreihen leben somit nur wenige Vertreter dieser Gruppe. Einer der am meisten vorkommenden ist *Atriplex littoralis*, welcher seine Familienkennzeichen nicht verleugnet und fast immer in der Nähe von Kulturfeldern oder menschlichen Wohnstätten, speziell Fischerdörfern und Badeorten auftritt. An diesen Standorten ist gewöhnlich auch *Lepidium ruderales* zu finden. In den feuchten Niederungen hinter den ersten Reihen der Meeresdünen treffen wir auch einige annuelle ästivale Pflanzen an. An den feuchtesten Stellen auf dem Sande: *Juncus bufonius*, *Filago minima* und seltener *J. pygmaeus* und *Gnaphalium uliginosum*, im *Salix*-Gestrüpp, wo viele kräutige Pflanzen vorkommen: *Linum catharticum*, *Euphrasia officinalis* und *Rhinanthus minor*; im Schilfrohrgebiet der Tümpel der alten Dünenkessel *Euphrasia odontites* samt *Pedicularis palustris* und *P. sylvatica*. In den Wiesen zwischen den Dünenketten tritt in großer Menge *Rhinanthus major* auf. An den trockenen Abhängen der alten Dünen, auf dem Geest und in den Callunetis treten *Aira praecox*, *A. caryo-*

phyllea und *Ornithopus perpusillus* auf, welche auch der wintergrünen Flora angehören. Ihnen gesellt sich *Trifolium arvense*, welches eine Strecke weit in den jungen Dünen vordringt, wenigstens soweit sie bewaldet und an der Oberfläche weniger kalkreich und dichter geworden sind. Der Umstand, daß diese letzteren Arten den beiden Gruppen angehören, ist auf einen Unterschied in der Keimungszeit zurückzuführen, welcher selbst vielleicht seine Ursache in der Existenz später und früher Rassen hat. Es gibt keine Unterschiede zwischen den Winter- und Sommerpflanzen, wiewohl ein so großer Unterschied der Faktoren in der Wachstumsperiode das Auftreten von besonderen Saisonrassen im Sinne von WETTSTEIN'S wohl ermöglichen könnte. Wenn auf den Alpen das Mähen an bestimmten Zeiten schon so artentrennend wirken kann, wieviel mehr können dies die durch so viel längere Zeiten wirkenden meteorologischen Faktoren tun.

Es treten neben den oben angeführten Halbschmarotzern auch einige echte Parasiten auf, von denen *Orobanche Galii* und *O. Picridis* die junge Dünenlandschaft bevorzugen, während *Cuscuta Epithymum* die alte bewohnt. Nur einmal, bei Wyk a. Zee, fand ich die letztere in den jungen Dünen, schmarotzend auf Gräsern, auf *Lotus corniculatus*, *Polygala vulgaris* und *Trifolium arvense*, welche letztere Pflanze andeutete, daß die Dünen stark verwittert waren. Ferner fand ich die *Cuscuta* in den alten Dünen von Hoek van Holland bis Haag, bei Noordwyk und Noordwykerhout und Schoorl. Bei Haag wucherte sie auf *Calluna vulgaris*, *Genista anglica*, *Galium verum* und *Thymus serpyllum*. Sie ist Charakterpflanze der alten Dünen, wo sie im Frühling rote, im Sommer weiße Polster in den *Calluna*-Assoziationen bildet. Auf den grauen Dünen finden sich zahlreich: *Vicia angustifolia* und *V. hirsuta*, öfters so zwergig, daß die ganze Pflanze nur aus zwei Blättchen und einer Blume oder einer Schote besteht und fast ganz in der Flechtendecke versteckt ist.

In den jungen Dünen tritt in den alten Hippophaëtis regelmäßig *Galeopsis Tetrahit* auf. Ein gut entwickeltes *Hippophaetum* bildet ein fast undurchdringliches Dickicht, in welchem die breiten Wipfel der einstämmigen Sträucher dicht aneinanderschließen. Eine verhältnismäßig dicke Humusschicht bedeckt den Boden und überall, wo die Sonne einen Durchgang findet, sprießen ein- und zweijährige Pflanzen auf. Von den ersteren namentlich *Geranium Robertianum*, *G. molle*, *Moehringia trinervis* und andere, welche eigentlich dem Waldrande angehören. In dieser halbdunklen, feuchten Atmosphäre treibt *Galeopsis Tetrahit* Adventivwurzeln, bildet sehr lange Internodien, um sich dann in den oberen Teilen zu verästeln und an vielen Stellen ihre weißen Blütenstände und später die dunkeln Fruchtkelche über die silbergraue Sanddorndecke emporzuheben. Auch findet sich diese Spezies vielfach in den Binnendünen an feuchten Stellen, an Graben und an Gebüschrändern.

In den Hecken der Kulturfelder und im Schlagholz findet sich, wenn auch ziemlich selten, *Corydalis claviculata*, sehr häufig

dagegen *Polygonum Convolvulus* und *Lampsana communis*, während *Senecio sylvaticus* oft jede offene Stelle im Coniferenbestand benutzt, um massenhaft aufzutreten, wie bei Bergen und Schoorl. Diese letztere Art ist, wie auch *Senecio viscosus*, eine Charakterpflanze der alten Dünen. An Grabenrändern sind *Polygonum mite* und *P. Hydropiper* eine gewöhnliche Erscheinung, zusammen mit oder vertreten von *Bidens tripartita* und *B. cernua*.

Die Wegränder und die verlassenen Kulturfelder tragen eine sehr gemischte Flora, wie aus der hier folgenden Aufzählung hervorgeht: *Asperugo procumbens*, *Anagallis arvensis*, *Corispermum Marshalli*, *Datura Stramonium*, *Fumaria officinalis*, *Lepidium ruderales*, *Lycopsis arvensis*, *Medicago lupulina*, *Matricaria Chamomilla*, *M. inodora*, *Medicago arabica*¹⁾, *Myosotis versicolor*²⁾, *Poa annua*, *Papaver dubium*, *P. Rhoëas*, *P. Argemone*²⁾, *Ranunculus Sardous*²⁾, *Salsola Kali*, *Sceleranthus annuus*²⁾, *Senecio viscosus*²⁾, *S. vulgaris*, *Setaria viridis*²⁾, *Sherardia arvensis*²⁾, *Sonchus oleraceus*, *Triticum murinum*, *Valerianella olitoria*, *Veronica agrestis* und *Viola tricolor arvensis*²⁾.

Auf den bebauten Äckern treten viele Unkräuter auf, welche die Kulturpflanzen begleiten, wie: *Agrostemma Githago*²⁾, *Anagallis arvensis*, *Apera spica venti*²⁾, *Arnosotis minima*²⁾, *Brassica nigra*, *Erysimum Cheirantoides*, *Euphorbia helioscopia*, *E. Peplis*, *E. exigua*, *Fumaria officinalis*, *Myosotis versicolor*²⁾, *Nicandra Physaloides*²⁾, *Papaver somniferum*, *Setaria viridis*, *Veronica agrestis* und *Viola tricolor arvensis*²⁾.

Als Stickstoffindikatoren und als Ruderalpflanzen an Wegrändern, auf Schutt, Misthaufen und in Höfen und Hecken finden wir: *Amaranthus retroflexus*, *Atriplex hastata*, *A. patula*, *Chenopodium album*, *C. hybridum*, *C. polyspermum*, *C. rubrum*, *Datura Stramonium*, *Polygonum aviculare*, *P. persicaria*, *Solanum nigrum* und *Urtica urens*.

Wiederholt eingeführt mit Fasanenfutter und in den Abfällen der Mehlfabriken habe ich als die meist verbreiteten Arten zu erwähnen: *Amsinckia lycopsoides*, *Adonis flammea*, *Delphinium consolida*, *Echinopspermum Lappula*, *Glaucium corniculatum*, *Matricaria discoidea*, *Medicago arabica*, *Melandryum noctiflorum*, *Silene gallica*, *Trigonella ornithopodioides*, *Vaccaria parviflora* usw. Diese Aufzählung gilt nicht allein für die Dünen, sondern auch für die östlichen Provinzen. Wiederholt beobachtete ich die meisten der obigen Arten auf den Kulturfeldern der Huister Heide bei Soesterberg, welche ebenfalls mit Getreideabfall gedüngt waren.

Gruppe K.

Die elfte Gruppe umfaßt perennierende Gewächse ohne kriechende Rhizome, welche ihre Blätter im Herbste verlieren.

Erstens gehören hierher einige Kräuter, wie *Parnassia palustris*, *Rumex hydrolapathum*, *R. sanguineus*, *Lithospermum*

¹⁾ Nur im Süden des Dünengebietes.

²⁾ Nur auf den alten Dünen.

officinale. Die *Parnassia palustris* wächst mit *Sturmia Loeselii* zusammen in den feuchten Dünentälern. Diese saprophytische Orchidee hat eine kleine oberirdische Zwiebel, aus den Blattfüßen gebildet und nur wenige Wurzeln, welche innig mit den halbverwesten Moosstämmchen, meistens *Hypnum* und *Polytrichum* und mit Flechten verfilzt sind. *Rumex hydrolapathum* ist an Gräben und Teichen sehr gemein, während *Rumex sanguineus* eine Waldrandpflanze der alten Dünen ist und feuchte Stellen bevorzugt. *Lithospermum officinale* kommt sehr viel in den Birken- und Pappelbeständen der jungen Dünen vor, fehlt aber den alten Dünen. Höchstwahrscheinlich ist sie für dieses Gebiet eine kalkzeigende Pflanze. Sie bildet große Zystolithen an der Basis der Blatthaare und auch die Fruchtwand speichert Kalk in sich auf.

Weiter gehört hierher *Thesium humifusum*, ein Halbschmarotzer aus der Familie der *Santalaceae*, welcher an der niederländischen Küste bei Bloemendaal seinen nördlichsten Standort erreicht. In der Küstenzone der Nordsee ist er auf die holländischen, belgischen und westfranzösischen Dünen beschränkt, in welcher letzteren er in großer Menge auftritt, während er in den niederländischen Dünen sehr selten und bisher nur von zwei Standorten bekannt geworden ist.

Ferner sind zu dieser Gruppe alle Halbsträucher, Sträucher und Bäume mit abfallendem Laub zu rechnen. *Lycium barbarum*, eine eingeführte Pflanze (VUYCK 1898), welche im Süden des Gebiets viel in der Nähe der Dörfer auftritt, dagegen im Norden fast vollständig fehlt. Wiewohl die schönen roten Früchte dieser Art sehr gut reifen, habe ich eine natürliche Verbreitung ohne menschliche Hilfe in den Niederlanden nie beobachten können. *Rosa pimpinellifolia*, ein Halbstrauch, der die sonnigen Stellen bevorzugt und sowohl in den alten wie in den jungen Dünen zu finden ist, tritt überall spontan auf, treibt sehr lange Ausläufer und ist eine Sandbinderin ersten Ranges, welche die grauen Dünen und die Heidedünen bevorzugt. Diese Pflanze wird durch ihre Dornen geschützt; dicht am Boden jedoch sind diese weniger entwickelt und hier werden die Stämmchen von den Kaninchen im Winter abgefressen. Durch diese alljährliche Verstümmelung wird die Pflanze veranlaßt, viele neue Triebe zu bilden, welche dann im zweiten Jahr sehr reichlich blühen. Wird eine solche Rosa-Assoziation vor Tierfraß geschützt, so ist die Anzahl der Blumen in den ersten zwei oder drei Jahren eine überraschend große. Dann werden die Sträucher höher, verästeln sich reichlich und blühen verhältnismäßig wenig. Hier tritt dasselbe auf, was wir in der Kultur finden, wenn wir die Rosen aufwachsen lassen, ohne sie jedes Jahr zu bescheiden. Auch in den bewaldeten alten Dünen kenne ich Bestände von *Rosa pimpinellifolia*. Die alten Äste verlieren die Stacheln, die Blätter sind klein und hellgrün und meistens blühen solche Sträucher nicht mehr. Die Art ist ein echter Heliophyt. Daß sie eine kalkzeigende Pflanze sei, gilt allerdings nicht für die niederländischen Dünen. Ich fand sie im Mischwalde der alten Dünen und bei Callantsoog kenne ich eine große

Empetrumheide, welche ganz mit *Rosa pimpinellifolia* durchwachsen ist. Mit Empetrum streiten sie um die hohen Stellen. In den nassen Niederungen wachsen da *Erica tetralix*, *Pirola*, *Parnassia* und *Calluna vulgaris*. Proben von dort gesammeltem Sand gaben keine Reaktion auf Kalk. Die Samen dieser Pflanze werden vielfach von den Feldmäusen verbreitet, welche sie rundstreuen, indem sie die Fruchtstände essen.

Rubus Idaeus findet sich nur in den alten Dünen, nie in den jungen. Sie bevorzugt feuchte bewaldete Stellen; und wo solche nicht vorkommen, wächst sie, wie bei Bergen und Callantsoog, an den Nordnordwestabhängen und in den Hecken. Auf den alten grauen Dünen an den Rändern von Gebüsch und in der Heideassoziation kommt vielfach *Sarothamnus scoparius* vor, welche die Kalkarmut der alten Dünen deutlich anzeigt¹⁾.

An den feuchtesten Stellen wächst massenhaft *Myrica Gale*, deren südlichster Standort Noordwykerhout ist. Sie wird öfters von *Rhamnus cathartica* begleitet und beide kommen auch auf Heidefeldern im Osten des Landes vor. Auch *Sorbus Aucuparia* findet sich nur in den alten Dünen und hier nur an feuchten Stellen, oder an den dem Nordosten und Nordwesten zugewandten Abhängen, wie bei Schoorl und Bergen. In der Nähe des Meeres habe ich sie nie angetroffen. Ebenfalls Charakterpflanze für die alten Dünen ist *Populus tremula*, welche dort sehr verbreitet ist. Selbst in der Heideformation finden sich überall junge Pflanzen in der Nähe der älteren und verleihen der dunklen Heide stellenweise ein besonderes Gepräge. Bei Noordwykerhout fand ich viele junge Bäume dieser Art.

Sehr merkwürdig ist das Auftreten von *Solanum Dulcamara* in drei verschiedenen Formen. Auf den höchsten Gipfeln, wie bei Haag und bei Egmond in den Gräserdünen wächst sie mit aufrechstehenden Ästen und erreicht nur eine Höhe von $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ m. Zweitens findet man sie in den Hippophaebeständen, wo sie sich bisweilen als Kletterpflanze ausbildet, während die dritte Form in den trockenen Dünenkesseln vorkommt und dem Boden flach angedrückt ist, dicke, etwa $1\frac{1}{2}$ —2 m lange Äste treibt und nur ihre Blütenzweige erhebt. Wie diese drei Formen aufzufassen sind, ist noch fraglich. Ich habe ein flachliegendes und ein aufrechtwachsendes Exemplar in meinem Garten in der Nähe des Grundwassers und bei reichlicher Nahrung kultiviert, und bei dieser Behandlung haben beide nur kletternde, reichlich blühende Sprosse von mehreren Metern Länge hervorgebracht. Dieses deutet darauf hin, daß Wasser und Nahrungsmangel und vielleicht auch das intensivere Licht den liegenden Habitus verursacht haben, oder vielleicht auch die starken Temperaturunterschiede, denen die Oberfläche der Dünenkessel ausgesetzt zu sein pflegt (WARMING

¹⁾ Daß die Kalkfeindlichkeit von *Sarothamnus* nicht so groß ist, als allgemein geglaubt wird, geht wohl daraus hervor, daß viele der auf den neuen Dünen der Ebdinge ausgepflanzten Exemplare sehr gut wachsen auf Sand mit 2—3 % Kalk. Auch die Samen keimten und die Pflanzen daraus wuchsen normal auf.

1909). Die aufgerichtete Wuchsform auf den hohen Gipfeln ist ziemlich selten und bedarf einer näheren Untersuchung sehr. MASSART (1908) gibt an, daß in den belgischen Dünen wegen der oben genannten Ursachen die kletternde Form fast völlig fehlt.

Zu derselben Gruppe gehören ferner *Humulus Lupulus*, *Convolvulus arvensis*, *C. Sepium*, *Solanum Dulcamara*, *Lonicera Periclymenum*, *Polygonum Convolvulus*, *Bryonia dioica*, *Vicia Cracca*, *Ervum hirsutum* und *Corydalis claviculata*.

Wiewohl eingeführt (VUYCK 1898), ist *Berberis vulgaris* eine der kräftigsten Dünenpflanzen. Sie widersteht der Hitze und der Trockenheit sehr gut und entwickelte an stark exponierten Stellen sogar in dem heißen Sommer von 1911 ungestört ihre jungen Triebe. Diese werden durch einen kräftigen Bastring geschützt, welcher die Austrocknung erheblich herabsetzt. Die Berberitze hat, wie auch *Ligustrum vulgare* und *Evonymus europaeus*, ein dichtes Netz von feinen Wurzeln, das den Boden derart in Anspruch nimmt, daß in der Nähe dieser Sträucher nur wenige andere Arten wachsen können, mit Ausnahme solcher Gräser, welche ihre Nahrung durch lange Rhizome von weither zugeführt erhalten, sowie einiger Arten von Flechten.

Sambucus nigra ist in den jungen Dünen stark verbreitet, wo sie bis an die letzte Dünenkette nach der Meereseite vordringt. Sie bildet für allerhand Windformen ein reiches Material und ist Begleitpflanze von *Hippophae*, *Betula* und *Populus*, während sie auch einsam auf Gipfeln und an Abhängen steht, sowohl an der Nord- wie an der Südseite. Dieses hängt mit der Verbreitung ihrer Samen durch die Vögel zusammen. Wie diese Pflanze im anatomischen Bau ihrer Blätter auf die äußeren Bedingungen reagiert, ist von MASSART (1909) dargestellt worden.

Von den Arten der bewaldeten alten Dünen nenne ich noch *Prunus Padus*, *P. spinosa*, *Crataegus oxyacantha*, *Betula verrucosa*, *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior*, *Populus alba*, *P. nigra*, *P. tremula*, *Quercus pedunculata*, *Fagus silvatica* und *Ulmus campestris suberosa*. Während viele dieser Arten angepflanzt werden, sich jedoch auch selbst aussäen, werden andere Arten fast nur eingeführt, wie z. B. *Salix alba* und *Alnus incana* an den Wasserläufen und feuchten Niederungen, *Aesculus Hippocastanum* im Mischwalde, diese Art und *Acer pseudoplatanus* viel für Schlagholz, *Larix decidua* an den offenen sonnigen, gegen den Wind geschützten Stellen und *Populus monilifera* in den grauen Dünen. Die Einfuhr der letzteren Art fand in der letzten Hälfte des 18. Jahrhunderts statt (KOPS 1798). *Salix purpurea* wird vielfach auf alten Kulturfeldern angepflanzt; fast immer ist die Vermehrung eine künstliche und vegetative, und zwar durch Stecklinge und dies ist wohl ein Grund, weshalb ich von dieser Art fast nur weibliche Exemplare beobachtet habe, obgleich ich ausgedehnte Bestände von tausenden von Sträuchern darauf prüfte. In der Nähe von Vogelsang an einem Wasserlauf habe ich aber einige Sträucher mit männlichen Blüten gefunden. In den feuchten Dünenkesseln der alten Dünen kommen *Salix caprea* und *S. aurita* vor, welche

beide bei Wyk aan Zee, Zandvoort und Wassenaar weit westwärts vordringen. Bei Callantsoog umsäumen sie das „Zwanenwater“, sind hier jedoch teilweise als Vogelschutz angepflanzt. Bei Noordwyk fand ich auf den Vordünen in der Nähe des Dorfes ein Exemplar von *Salix aurita*, dessen diesjährige Äste sehr dick und steif behaart waren, während die Blätter klein, an beiden Seiten dicht silberartig behaart und den Ästen fest angedrückt waren.

Unter dem Einfluß von Wind und Wassermangel haben die Bäume in den westlichen Dünen vielfach einen strauchartigen Habitus erhalten. Es sind vornehmlich *Betula*, *Crataegus* und *Quercus*, welche sehr stark deformiert werden, während in der Gegend der Berger und Schoorler Dünen auch *Prunus spinosa* echte Windtypen aufweist.

Die Anzahl der Birken und Weißdorne nimmt durch freie Aussaat regelmäßig zu. Bei Haarlem verbreiten sich *Prunus Padus* und in den Berger und Schoorler Dünen *Sorbus aucuparia* und *Lonicera Periclymenum*. Die letztere fand ich bei Bergen wiederholt auf der Heideassoziation, ohne irgendwelche Stütze dem Boden entlang kriechend. Wo die Dünenkessel noch feucht genug, und ältere Bäume in der Nähe vorhanden sind, wachsen Tausende von Keimpflanzen dieser Arten, wie ich solches bei Velsen, Beverwyk, Vogelsang und Wassenaar beobachten konnte. Namentlich Weißdorne, Erlen, Birken und Eschen keimten dort in großer Menge. Bei Velsen war der Boden völlig mit den jungen Kiefern, Erlen, Eschen und Birken bedeckt. Die drei letzteren Arten sind meistens an die feuchten Niederungen gebunden und folgen diesen bis an das Meer. Landeinwärts treten die Birken und stellenweise auch die Erlen sogar an den Abhängen auf und hier und da sind auch die Gipfel mit durch den Wind deformierten Birken besetzt. Meistens findet solches an den nach Nordnordwesten und West gekehrten Abhängen statt.

Die Eichen, *Quercus pedunculata* bevorzugen die trockenen Niederungen und die Abhänge, und sind meistens sehr schön entwickelt auf den dem Norden, Nordosten und Osten zugekehrten Abhängen, wo der Südwestwind sie erst erreichen kann, nachdem sie hoch aufgewachsen sind. Meistens werden sie dann nicht höher als der Dünengipfel, und Exemplare auf den Gipfeln selbst sind gewöhnlich sehr dürftig und schlagen wiederholt aus dem alten Stock aus, wodurch sie strauchartig werden und sich flach ausbreiten. Entsteht jedoch für solche Pflanzen Windschatten — z. B. durch Bepflanzung mit Kiefern —, so wachsen sie wieder kräftig empor, wie ich dieses wiederholt bei Bergen und Haarlem beobachtete. Die Eiche hat sich wohl als die für die Dünen am meisten geeignete Baumart erwiesen, denn wo Rüster und Pappeln im heißen Sommer dieses Jahres ihr Blatt fallen ließen und die Birken tote Wipfel zeigten, waren die Eichen fast ohne Ausnahme grün. Die Feuer, welche im Jahre 1911 so sehr in den Dünen gewütet haben, töteten die Coniferen, während das Eichenholz zwar sein Laub verlor, dasselbe aber nach einigen Tagen wieder neu bildete. Die Verbreitung der Eiche wird von den Vögeln besorgt, von denen *Garulus glandarius* wohl die größte Rolle spielt.

Fagus sylvatica wandert auch westwärts und findet sich an Nordwest- und Nordost-Abhängen, wo sie mit Birken und Eichen aufwächst. Die Buchen sind schon von weitem daran kenntlich, daß sie ihre schmalen pyramidalen Kronen über die umgebenden Bäume erheben, was der Landschaft einen eigenartigen Charakter gibt. Dieses tritt deutlich hervor bei Haarlem und Bergen. Bei erstgenannter Stadt nähern die Buchen sich am meisten dem Meere. In den abgegrabenen Dünen bei Overveen und auf den alten Dünen bilden sie große Bestände und wachsen zu dicken Bäumen auf. Auf dem Landgut „de Ebbinge“ bei Zandvoort, welches völlig vor Kaninchen geschützt wird, wo keine Jagd getrieben wird, und sich daher viele Vögel ansiedeln, fand ich in den letzten Jahren wiederholt Keimlinge und junge Pflanzen von Buchen auf den Gipfeln der Dünen aus Samen, welche dort höchstwahrscheinlich durch Vögel, und vor allem durch *Garrulus glandarius* gebracht worden waren.

Gruppe L.

In der letzten Gruppe vereinigen wir alle noch übrigen Arten unseres Gebietes. Sie sind alle mehrjährig, haben kürzere oder längere Rhizome, tragen im Winter keine assimilierenden Blätter, treiben aber jeden Frühling assimilierende Sprosse, welche Blüten und Früchte hervorbringen und im Herbst absterben. Obgleich sie der winterlichen Assimilation entbehren, können sie sich doch den wintergrünen Pflanzen gegenüber gut behaupten.

Von dieser großen Gruppe haben die echten Dünen nur wenige Vertreter aufzuweisen, mehr jedoch die bewaldeten Dünen und in den feuchten Dünentälern und Kesseln nimmt ihre Anzahl zu, um in den Gräben und Tümpeln zu kulminieren. Vier Arten treten unmittelbar an der Küste auf, und zwar *Agropyrum junceum*, *Honkenya peploides*, *Eryngium maritimum* und *Convolvulus soldanella*. Wie aus den Untersuchungen von REINKE, WARMING, MASSART und anderen hervorgeht, ist unter diesen *Agropyrum junceum* die wichtigste Pflanze bei der Neubildung von Dünen, und so ist es auch an der holländischen Küste. Sie kann den Einfluß des Salzwassers ohne Schatten ertragen und bildet, wenigstens in den Niederlanden mit *Honkenya peploides* zusammen die Embryonaldünen. Beide haben lange Ausläufer und Rhizome, aber ihr Wachstum ist ein verschiedenes, denn während *Agropyrum junceum* in 60 cm hohen Büscheln auftritt, bildet *Honkenya peploides* nur sehr kurze Triebe und wächst rasenförmig. Die mittels Sandfang von ihnen gebildeten Embryonaldünen sind denn auch von verschiedener Form. Die *Agropyrum*-Dünen haben eine deutliche Luv- und Leeseite, sind, falls sie nur von einer Art gebildet wurden, im Durchschnitt etwa dreieckig mit abgerundetem Kamm und können eine beträchtliche Höhe erreichen. Die *Honkenya*-Dünen aber sind niedrige Erhöhungen des Bodens mit fast horizontaler Oberfläche. Breitet die Kolonie sich stark aus, so entsteht ein Rücken und die ganze Anhäufung des Sandes ist von den weißen Ausläufern durchzogen (WARMING 1909, I, III).

Eryngium campestre und *Convolvulus soldanella* sind in den Vordünen stark verbreitet. Die erstere Art findet sich an der ganzen Küste und wo sie, wie bei Egmond und Bergen, gesetzlich geschützt wird, bedeckt sie die Dünenrücken und Windstraßen in überraschender Anzahl. Sie ist stellenweise die herrschende Pflanze, bevorzugt den Flugsand und tritt landeinwärts nur auf solchem auf. So fand ich sie in voller Entwicklung bei Paardekerkhof unweit Noordwykerhout, wo Windmulden die Landschaft vernichteten. Bei Overveen, etwa 4 km vom Strande, kommt sie in den grauen Dünen vor, sieht jedoch dürftig aus und blüht nur wenig. Sie gehört in das Psammetum mit dem fliegenden Sand, zusammen mit *Agropyrum pungens*, *Psamma arenaria*, *Elymus arenarius*, *Festuca rubra* und *Sonchus arvensis*. Nach meiner Erfahrung ist die Pflanze mehrjährig und in meinen Kulturversuchen blühten die Stöcke mehrere Jahre hintereinander.

Convolvulus soldanella zeigt dieselben Eigenschaften. Bei Noordwyk und Helder bildet sie parasitäre Dünen an der Luvseite der Vordünen und krönt sogar diese erste Dünenreihe. Hier wird sie während des ganzen Jahres überschüttet und muß demzufolge fortwährend ihre Stengel verlängern und neue Blätter bilden. Exemplare, welche ich aufgegraben habe, trugen viele welke Blätter, welche genau angaben, wie tief die Pflanzen in dem letzten Sommer überschüttet worden waren: 50 cm. Dabei hatten sich die Internodien erheblich gestreckt. Sogar nachdem ich mehr als 1½ m tief ausgegraben hatte, fand ich immer noch Rhizome. Die ursprüngliche Keimstätte liegt höchstwahrscheinlich mehr landeinwärts und die Kolonie ist dem Flugsande entgegengewachsen. Die schüsselförmigen Blätter fangen den Sand auf und speichern ihn zwischen den vielen dicht nebeneinanderstehenden, sehr kurzen Stengeln und den Blattstielen. Trotz der Überschüttung blüht die Pflanze alljährlich, aber reife Früchte habe ich niemals gefunden. Wie bereits von REINKE, WARMING und MASSART erwähnt wurde, erreicht diese Art hier einen ihrer nördlichsten Standorte. Sie tritt auch mehr landeinwärts in den grauen Dünen bei Noordwyk auf, blüht dort reichlich und hat immer kriechende, lange Stengel, niemals jedoch habe ich schlingende Stengel an ihr beobachten können. Nördlich von Noordwyk fand ich diese Art bei Zandvoort und bei Wyk aan Zee.

Auf dem offenen Sande treten *Cirsium arvense*, *Ononis repens*, *Linaria vulgaris* und *Saponaria officinalis* in den Vordergrund. Alle haben lange unterirdische Ausläufer und die drei zuerst genannten Arten haben außerdem noch Wurzelknospen, welche ein geselliges Auftreten bedingen. Da sie im Winter keine oberirdischen Sprosse haben, sind sie als Sandbinder weniger geeignet. Mit anderen zusammen sichern sie jedoch die Stabilität der Dünen, weil ihr Wurzel- und Rhizomgeflecht ein ausgiebiges ist. Hat der Boden sich gesetzt und wird infolgedessen die graue Düne mit ihrer Kruste von Moosen und Lichenen gebildet, so verschwindet *Cirsium arvense* und, wiewohl langsamer, auch *Linaria vulgaris*. Dagegen behauptet *Saponaria* sehr lange ihren Platz und findet

sich noch an den Rändern der Birkenbestände, während *Ononis repens arenaria* stets ein treuer Begleiter der grauen Dünen bleibt, in der *Salix*-Assoziation dagegen abnimmt. *Ononis* und *Saponaria* haben beide sehr tiefgehende Wurzeln, deren Länge mehrere Meter betragen kann. Der Bau der Wurzeln von *Ononis repens arenaria* ist dadurch merkwürdig, daß sie demjenigen der Lianen ähnelt. Die Wurzel dreht sich spiralig, spaltet sich nachher und dabei macht das Wachstum seinen Einfluß geltend. Bisweilen sind die Wurzeln flach, wie Bretter, oder rund, jedoch stets durch abnormalen Holzbau zerrissen und gespalten. Aus dem oberen Wurzelteil und zum Teil aus dem Hypocotyl treibt diese Pflanze lange unterirdische Ausläufer, welche wieder sehr tiefgehende Wurzeln absenden, dort wo der Sproß zutage tritt. Durch die Verkürzung dieser Wurzeln wird die Spaltung und Drehung der alten Wurzel deutlicher.

Die graue Düne weist einige wichtige Arten dieser Gruppe auf. Es sind: *Asparagus officinalis*, *A. prostratus*, *Epipactis latifolia*, *Polygonatum officinale*, *Convolvulus arvensis* und *Botrychium Lunaria*. In den alten Dünen findet man *Pteris aquilina* und *Carex hirta*.

Asparagus officinalis findet sich als beerentragende Pflanze auch in den *Hippophae*-Beständen, wo sie durch die Sträucher gestützt, eine Höhe von 2 m und mehr erreicht. In der grauen Düne ist sie niedriger, steht aufrecht und bewährt sich als echter Xerophyt, weil sie an den exponierten Stellen, wenn die Flechten- und Moosdecke vor Trockenheit auseinandergerissen ist, und ringsum die echten grauen Dünenbewohner absterben, frisch bleibt, sogar neue Sprosse entsendet und zum zweiten Male blüht. Dieses beruht zum Teil darauf, daß die Wurzeln in großer Zahl vorhanden sind, als Wasserspeicherer fungieren und sehr tief liegen. Nach der Fruchtreife blühen auch die alten Sprosse noch einmal, aber fast nie entwickeln sich zum zweitenmal Früchte. Der kriechende, flach niederliegende *A. prostratus* kommt zusammen mit dem ersteren vor, ist jedoch ausschließlich in den grauen Mitteldünen der jungen Dünenlandschaft zu finden. Er hat einen ganz anderen Habitus und entwickelt sich stets etwas später als die andere Art. Vielleicht ist er nur eine Standortsform, was durch Aussaat und Verpflanzung zu kontrollieren wäre.

Epipactis latifolia ist auf den grauen jungen Dünen sehr gemein und hat hier einen gedrungenen Habitus mit lederartigen, aufgerichteten Blättern. MASSART gibt in verschiedenen mikroskopischen Bildern der Blattquerschnitte deutlich die Plastizität dieser Pflanze wieder. Die Wurzeln liegen, wie bekannt, ziemlich tief, auch hat die Pflanze ein kurzes, meist aufrechtstehendes Rhizom, an dessen Grund sich eine große Anzahl von faserigen Wurzeln befinden. Tritt Überschüttung ein, so wird ein neuer Komplex von Wurzeln in höherer Lage gebildet und jede Erhöhung des Niveaus hat eine entsprechend höhere Anlage von Adventivwurzeln zur Folge. Die älteren Teile bleiben sehr lange am Leben und so habe ich in meinem Herbar ein Exemplar mit 4—5 Stock-

werken von Wurzeln. Dasselbe tritt auch auf bei *Asparagus*, dessen Wurzelsystem in ähnlicher Weise gebaut ist. *Epipactis* findet sich auch in den Birken- und Eichenbeständen, wo die Blätter flach ausgebreitet, groß, dünn und zart sind, während die Internodien sich durch ihre Länge auszeichnen, was diesen Schattenexemplaren ein viel weniger gedrungenes Aussehen gibt. Zu bemerken ist noch, daß viele der mir bekannten Standorte in den grauen Dünen in dem heißen Sommer von 1911 keine Pflanzen aufwiesen. Die unterirdischen Teile waren zwar anwesend und meines Erachtens gesund, der Wasservorrat war aber für das Wachstum zu gering. Die jungen unterirdischen Sprosse waren bis zu verschiedener Höhe gewachsen und Exemplare, welche in der Nähe eines Birkenbusches standen, waren wohl entwickelt. Auf den grauen Dünen findet sich sowohl auf den Gipfeln, als an den Nordwestabhängen und in den *Salix*-Assoziationen *Botrychium Lunaria*. Dieser Farn ist in den jungen Mitteldünen bis dicht an das Meer verbreitet und bevorzugt die Nordwestabhänge, auf denen keine *Salix repens* anwesend ist. Hier und da findet er sich auf dem rohen Sande, wo die Vegetation teilweise vernichtet und der Sand abgeweht worden ist. Dieses muß ein sekundäres Vorkommen sein, welches aber wohl verständlich ist, da ja *Botrychium Lunaria* ein bis etwa 0,5 m tiefliegendes Wurzelsystem hat. Aus den Untersuchungen von BRUCHMANN (1905) ist bekannt, wie diese Pflanze jahrelang als vollkommener Saprophyt ein unterirdisches Leben führen kann, um erst nach dieser Zeit ihr erstes Blatt zu entfalten. Eine solche Entwicklung verlangt an erster Stelle Ruhe des Bodens und einen gewissen Gehalt an Humus und deshalb muß ein solches Vorkommen im allgemeinen wohl älter sein als der jetzige Zustand des Standortes.

Convolvulus arvensis wächst oft auf den alten Dünen zwischen den Gräsern und in den Kulturfeldern. Er hat ein stark entwickeltes Wurzelsystem und bildet aus diesem Wurzelknospen. So oft ich aus den Dünen Exemplare, welche, wie immer, einen liegenden Habitus aufwiesen, in meinem Garten auf gut gedüngtem Boden und in der Nähe des Grundwassers kultivierte, entwickelten sie schlingende Sprosse. Auch an Ort und Stelle in den Dünen zeigten gedüngte und mit Wasser versorgte Exemplare dasselbe.

Polygonatum officinale ist für die Binnendünen und die Mitteldünen der neuen Dünenlandschaft typisch. Es wächst auf den hohen, trockenen Gipfeln und Abhängen der grauen Dünen ebenso gut, wie an den Rändern der Eichengehölze, in den lockeren Birkenbeständen und im Schatten der mit *Populus* bepflanzten Wälle. Auch in den alten Dünen kommt diese Art dann und wann vor. So fand ich sie als Unterwuchs eines dichten Pteridietums in Noordwykerhout. Die Exemplare des Schattens sind größer, ihre Internodien lang, die Stengel geneigt, die Blätter flach ausgebreitet und die Blattmosaik ist stark entwickelt. Ferner sind die Stengel in jedem Internodium tordiert und rücken die zweizeiligen Blätter in ihren Reihen nach hinten hinauf, und zwar unter verschiedenem Winkel, je nach dem Lichtgenuß des Stand-

ortes. Die exponierten Exemplare haben viel kürzere Blätter, welche bei dem breitblättrigen Typus fast rund sind und kurze Internodien sowie aufrechtstehende Stengel. Die Blattstellung ist eine rein zweizeilige, die Blätter sind aufgerichtet und liegen dem Stengel an, wodurch sie einander teilweise decken und die chlorophyllärmeren Unterseiten dem Lichte zuwenden. Bei den schmalblättrigen Exemplaren decken sie einander aber sehr unvollständig oder auch gar nicht. Hier sind die Stengel viel dünner und die Blätter der Länge nach gefaltet, wodurch von jedem Blatt nur die halbe Unterseite beleuchtet, die andere Hälfte aber beschattet wird. Wo durch irgendeinen Zufall diese Faltung nicht zustande gekommen war, trat eine spiralige Einrollung auf, wo aber das Chlorophyll der Oberseite stellenweise der Sonne ausgesetzt war, war es meistens vernichtet und zeigten die Blätter gelbe Flecken.

Der am meisten auffallende Unterschied zwischen den Sonnen- und Schattenpflanzen des *Polygonatum officinale* ist wohl, daß auf den ersteren die Unterseite der Blätter, bei den letzteren aber die Oberseite dem Lichte zugewandt ist. Im lockeren Gehölz und in den Rändern der Gebüsche ist diese Art besser zu Hause. Sie ist nicht so lichtbedürftig wie die Waldrandpflanzen, welche im Frühling mit ihr zusammen auftreten und wächst namentlich, wenn die Bäume schon dicht belaubt sind, weiter. Sie stirbt erst im Oktober ab, nachdem ihre Samen gereift sind. Ihre dicken Rhizome liegen in einer Tiefe von 4—8 cm. Sie behaupten meistens das Niveau, daß sie einmal eingenommen haben, auch wenn sie überschüttet werden oder der aufliegende Sand fortgeblasen wird. Die jüngsten Teile neigen sich oder wachsen empor, bis die frühere Lage wieder erreicht ist (RAUNKIAER 1904). Ich fand mehrmals Rhizome, welche mehr als 10, sogar 15 Jahre alt waren. Die ältesten Stücke besitzen auch noch ihre Wurzeln und wenn man sie abschneidet und auspflanzt, treiben ihre schlafenden Seitenknospen noch aus. Die ältesten Jahrestriebe des Rhizoms sind sehr kurz, diejenigen der erwachsenen Pflanze dagegen 6—7 cm lang und 1 cm im Querschnitt.

Der Same hat ein sehr hartes Endosperm, dessen Reste öfter sogar noch an drei Jahre alten Pflanzen zu finden sind. Während einiger Jahre kommt nur ein kleines Blättchen zur Entfaltung und erst später erscheint ein Stengel mit mehreren Blättern, bis zuletzt das Blühen anfängt. Bei den jungen und schwachen Exemplaren stehen die Blumen einzeln in den Blattachsen, bei den kräftigen Individuen wächst ihre Zahl bis zu 4 und 5. Meistens findet sich in der Mitte des Stengels ein Maximum, das sich bei kräftigen Pflanzen über einige Blattachsen ausdehnt, aber bei den schwächeren nur in einer einzigen gipfelt. Die Wurzeln wachsen sehr tief hinab und zeigen im proximalen Teil keine Verästelung, da diese erst in einer Entfernung von 5—10 cm von dem Rhizom anfängt. Die dicken Wurzeln werden hier in viele sich stark verzweigende, dünne Würzelchen aufgelöst. Die Verbreitung der Samen geschieht durch Vögel, welche, wenn auch

ungern, die Früchte essen, z. B. *Columba palumbus* L. und *C. oenas* L. Erstere Art baut, wo hohle Bäume fehlen, ihre Nester in den Kaninchenbauten, bei der letzteren Art fand ich die Samen in den Kröpfen. Der Umstand, daß die reifen Früchte sehr lange bis in den Winter hinein an den Stengeln bleiben, führt wohl zu der Vermutung, daß nur wenige Vögel sie essen. Auch keimen die meisten Samen in der unmittelbaren Nähe der Mutterpflanze. Alle diese Eigenschaften kennzeichnen unsere Pflanze als einen plastischen Xerophyten. Daß sie in dem heißen Sommer von 1911 sich gut gehalten hat, ausgenommen an den am meisten exponierten Stellen, verdankt sie wohl der tiefen Lage und dem Wasservorrat des Rhizoms, dem reichverzweigten Wurzelsystem, dem Bastfaserring, welcher den Stengel umgibt, und der Beweglichkeit ihrer Blätter.

In der alten Dünenlandschaft tritt *Pteris aquilina* in verschiedenen Assoziationen auf. Im Schlagholz der bewaldeten alten Dünen erreicht sie eine Höhe von 2—3¹/₂ m und füllt die Zwischenräume zwischen den Bäumen ganz aus, indem sie sich an den lichtreichen Stellen zusammendrängt. In den trockenen Niederungen kann sie ganze Täler als herrschende Pflanze bedecken und werden Pteridieta gebildet, in denen fast nur *Carex hirta*, eine Art, welche den Adlerfarn überall begleitet, vorkommt. An dem Fundorte bei Noordwykerhout fand ich auch *Polygonatum officinale*, welches früher austreibt als der Farn und seine Blütezeit zu Ende führt, ehe das Pteridietum seine Wedel entrollt hat. *Carex hirta* und *Pteridium aquilinum* bevorzugen einen kalkarmen, eventuell reichlich mit Humus gemischten Boden, dessen Porosität eine kleinere, dessen Wasserkapazität aber eine größere ist als diejenigen des frischen Dünensandes. Sie sind somit Charakterpflanzen der alten Dünen und *Pteris* wandert mit diesen letzteren in die vorgeschobenen Teile der alten Dünenlandschaft bei Zantvoort, Paardekerkhof und Wyk aan Zee hinein. In den neuen kalkreichen Dünen fand ich *Pteris* nie und *Carex hirta* sehr selten. Beide gehören der Heideformation an, welche letztere die alte Dünenlandschaft charakterisiert. Am stärksten äußert dieser Unterschied sich da, wo die frischen, rezenten kalkhaltenden Dünen die älteren, kalkarmen beim Vorrücken bedecken. Sehr wichtig ist die schon erwähnte Strecke bei Paardekerkhof, wo die Gebiete des kalkliebenden Sanddorns *Hippophae rhamnoides* und des Adlerfarns ineinander übergreifen. Eine weiße, lebendige Düne, mit 3 m hohem *Hippophae* besetzt, überschüttet hier das Pteridietum. Dieses breitet sich fortwährend aus und sendet ringsherum einsame Pioniere in die umgebende graue Düne hinaus. Seine Verbreitung beruht hauptsächlich, vielleicht ausschließlich, auf der vegetativen Vermehrung der sehr tiefliegenden Rhizome, denn unter den umgerollten Blatträndern fand ich niemals Sporangien.

Verschiedene Autoren, wie WOODHEAD (1906), SCHOUTEDEN-WÉRY (1909) und BOODLE (1904), haben uns durch ihre anatomischen Untersuchungen die große Plastizität dieser Art

kennen gelehrt. Meine Studien führten mich zu übereinstimmenden Resultaten. Wie BOODLE, beobachtete ich an einem einzigen Wedel fast alle Abweichungen vom Typus, welche Beleuchtung, Trockenheit und Wind einerseits und Schatten, Feuchtigkeit und Windschatten andererseits in dem anatomischen Bau hervorzurufen pflegen.

Carex hirta, die Begleitpflanze des Pteridietums, hat an exponierten Stellen einen ausgesprochenen Rosettenhabitus und entbehrt fast aller Behaarung. So fand ich sie auf den trockenen Wiesen der alten Dünen bei Leiduin, Vogelsang und Loosduinen. Im Windschatten des Pteridietums, wo nur wenig Licht durch die einander überdeckenden Wedel hinabdringen kann und wo die unteren Teile der Pteridiumwedel demzufolge ganz weiß oder hellgelb geworden waren, wächst sie aber von 0,30 bis 0,50 cm hoch auf und trägt eine gut entwickelte Behaarung.

Für die fixierten Dünen und die trockenen *Salix*-Assoziationen, aber mehr für die neue als für die alte Landschaft, ist *Calamagrostis Epigeios* eine Charakterpflanze. Sie breitet sich bis dicht ans Meer aus und ist für die obengenannten Standorte ein Stellvertreter des Helms. Sie wächst viel dichter und geselliger als dieser, bedeckt den Boden mit einem dichten Rasen und ist meines Erachtens eine weit bessere Sandbinderin, auch in bezug auf ihre unterirdische Tätigkeit. Ihre Rhizome bilden mit denen von *Carex arenaria* und *Agropyrum acutum* ein fast undurchdringliches Geflecht, welches sogar die vertikale Verbreitung des Sickerwassers beeinflußt. Wo der Wind Abhänge angreift, zeigt sich die günstige Wirkung der schützenden Rhizomen deutlich. Sobald der Dünen sand nicht mehr roh und locker ist, und sich eine Kruste von Sand und Humus mit Flechtenbedeckung gebildet hat, findet die Pflanze nicht mehr die für sie geeigneten Existenzbedingungen und führt ein latentes Dasein, verschwindet sogar in den grauen Dünen, wie der Helm und *Festuca rubra arenaria*. Wird irgendwo in den Dünen die normale Vegetation vom Menschen, von Tieren oder vom Wind zerstört, so sind in dem lockeren Sande bald darauf *Calamagrostis Epigeios* und *Festuca rubra arenaria* anzutreffen. Dagegen fehlt *Calamagrostis* in den Corynephoretien und Koehlerieten, d. h. in den typischen grauen Dünen, tritt aber auf den verlassenen Kulturfeldern in überwältigender Anzahl auf, bedeckt mit *Agrostis alba* zusammen den Boden der Birkenbestände und herrscht in jenen Saliceten, wo früher der Wasserstand ein höherer war, vor. Mit der Änderung der Bedingungen wurde sie hier zur tongebenden Pflanze. Das *Calamagrostetum* bildet im Sommer ein wogendes Meer von braunen Blütenähren, das für alle fliegenden Samen einen ausgezeichneten Fangapparat bildet. Die Compositen haben deshalb an dieser Assoziation stets einen beträchtlichen Anteil. So fand ich z. B. in einem *Calamagrostetum*, welches sich auf alten Kulturfeldern gebildet hatte, im achten Jahre, nachdem die Kultur aufgehört hatte: *Agrostis alba*, *Crepis virens*, *Cynoglossum officinale*, *Daucus Carota*, *Erigeron canadensis*, *Erodium cicutarium*, *Geranium*

molle, *Hieracium umbellatum*, *Picris hieracoides*, *Salix repens*, *Sedum acre*, *Senecio Jacobaea*, *S. vulgaris*, *Sonchus arvensis*, *Taraxacum officinale* und *Viola tricolor*. Unter diesen 16 Arten gibt es acht Compositen, deren Samen einen Pappus tragen, also 50 %. Ferner ist auch der Same von *Salix repens* mit einem Flugapparat versehen und werden auch die Früchtchen von *Daucus*, *Cynoglossum*, *Erodium* und *Geranium* infolge ihrer besonderen Vorrichtungen leicht verbreitet. Selbst die Reste der früheren Kulturunkräuter zeigten sich dort in den Arten *Capsella Bursa pastoris*, *Solanum nigrum* und *Setaria viridis*, welche die Stellen bevorzugten, wo die Kaninchen ihre Exkremeate angehäuft hatten. Der Sand war an den offenen Stellen mit einer zähen Kruste von *Ceratodon purpureus* bedeckt. Wenn aber dabei auch die Flechten sich ausbreiten, geht *Calamagrostis* mehr und mehr zurück, bis zuletzt die graue Düne gebildet ist und nur hier und da ein winziges Büschelchen der Pflanze, welche zuerst den Sand festgelegt hat, überbleibt.

Calamagrostis Epigeios meidet übrigens die nassen Stellen und findet dort als Stellvertreterin, wenigstens für die alten Dünen, *Calamagrostis lancifolia*, welche für die feuchten Ebenen eine Charakterpflanze ist. Sie wächst dort zusammen mit *Molinia coerulea*, *Juncus effusus*, *Salix caprea* und *Myrica Gale*, eine Assoziation, welche uns lebhaft an die Flora der diluvialen Heide erinnert. Schon der Unterschied im Boden bedingt es, daß wir *Calamagrostis Epigeios* verhältnismäßig wenig in den alten Dünen antreffen. Werden durch den Wind große Mulden ausgeweht, wodurch frischer Sand zutage tritt, so erscheint sie aber auch hier.

MASSART (1908) gibt an, daß sie auf den kalkarmen Dünen (sables à *Cardium*) fehlt, während er von *Calamagrostis lancifolia* schreibt, daß sie in nahrungsarmen Sümpfen auftritt. Bei COWLES (1899) fand ich die Angabe, daß *C. lancifolia* die Dünensande bei Lake Michigan besser befestigt als der Helm. Dort scheint sie also die trockenen Sande zu bewohnen, und es scheint, daß bei dieser Verbreitung die physikalischen Eigenschaften des Bodens die Hauptrolle spielen.

In den feuchten Birkenbeständen treten aus dieser Gruppe die folgenden Arten auf: *Lysimachia vulgaris*, *Mentha arvensis*, *Humulus Lupulus*, *Bryonia dioica*, *Scrophularia nodosa*, *Eupatorium cannabinum*, *Thalictrum flavum* und einige andere, welche alle eine starke vegetative Vermehrung haben, mittels sich reich verzweigender Rhizome, ausgenommen *Bryonia dioica*, welche eine große Knolle bildet und viel in den *Hippophae*-Beständen vorkommt.

Von *Mentha arvensis* habe ich einmal beobachtet, wie sie das ihr zusagende Niveau wieder erreichte. Eine Gruppe war beim Austiefen eines Grabens hoch ans Ufer geworfen worden. Die Pflanzen wuchsen in Zwergform auf und trieben keine unterirdischen, wohl aber zahlreiche oberirdische Ausläufer. Wiewohl diese an allen vier Seiten der Stengel entstanden, schlugen alle nach kurzer Zeit die Richtung nach dem Wasser ein. Die Aus-

läufer waren dunkelrot gefärbt und dicht behaart, hatten sehr lange Internodien, aber entwickelten nur winzig kleine Blätter und keine Adventivwurzeln. Erst als die Triebe den feuchten Rand des Grabens erreichten, stellten sie ihr Längenwachstum ein und bildeten an ihrer Spitze Adventivwurzeln, welche die Knospen in den Boden hinabzogen. Als ich im nächsten Frühling die Pflanzen wiedersah, waren die meisten der alten Ausläufer abgestorben und hatten die „Winterknospen“ viele neue weiße unterirdische Ausläufer getrieben. Die Pflanze befand sich wieder in einer ihr entsprechenden Umgebung. Die Länge der oberirdischen Triebe betrug 0,70—1,00 m. Auf den Kartoffelfeldern bei Haarlem und Noordwyk ist *Mentha* durch ihr besonders reich verzweigtes Rhizomsystem ein fast unausrottbares Unkraut, wie *Cirsium arvense*. Die Pflanzen waren beim Bearbeiten des Bodens etwa 50—60 cm tief untergegraben worden. Von diesem Niveau aus hatten sie, vornehmlich aus der Rückenseite der Rhizome, weiße Ausläufer getrieben, welche an die Oberfläche gelangten und zwergige Pflanzen bildeten. In einer Tiefe von 2—9 cm hatten diese neuen Pflänzchen aber selber ein Netz von Ausläufern gebildet, welche an ihren Internodien einen Filz von Adventivwurzeln trugen, während solche dem emporstrebenden dünnen Rhizomen ganz abgingen. An diesen hatte sich auch auf der 50—60 cm langen Strecke keine einzige Knospe entwickelt. Als ich die Pflanzen ein Jahr später beobachtete, waren diese aus der Tiefe emporwachsenden Rhizomteile abgestorben. Sie waren nur ein Hilfsmittel gewesen, um das der Pflanze zusagende Niveau zu erreichen. Die späteren Ausläufer aber entwickelten nachher eine vieljährige Tätigkeit.

Humulus Lupulus kann in den Birken-, Weiden- und *Hippophae*-Beständen vernichtend auftreten. Sie überdeckt die Bäume und Sträucher während des ganzen Sommers mit ihrem Laub und oft sterben die Äste der stützenden Pflanzen demzufolge ab. Bei Zandvoort habe ich gesehen, wie von 1904—1911 ein großes Hippophaetum verschwand, weil sich dort der Hopfen angesiedelt hatte. *Bryonia dioica* ist Begleitpflanze der *Hippophaeta*- und Birkenbestände, besonders der ersteren, wie so viele andere beerentragende Gewächse (*Sambucus*, *Ligustrum*, *Solanum Dulcamara* usw.), *Eupatorium cannabinum* kann die Dünenkessel ganz ausfüllen und zur herrschenden Pflanze werden; auch tritt sie hier und da in den Salicetis auf, ist aber am meisten in den feuchten Tälern und an den Rändern der Tümpel zu Hause.

Als letzten Vertreter dieser Gruppe nenne ich *Saponaria officinalis* (Taf. III, Fig. a), welche an den Rändern der Kulturfelder häufig vorkommt und wohl als eine die Kulturen begleitende Pflanze betrachtet werden muß, was ja auch durch ihre Verbreitung bestätigt wird. Ich fand sie nie in den alten Dünen, stets in den neuen und dort nur in den mittleren und östlichen Teilen. Sie ist jedenfalls eingebürgert, verhält sich aber jetzt als ein wesentlicher Bestandteil der Dünenflora. Sie hat sehr viele Eigenschaften, welche sie zum Aufenthalt in der Dünenlandschaft befähigen. Ihre

Rhizome liegen bis 0,40 cm tief und nach einer Überschüttung steigen die jüngeren Teile auf, während die älteren nicht absterben, sondern beim Nachgraben bis auf 1½ m unter der Oberfläche noch lebendig gefunden werden, wiewohl ohne Sprosse, aber dennoch viele dicke, spröde lange und stark verästelte Wurzeln in die Tiefe entsendend. Aus den stark verzweigten Rhizomen der *Saponaria* steigen viele Stengel auf, die an ihren unterirdischen Teilen, wie die Wurzeln und Rhizome, dunkel braunrot gefärbt sind. Die Zweige wachsen nicht unmittelbar empor, sondern wachsen im Spätherbste und während des Winters nur unterirdisch, indem sie ihre Endknospen dicht unter die Oberfläche bringen. Nach ausgiebigem Regen kann eine solche Kolonie plötzlich den Boden mit ihren anfangs purpurroten Blättchen bedecken. An den Rhizomen und den unteren Teilen der aufwachsenden Sprosse stehen zahllose, kreuzweis gestellte Knospen. An allen Internodien trägt diese Art Adventivwurzeln und jedes Internodium mit zugehöriger Knospe kann eine neue Pflanze bilden. Diese Eigenschaft macht sie zu einem schwierig auszurottenden Unkraut auf den Kulturfeldern.

Es ist selbstverständlich, daß eine solche ausgiebige vegetative Vermehrung ein geselliges Auftreten und eine dichte Bodenbedeckung bedingt, die einzelnen Sprosse gegen den Wind und gegen Beleuchtung schützt und dadurch ihre Transpiration erheblich verringert. Dazu trägt auch die dekussate Blattstellung bei. Exponierte Exemplare haben einen kurzen, gedrungenen Habitus und schmale Blätter, dunkelrote Stengel und blasse Blüten. Im Schatten dagegen sind die Internodien länger, die Blätter breit, die Stengel grün und die Blüten dunkelrosa gefärbt. Wenn eine Kolonie dieser Pflanzen überschüttet wird, so ist die dadurch gebildete Düne symmetrisch und immer sehr niedrig. Eine einzige Pflanze von *Saponaria* kann durch ihre vegetative Vermehrung eine ganze Düne festhalten. Nach Überschüttung bildet sie, wie die Kriechweide, runde Kuppen, was mit der ausgiebigen horizontalen Verbreitung der Rhizome und dem gedrungenen vertikalen Wachstum der Stengel in Verbindung steht. Das gesellige Vorkommen dicht nebeneinander aufrecht stehender Sprosse übt immer einen solchen Einfluß auf den Flugsand aus. Ich kann die diesbezüglichen Beobachtungen von HAGEN (1863), GERHARDT (1902), WARMING (1909), REINKE (1903) und MASSART (1909) nur bestätigen. Es liegt hier ein ausgedehntes Hindernis vor, dessen Komponenten fast alle gleich hoch und biegsam sind, und dicht nebeneinander stehen. Die Kraft des Windes wird am Rande wenig, in der Mitte aber stark gebrochen. Der größte Teil des mitgeführten Sandes wird deshalb in der Mitte angehäuft, weniger an der Luv- und Leeseite. So entsteht bei kleinen Hindernissen dieser Art eine Kuppe, bei langgestreckten aber ein Sandrücken.

Saponaria wächst nur in den fixierten Dünen und meist in den Dünenkesseln, zusammen mit Sanddorn oder an den Rändern von Birkenbeständen, und vielfach auf den Dämmen, welche die Kulturfelder voneinander trennen. Werden nämlich in einem Dünenkessel Kulturfelder angelegt, so bleiben Dämme dazwischen

als Windschutz, und auf diesen behauptet sich die ursprüngliche Flora. Hier wachsen *Rubus caesius*, *Hippophae rhamnoides*, *Salix repens*, *Rosa pimpinellifolia*, *Saponaria officinalis*, *Carex arenaria* usw. Die vier letzteren tragen sehr viel dazu bei, daß die Dämme allmählich durch Sandfang höher und breiter werden. Die Felder werden nämlich nach der Kultur fast nie gepflegt; und der oberflächliche Sand verweht und wird den Dämmen und Rändern zugeführt, wo er von der Vegetation gefangen wird. In der Mitte wird das Feld dadurch am tiefsten, nach den Rändern hin höher, und die Dämme nehmen an Höhe zu. Dieses Überschütten mit frischem Sande ist so stark, daß auf den Dämmen *Ammophila* und *Calamagrostis*, welche nur im Flugsand leben, auftreten können. Werden die Felder verlassen, so wandert die Flora der Dämme in sie hinein. *Saponaria*, *Calamagrostis* und *Carex* schicken ihre Ausläufer noch im selben Herbste in das Feld hinab und treiben dort ihre Sprosse, die den Flugsand fangen, während die Rhizome sich weiter ausbreiten. Es entstehen niedrige Dünen, welche erst die langgestreckte Form der Dämme behalten, dann aber halbmondförmig vorwärts rücken und so in einer dem Winde entgegengesetzten Richtung das Feld erobern. In der Mitte auf dem Damm bewährt sich *Salix repens*, und in einem Bogen herum *Rosa pimpinellifolia*. Hierauf folgt *Saponaria officinalis*, deren Stand nach außen hin ein lockerer wird. Von dem Halbmond aus strahlen lange Reihen grüner Rosetten von *Calamagrostis Epigeios* und *Carex arenaria*. Die langen Ausläufer der Brombeeren verästeln sich und erzeugen an ihren Spitzen neue Pflanzen.

Schon während der Benutzung der Felder für die Kultur siedelt sich *Cirsium arvense* an. Durch Ausläufer und Wurzelknospen kann diese ausdauernde Art zu einem fast nicht auszurottenden Unkraut werden. Sie kann wegen ihrer Wurzelknospenbildung das Vertiefen des Niveaus sehr gut ertragen, und breitet dadurch ihr Gebiet stark aus. Auf den verlassenen Äckern ist sie die herrschende Pflanze und hat hier die ältesten Rechte. Die von den Seiten her einrückenden *Calamagrostis* und *Carex arenaria* begegnen und umschließen die Kolonien von *Cirsium*; nur wenige Gräserosetten treten zwischen ihnen auf. Wo *Cirsium* sich einmal festgesetzt hat, kann seiner Höhe und seines dichten Standes wegen nicht viel anderes wachsen. Nahrung und Wasser waren schon nicht reichlich vorhanden, werden nun noch geteilt mit den vorrückenden *Calamagrostis* und *Carex*, welche mit ihrem Geflecht von Wurzeln und Rhizomen nicht viel Raum übrig lassen. Dadurch werden die jungen Sprosse am Rande dürftig, ihre Zahl geringer und nur noch wenige Exemplare können blühen und die Gräser gewinnen den Boden. Die vorletzte Phase des Streites ist, daß in der Mitte des Feldes sich noch einige kleine Inseln von nicht blühenden, dürftigen Sprossen von *Cirsium* behaupten. Darauf folgt das Verschwinden des *Cirsiums* und hat das *Calamagrostetum* sich ausgebildet.

Von den hohen Rücken der Dämme herab kriechen die langen Ausläufer der Brombeeren in das *Calamagrostetum* hinein. Von

den dort gelangenden Pflanzen strahlen nach allen Seiten Ausläufer aus und verästeln sich wiederholt, während ihre Spitzen sich in die Erde biegen und bewurzeln. Die Zahl der Ranken wechselt zwischen 0 und 12. Ich sah in einem solchen *Calamagrostetum*, wo die Brombeeren sich stark vermehrt hatten, viele Pflanzen, welche acht und einige, welche je 12 Ranken hatten. Bei diesen letzteren habe ich die Sprößlinge gezählt und fand 74, 80, 56, 63 und 47; zusammen an den 5 Exemplaren somit 320 junge Pflanzen. Die Ausläufer waren 2—3 m lang und eine Pflanze bedeckte im Durchschnitt eine Oberfläche von 4—6 m.

An der Leeseite der Dämme breiten sich *Salix*, *Saponaria* und *Rubus* aus, während auch *Calamagrostis* dorthin zieht und einmal ins Feld gelangt, sich ebenso schnell ausbreitet wie an der Luvseite. Weil das *Calamagrostetum* im Winter nicht grün ist und erst Ende März oder Anfang April seine Blätter entfaltet, findet die wintergrüne annuelle Flora hier viele Vertreter.

Literatur.

- Badon Ghyben, Nota in verband met de voorgenomen putboring naby Amsterdam. (Tydschr. v. h. Kon. Inst. van Ingen. 1888—1889. s'Gravenhage 1889.)
- Beyerinck, M. W., Over normale wortelknoppen. (Nederl. Kruidk. Arch. Ser. 2. Vol. IV. 1886.)
- Boodle, L. A., Structure of the Leaves of Bracken in Relation to Environment. (Journ. Linn. Soc. Vol. XXXV. 1904.)
- Briem, H., Ströhmer, F. und Stift, A., Über mehrjährige Zuckerrüben und deren Nachzucht. (Österr. Ungar. Zeitschr. f. Zuckerind. 1900. H. 4.)
- Bruyn, H. E. de, Schotel, J., Kaptein, H. P., Rapport in zake de watervoorziening van Amsterdam.
- Bruyne, C. de, Contributions à l'étude phytogéographique de la zone maritime belge. (Bull. de la Soc. roy. belge de Géograph.)
- Cowles, H. C., The oecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. (Botan. Gazette. Vol. XXVII. 1899.)
- Gerhardt, P., Handbuch des deutschen Dünenbaues. Berlin 1900.
- Giltay, E., Anatomische Eigentümlichkeiten in Beziehung zu klimatischen Umständen. (Nederl. Kruidk. Arch. Ser. 2. Vol. IV. 1886.)
- Hagen, G., Handbuch der Wasserbaukunst. T. III. Bd. 2. 1863.
- Herzberg, H., Die Wasserversorgung einiger Nordseebäder. (Journ. f. Gasbeleucht. u. Wasserversorg. Jahrg. 44. 1901.)
- Howard, L., Untersuchung über die Winterruhe-Periode der Pflanzen. Halle a. S. 1906.
- Jeswiet, J., Entwicklungsgeschichte der Flora der holländischen Dünen. Zürich 1913 u. Beih. zum Botan. Centralbl. 1913.
- Klebs, G., Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena (Fischer) 1903.
- Kops, J., Tegenwoordige staat der duinen in het voormalig gewest Holland. (Eerste deel van het Rapport der Commissie van Superintendentie over het onderzoek der duinen van het voormalig Hollandsch gewest.) Leiden 1798.

- Kraus, G., Boden und Klima auf kleinstem Raum. Jena 1911.
- Livingston, B. E., Relation of desert plants to soil moisture and to evaporation. Washington (Carnegie Instit.) 1906.
- Massart, J., Essai de géographie botanique des districts littoraux et alluviaux de la Belgique. (Rec. de l'Institut. Botan. Leo Errera. T. VII. Bruxelles 1908.)
- Müller, J., Monographie de la famille des Résédacées. Zürich 1857.
- Pennink, J. M. R., De Prise d'eau der Amsterdamsche Waterleiding. (Tydschr. v. h. Kon. Inst. v. Ingen. 1903—1904.)
- Penzig, O., Pflanzenteratologie.
- Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie.
- Reinke, J., Botanisch-geologische Streifzüge an den Küsten des Herzogtums Schleswig. (Wissenschaftl. Meeresunters. N. F. Bd. VIII. Erg.-H. Kiel 1903.)
- Retgers, J. W., De samenstelling van het duinzand van Nederland. (Verh. Kon. Akad. v. Wetenschappen. Bd. XXIX. 1891.)
- Schouteden-Wéry, J., Dans le Brabant. Bruxelles 1909.
- de Vries, Hugo, Die Mutationstheorie. Leipzig 1901.
- Vuyck, L., De Plantengroei der duinen. Leiden 1898.
- Warming, E., Dansk Plantevaekst. I. Strandvegetation. Kjöbenhavn 1906.
- Dansk Plantevaekst. II. Klitterne. Kjöbenhavn 1909.
- Ecology of Plants. Oxford 1909.
- Wettstein, R. von, Die Innovationsverhältnisse von *Phaseolus coccineus* L. (*Ph. multiflorus* Willd.). (Österr. bot. Zeitschr. 1897—1898.)
- Woodhead, Th. W., Ecology of Woodlandplants in the Neighbourhood of Huddersfield.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [BH_31_2](#)

Autor(en)/Author(s): Jeswiet Jakob

Artikel/Article: [Eine Einteilung der Pflanzen der niederländischen Küstendünen in ökologische Gruppen. 322-372](#)