

## Bijlage D.

**VEGETATIONSSKIZZE VON AMELAND**  
**von**

**J. BRAUN-BLANQUET und W. C. DE LEEUW.**  
(Mitteilung der Station Intern. de Géobotanique Méditerranéenne  
et Alpine in Montpellier No. 50).

*Einleitung.*

Die letzjährige Sommerexkursion der holländischen Botanischen Gesellschaft hatte die Durchforschung der landschaftlich schönen, botanisch noch wenig bekannten westfriesischen Insel Ameland zum Ziel.

Einer freundlichen Einladung des Vorstands der Gesellschaft folgeleistend, nahm auch der erstgenannte Verfasser daran teil und unterzog sich auch auf Wunsch des Exkursionsleiters gern der Aufgabe, die pflanzensoziologischen Resultate der Excursion zusammenzufassen. Daran war ihm insbesondere sein Freund W. C. de Leeuw behilflich. Für Auskünfte floristischer und allgemeiner Natur sind wir unsren Kollegen und Freunden Dr. Heimans, Dr. Henrard, P. Jansen, Ir. Kloos, Prof. Dr. J. Klika, Ir. van Soest und Prof. Dr. Weevers zu Dank verpflichtet.

Trotz des oft zweifelhaften Wetters verlief die Exkursion dank der guten Vorbereitung durch Ir. Kloos zu aller Zufriedenheit und wird den Teilnehmern in bester Erinnerung bleiben.

\* \* \*

Ueber die geologische Vergangenheit der Insel und ihre klimatische Stellung entnehmen wir einige Daten der Zusammenstellung des Zweiten von uns in „The Netherlands as an Environment for Plant Life“ (1935).

Noch in verhältnissmässig junger Zeit war Ameland mit dem friesischen Festland verbunden. Zu Beginn der Römerinvasion lag der Hochwasserspiegel etwa 2 m unter dem heutigen. Die Lage der heutigen Nordseeinseln war schon durch das Vorhandensein von mächtigen Dünenzüge angedeutet und hinter diesen, durchschnitten von dem Unterlauf der heutigen grossen Flüsse, dehnten sich weite Sphagnummoore. Durch fort dauernde Landsenkung kam das Land allmählich unter Wasser zu liegen. Die Trennung zwischen Ameland und dem Festlande hat sich warscheinlich schon im frühen Mittelalter vollzogen, indem das Wattenmeer

sich immer mehr in die beiden Senkungen östlich und westlich von Ameland drängte. Noch immer ist das Land unaufhörlich im Absinken begriffen. Die Landsenkung der Niederlande beträgt zwischen 10 und 30 Zentimeter in hundert Jahren.

Das ausgesprochen atlantische Klima Amelands kommt im Temperaturverlauf scharf zum Ausdruck. Das mittlere tägliche Minimum der Lufttemperatur im Januar (kältester Monat) beträgt rund  $0,5^{\circ}$ , das mittlere tägliche Maximum zwischen  $3,5$  und  $4^{\circ}$  C. Die entsprechenden Zahlen für Juli sind rund  $13^{\circ}$  und  $20^{\circ}$ . Die Schwankungen sind somit sehr gering.

Der mittlere Jahresniederschlag beträgt 650 bis 700 mm. Diese Menge verteilt sich mit geringen Abweichungen über das ganze Jahr. Die Luftfeuchtigkeit ist immer hoch.

Die Einwanderung der ameländischen Flora muss sich zur Hauptsache der Küste entlang abgespielt haben, da das Hinterland entweder durch ausgedehnte Moore oder aber durch das Meer abgetrennt war. Auffällig ist das Fehlen einheimischer Bäume und hoher Beerensträucher auf Ameland mit Ausnahme von Sanddorn und Liguster (sehr selten), obwohl die klimatischen Bedingungen den Baum- und Strauchwuchs gestatten würden. Es müssen einwanderungsgeschichtliche und orographische Gründe zur Erklärung dieses Fehlens herbeigezogen werden.

Flora und Vegetation Amelands zeigen eine starke Mischung nordischer und südwestatlantisch-submediterraner Typen, doch sind die verschiedenen Typen sehr ungleich auf die einzelnen Pflanzengesellschaften verteilt. Das *Ammophilion* und das *Tortuleto-Pheletum arenariae* des trockenen Dünensandes zählen mehrere submediterrane Arten wie *Phleum arenarium*, *Eryngium maritimum*, *Convolvus soldanella* usw.

Von den hygrophilen Assoziationen ist an dieser Stelle erwähnenswert die *Carex extensa-Juncus atricapillus*-Assoziation, mit den südlichen: *Scirpus maritimus*, *Carex extensa*, *Juncus anceps* var. *atricapillus*, *Juncus maritimus*.

Dagegen sind die Assoziationen des *Puccinellietum maritimae* und des *Armerieto-Festucetum arenariae* ausgesprochen nordatlantisch. Sie gehören zweifellos zu den ältesten Bestandteilen der holländischen Küstenflora und dürften schon zur Eiszeit das Mündungsgebiet des Rheins bewohnt haben. *Puccinellia maritima* selbst reicht in der var. *repens* (Hartm.) bis zum  $78^{\circ}$  n. Br. auf Ellesmereland<sup>1)</sup>.

Die atlantischen und subatlantischen Arten sind mit Hinsicht

<sup>1)</sup> Simmons, H. G. — The Vascular plants in the Flora of Ellesmereland. Report of the II. norweg. arctic Expedition in the Fram 1898—1902 No. 2. Kristiania 1906.

der Lage der Insel nicht zahlreich, doch zählen zu dieser Gruppe einige wichtige assoziationsbildende Vertreter wie *Aira praecox*, *Koeleria albescens*, *Festuca dumetorum*, *Carex trinervis*, *Genista anglica*, *Helosciadium inundatum*, *Erica tetralix*, *Erythraea littoralis*, *Lonicera periclymenum*, dann natürlich zahlreiche erst zum Teil beschriebene Klein-Endemismen.

\* \* \*

Zur Belebung der Darstellung der wichtigsten Pflanzengesellschaften haben wir die dynamische Anordnung gewählt. Wir unterscheiden danach folgende Sukzessionsserien, deren Verlauf sich verschieden gestaltet.

1. Dünenserien.
2. Schlickserie.
3. Brackwasser-Sandserie.
4. Süsswasserserie.

Anschliessend ist noch die nitrophile Vegetationsklasse der *Rudereto-Secalinetales* kurz behandelt.

### I. DÜNENSERIE.

Wie am Strand des Mittelmeers so nimmt auch an der holländischen Küste *Agropyrum (Triticum) junceum* an der ersten Sandbindung wichtigen Anteil; die flachen Embryonaldünen, die bei Hochwasser ständig überflutet werden, sind von einer artenarmen, offenen Pioniergesellschaft eingenommen, deren wichtigste Bestandteile ausser *Agropyrum (Triticum) junceum*, *Honkenya peploides*, *Salsola kali*, *Cakile maritima* sind. Diese öfters als „*Agopyretum*“ bezeichnete Assoziation hat mit dem *Agopyretum juncei* der mittelländischen Küsten, das sie hier vertritt, ökologisch weitgehende Uebereinstimmung, unterscheidet sich aber in der Artenzusammensetzung genügend, um eine eigene Assoziation darzustellen. Wir wollen dieselbe als *Agopyretum boreo-atlanticum* bezeichnen. Die zytologischen Untersuchungen von Simonet<sup>1)</sup> zeigen, dass das nordatlantische *Agropyrum junceum* von seinem mediterranen Namensvetter inbezug auf Chromosomenzahl abweicht. Die Chromosomenzahl der mediterranen Form (ssp. *mediterraneum* Simonet) ist hexaploid ( $2n=42$ ), jene der nordfranzösischen Küste aber tetraploid ( $2n=28$ ). Das *Agopyretum boreo-atlanticum* ist namentlich am flachen Nord- und Weststrand von Ameland verbreitet; zeigt aber stets eine artenarme Zusammensetzung; reine *Agropyrum junceum*-Herden herrschen auf weite Strecken.

Am Strand von Ballum sind die flachen, an Molluskenschalen rei-

<sup>1)</sup> Simonet, M. — Contributions à l'étude cytologique et génétique de quelques *Agropyrum*. Bull. Soc. bot. de France, 82, 1935.

chen Embryonaldünen besetzt von: *Agropyrum junceum* (sehr reichl.), *Honkenya peploides* (zieml. reichl.), *Salsola kali* (spärl.), *Cakile maritima* (sehr spärl.), *Elymus arenarius* (abbauend).

Grössere Sandanhäufungen tragen schon die Initialphase des regelmässig auf das *Agropyretum boreo-atlanticum* folgenden *Elymeto-Ammophiletum*.

#### *Elymeto-Ammophiletum.*

Der *Ammophila arundinacea-Medicago marina*-Assoziation der Mittelmeerküste entspricht das *Elymeto-Ammophiletum* an den Küsten des nordwestlichen Europa. Hier wie dort folgt es normalerweise landeinwärts und auf den höheren Dünen dem „Pionier-*Agropyretum*“. Aber auch überall dort, wo dauernde heftige Windwirkung die Sandfestigung stört, stellt sich das *Elymeto-Ammophiletum* ein, meist fragmentarisch, selten voll ausgebildet. Der Ameiland auf der Nordseite schützend umgürte Jungdünenkranz des *Elymeto-Ammophiletum* erreicht im Mittel eine Höhe von 10 m (selten über 20 m) über dem Meeresspiegel.

Die floristische Zusammensetzung einer etwa 100 m<sup>2</sup> grossen Fläche der Assoziation an der Küste bei Ballum ergab:

- 3.3 *Ammophila arenaria*
- 2.3 *Elymus arenarius*
- + .2 *Agropyrum littorale*
- + .2 *Agropyrum littorale* × *junceum*
- 2.2 *Festuca dumetorum*
- 1.1 *Eryngium maritimum*
- + *Sonchus arvensis* v. *spinescens*

Weiterhin gesellt sich noch hinzu: *Convolvulus soldanella*. *Ammophila*, *Elymus*, *Eryngium* und *Convolvulus soldanella*, wohl auch *Agropyron junceum* × *littorale* sind Charakterarten der Assoziation. Sehr auffällig ist das reichliche Vorkommen einer besonderen Form von *Sonchus arvensis*, die u.a. durch glänzenddunkelgrüne, etwas fleischige, starre Laubblätter mit mehr oder weniger stacheliger Zahnung und Drüsennarmut von der gewöhnlichen mitteleuropäischen Form abweicht (v. *spinescens*).

Das Vorherrschen von *Elymus arenarius* im *Ammophiletum* (*Elymus*-Fazies) deutet in der Regel auf ein Frühstadium, das von *Festuca dumetorum* (*Festuca dumetorum*-Fazies) auf die Schlussphase in der Assoziation.

Die Änderungen im *Elymeto-Ammophiletum* vollziehen sich äusserst langsam auf der Windseite der Dünen; Windwirkung und -Erosion wirken hier der Sukzession entgegen. Auf der Leeseite dagegen verlaufen die Vegetationsänderungen ziemlich rasch.

Wie vielfach anderwärts an der nordatlantischen Küste, so greift auch auf Ameland als wichtigste dünenfestigende Gesellschaft das *Hippophaeeto-Salicetum arenariae* ein.

#### *Hippophaeeto-Salicetum arenariae.*

Die Vegetationsgürtelung ist im ameländischen Dünengebiet deutlich ausgeprägt. Die drei genetisch verbundenen Assoziationen: *Agropyretum boreo-atlanticum*  $\Rightarrow$  *Elymeto-Ammophiletum*  $\Rightarrow$  *Hippophaeeto-Salicetum arenariae* zeigen ausgesprochen bandartige Anordnung.

Als erster abbauender Strauch stellt sich im *Elymeto-Ammophiletum Hippophaes rhamnoides* ein. Dank seiner weitkriechenden Rhizome bildet er auf der Leeseite der Dünen stellenweise reine Bestände, die da und dort von *Salix repens* var. *arenaria* abgelöst werden; auch Mischungen der beiden Arten sind an der Leeseite der Dünen nicht selten. Von den Dünen reichen diese *Hippophaes-Salix*-Bestände bis in die bodennassen Dünentälchen herab und tapezieren sie aus. Doch haben wir es hier mit einer durchaus verschiedenen Assoziation und selbst Ordnung zu tun. Die beiden Gesellschaften haben nur das Vorherrschen der zwei Sträucher mit ökologisch weiter Amplitude gemeinsam. Ihre floristische Zusammensetzung und ihre Ökologie sind durchaus verschieden.

Das *Hippophaeeto-Salicetum arenariae* ist streng an den trockenen, lockeren, etwas kalkhaltigen Dünensand gebunden. Es verlangt Windschutz und erreicht im Schutze der Dünen etwa Mannshöhe. An exponierteren Stellen schmiegt es sich eng dem Boden an und wird hier meist von einem reinen *Salix*-Teppich gebildet.

Vier Aufnahmen der Assoziation von verschiedenen Punkten der Insel ergaben folgende Zusammensetzung:

In den Initialphasen der Assoziation (oftter *Hippophaes* vorherrschend) sind in der Regel noch kalkliebende Arten vorhanden (z.B. *Carex glauca*, *Juncus anceps*, *Anthyllis vulneraria* v. *maritima*). Die Auslaugung des von der Sturmflut nicht mehr erreichten Dünensandes vollzieht sich indessen ziemlich rasch und mit dem Verschwinden der basiphilen Kalkpflanzen treten regelmässig schon azidiphile Arten wie *Veronica officinalis*, *Festuca capillata*, *Jasione montana*, *Polypodium vulgare* u.a. auf. Bei ungestörter Entwicklung stellt sich nach und nach ein Moosteppich aus *Scleropodium purum*; *Drepanium cupressiforme*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium* u.a. ein (Moosfazies), begleitet von *Polypodium vulgare*. Gleichzeitig geht *Hippophaes* zurück. Diese Bryophyten-Fazies mit *Polypodium* herrscht auf grössere Strecken zwischen

Buren und Oerd. Auf unserer, von Natur aus baumfreien und straucharmen (jungen!) Insel, stellt das *Hippophaeeto-Salicetum* die am weitesten gegen den Klimax fortgeschrittene Dauergesellschaft dar.

TAB. I. HIPPOPHAEETO-SALICETUM ARENARIAE.

Umfang der Aufnahmefläche (m <sup>2</sup> ) Deckungsgrad	1 Ballum c. 100 90	2 Nes <200 100%	3 Oerd <100 90%	4 Nes — —
<i>Charakterarten:</i>				
<i>Pirola rotundifolia</i> ssp. <i>arenaria</i> .....	1 . 1	. .	1 . 2	(1 . 2)
<i>Asparagus officinalis</i> .....	.	+ . 2	.	+ . 1
<i>Epipactis latifolia</i> .....	.	+	.	+ . 1
<i>Pirola minor</i> (lokal) .....	+		.	
<i>Verbandscharakterarten:</i>				
<i>Hieracium umbellatum</i> .....	+ . 1	1 . 1	.	1 . 1
<i>Polypodium vulgare</i> .....	+	1 . 3	.	1 . 2
<i>Veronica officinalis</i> .....	.	+	+ . 2	.
<i>Lonicera periclymenum</i> .....	.	2 . 2	.	.
<i>Begleiter:</i>				
<i>Salix repens</i> .....	5 . 5	4—5•5	2 . 3	5 . 5
<i>Carex arenaria</i> .....	1 . 1	2 . 1	1 . 1	1 . 1
<i>Poa pratensis</i> .....	+	1 . 1	.	1 . 1
<i>Hippophaes rhamnoides</i> .....	1 . 2	2•2—3	3 . 4	.
<i>Holcus lanatus</i> .....	+	+	+	.
<i>Festuca dumetorum</i> .....	.	.	+	1 . 1
<i>Ammophila arenaria</i> .....	.	+	.	+
<i>Epipactis palustris</i> .....	+	.	+ . 1	.
<i>Euphrasia stricta</i> .....	+	.	+ . 1	.
<i>Galium mollugo</i> .....	.	1 . 2	.	1 . 2
<i>Sonchus arvensis</i> var. <i>spinoscens</i> .....	.	+	+ . 1	.
<i>Luzula campestris</i> .....	.	.	+ . 1	.
<i>Scleropodium purum</i> .....	+	2 . 3	.	.
<i>Dicranum scoparium</i> .....	+	1 . 3	.	.
<i>Hypnum cupressiforme</i> .....	.	2 . 3	.	.

In obigen Aufnahmen finden sich ferner:

*Agropyrum repens* (2), *Carex glauca* (1), *Carex trinervis* (3), *Juncus anceps* (1), *Sagina nodosa* (3), *Cerastium triviale* (3), *Parnassia palustris* (3), *Ononis repens* (2), *Anthyllis vulneraria* var. *maritima* (1), *Lotus corniculatus* (3), *Vicia cracca* (2), *Linum catharticum* (3), *Brunella vulgaris* (3), *Linaria vulgaris* (2), *Rhinanthus minor* (4), *Plantago lanceolata* (3), *Jasione montana* (4), *Hypochoeris radicata* (4), *Leontodon autumnalis* (3), *Thrinacia hirta* (3), *Hylocomium splendens* (2).

Die Auslaugung scheint hier viel rascher beendet als beispielsweise in den Dünen südlich von Bergen (N.H.). Diesem Umstand, verbunden mit erschwerten Einwanderungsverhältnissen dürfte es zuzuschreiben sein, dass hier der südwestholländische Liguster-Crataegusbusch (Voorne!) nicht zur Ausbildung gelangt. *Ligustrum* selbst wurde als grosse Seltenheit in wenigen Individuen festgestellt.

Eine offene Frage bleibt, ob sich das *Hippophaeeto-Salicetum arenariae* in Südwestholland und auf den Inseln Goeree und Voorne, wo der Zweite von uns seit einigen Jahren arbeitet, sich soziologisch gleich verhält wie auf Ameland, oder ob dort eine Aufteilung in zwei Assoziationen stattfinden muss, wie es auch van Soest vermutet.

Herr van Soest unter dessen kundiger Führung wir das Dünengebiet beim Haag kennen zu lernen Gelegenheit hatten, hat beobachtet, dass dort eine Reihe meist annueller Arten, wie *Cerastium tetrandrum*, *C. subtetrandrum*, *Stellaria pallida*, *Taraxacum erythrospermum* u.a. sich vorzugsweise im primären *Hippophaes*-Busch der Dünen als Frühjahrsaspekt finden.

Die Sukzession auf den primär kalkreichen jungen Dünen verläuft nach einem reinen Hippophaesstadium ganz anders als auf Ameland und es muss daher weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, festzustellen ob wir es hier mit einer Subassoziation des *Hippophaeeto-Salicetum* oder mit einer selbständigen Assoziation zu tun haben.

Das *Hippophaeeto-Salicetum* von Ameland findet systematischen Anschluss beim *Quercion roboris* und zwar am ehesten wohl beim *Querceto-Betuletum polypodietosum*, wie wir es auf der Landseite der Dünen bei Bergen sehr schön beobachten konnten.

Über die systematische Wertung der Strauchvegetation der jungen primär kalkreichen Dünen hat sich der Zweite von uns bereits geäußert (Natura 15 Juni, 1934, p. 146).

#### *Tortuleto-Phleetum arenariae.*

Vom Menschen unbbeeinflusst, dürfte ein grosser Teil des Dünengeländes der Landseite von einem *Hippophaes-Salix*-Gestrüpp eingenommen sein. Rasengesellschaften kommen natürlicherweise nur dort vor, wo der Boden sehr feucht ist, oder wo sich die Sträucher aus irgend einem Grund nicht einstellen oder nicht halten können. Dies ist insbesondere an stark windbestrichenen Stellen mit schwacher Sandüberwehung der Fall.

Am Strand von Nes konnten wir sehr schön beobachten, wie an den Kämmen der inneren Dünenreihe die Sträucher durch

TAB. 2. TORTULETO-PHLEETUM.

	A	B
<i>Charakterarten:</i>		
<i>Koeleria albescens</i> .....	3 . 3	+
<i>Phleum arenarium</i> .....	2 . 1	1 . 1
<i>Tortula ruraliformis</i> .....	2 . 2	4 . 3
<i>Sedum acre</i> .....	1 . 2	1 . 2
<i>Anthyllis vuln. v. maritima</i> .....		+
<i>Viola canina v. dunensis</i> .....	+	
<i>Begleiter:</i>		
<i>Arenaria serpyllifolia</i> .....	2 . 1	1 . 2
<i>Carex arenaria</i> .....	1 . 1	1 . 1
<i>Cerastium semidecandrum</i> .....	1 . 1	1 . 1
<i>Lotus corniculatus</i> .....	2 . 2	
<i>Ononis repens</i> var. .....	1 . 2	
<i>Hieracium umbellatum</i> .....	.	1 . 1
<i>Poa pratensis</i> var. <i>humilis</i> .....	1 . 2	
<i>Festuca dumetorum</i> .....	+	
<i>Ammophila arenaria</i> .....		+ . 2*
<i>Stenophragma Thalianum</i> .....		+
<i>Calamintha acinos</i> .....	+	
<i>Thymus chamaedrys</i> .....	1 . 2	
<i>Linaria vulgaris</i> .....		+
<i>Galium verum</i> ssp. <i>maritimum</i> .....	+ . 1	
<i>Galium mollugo</i> v. .....		+
<i>Taraxacum laevigatum</i> .....	+	
<i>Erodium cicutarium</i> .....	+	
<i>Veronica arvensis</i> .....		+
<i>Jasione montana</i> .....		+
<i>Sonchus arvensis</i> .....		+
<i>Senecio Jacobaea</i> .....	+	
<i>Taraxacum officinale</i> .....	+	
<i>Hypnum cupressiforme</i> .....		+

mechanische und physiologische Windwirkung geschoren und zurückgeschnitten werden; wie die alljährlich neu gebildeten Triebspitzen von *Salix arenaria* abdorren und das kaum fushhohe Sträuchlein deutliche Matten- oder Spalierstrauchform annimmt, ähnlich dem *Juniperus nana* an Windecken des Hochgebirgs. Die vom Winde tonsurierten Dünenkämme erhalten mässige Sandzufuhr, nicht genügend zur Ausbildung des *Elymeto-Ammophiletum*, wohl aber zur Bildung einer schütteren Moosdecke durch den klassischen Sandbinder *Tortula ruraliformis*. Der frisch zugewehrte Sand enthält noch genügend Kalk, um die südlich von Bergen bis Frankreich so schön entwickelte basiphile *Tortula ruraliformis*-

*Phleum arenarium*-Assoziation erstehen zu lassen. Allerdings ist die Gesellschaft hier artenarm und arm an Charakterarten; ausser *Tortula* wären zu nennen: *Koeleria albescens*, *Phleum arenarium*, *Anthyllis vulneraria v. maritima*, *Viola canina dunensis*, *Sedum acre* (lokal). Wir haben sie bei Nes und vielfach zwischen Buren und Oerd beobachtet; doch zeigt sie meist schon beginnende Entkalkung, was durch das Auftreten einzelner azidiphiler Zeiger der Folge-Assoziation der *Festuca capillata*-Rasengesellschaft bestätigt wird.

Die floristische Zusammensetzung der Assoziation auf Ameland geht aus der Tabelle auf Seite 366 hervor: Aufnahme A ist aber nicht von Ameland, sondern von Scheveningen, Aufnahme B ist von Nes.

Diese Aufnahmen geben nur ein sehr unvollständiges Bild dieser interessanten Assoziation. Diese Gesellschaft ist vom zweiten Autor bis jetzt von Duinkerken in Frankreich bis Bergen N.H. festgestellt worden. Sie ist ein wichtiges Glied beim Aufbau der Dünenvegetation. Am schönsten ist sie wohl südlich von Katwijk entwickelt. Die vollständige Beschreibung wird demnächst veröffentlicht werden.

#### *Die Festuca capillata-Galium maritimum*-Assoziation.

Diese azidiphile Gesellschaft hat auf Ameland weit grössere Verbreitung erlangt als das *Tortuleto-Phleetum*, das sie bei fortschreitender Entkalkung auf dem trockenen, gefestigten Dünensand ablöst. Unter dem Einfluss des Menschen (Beweidung) hat die Gesellschaft ihr Areal stark ausgedehnt. Die schwach erhöhten, leicht gewellten sandigen Weideflächen am Innenrand der Dünenkette sind vielfach von der *Festuca capillata* Rasengesellschaft eingenommen. An diesen Stellen folgt sie meist sekundär auf das vernichtete *Hippophaeet-Salicetum*; die natürlichen Standorte sind einerseits alte gefestigte windbestrichene Dünens, anderseits die kleinen, wenige Fuss hohen runden Buckel und Erhöhungen, wie sie sich mitten in der weiten, von der Sturmflut überschwemmten Ebene bei Oerd erheben und die ihre Entstehung zum guten Teil den aufgeschwemmt und abgelagerten Flutrückständen verdanken. Da es sich hier um junge Gebilde handelt ist die floristische Zusammensetzung fragmentarisch.

Mit dem basiphilen *Tortuleto-Phleetum*, ist die Gesellschaft vielfach durch Übergänge verbunden und es ist zumal auf schwach gefestigtem Sand, nicht immer leicht reine Aufnahme-Flächen zu finden.

Zwei Aufnahmen aus dem Weidegebiet zwischen Nes und Hollum zeigen folgende Zusammensetzung.

TAB. 3. FESTUCA CAPILLATA — GALIUM MARIT. — ASSOZ.

Deckungsgrad: Grösse der Untersuchungsfläche (in m <sup>2</sup> ):	A 100 % 100	B 100 % 16 (50)
<i>Lokale Charakterarten:</i>		
<i>Festuca capillata dunensis</i> .....	3 . 2	2 . 2
<i>Poa pratensis humilis</i> .....	1 . 1	2 . 2
<i>Trifolium arvense</i> .....	1—2 . 2	2 . 2
<i>Galium verum ssp. maritimum</i> .....	2 . 2	2 . 2
<i>Verbands- und Ordnungscharakterarten des Corynephorion:</i>		
<i>Scleranthus perennis</i> .....	+—1 . 1	(+)
<i>Corynephorus canescens</i> .....		(+)
<i>Aira praecox</i> .....		1—2 . 1
<i>Jasione montana</i> .....	+ . 1	
<i>Rhacomitrium canescens</i> (lokal) .....	(+)	
<i>Begleiter:</i>		
<i>Agrostis vulgaris f. pinifolia</i> .....	+ . 2	2 . 2
<i>Bromus mollis</i> .....	1 . 1	+ . 1
<i>Carex arenaria</i> .....	2 . 1	1 . 1
<i>Rumex acetosella</i> .....	+ . 2	2 . 2
<i>Hypochaeris radicata</i> .....	1 . 1	1 . 1
<i>Thrinacia hirta</i> .....	+ . 1	+ . 1
<i>Cerastium semidecandrum</i> .....	1 . 1	+ . 1
<i>Festuca rubra</i> .....	+ . 2	
<i>Agropyrum littorale</i> .....	+ . 1	
<i>Arenaria serpyllifolia</i> .....	1 . 1	
<i>Erophila verna</i> .....	+ . 1	
<i>Sedum acre</i> .....	+ . 2	
<i>Trifolium campestre</i> .....		1 . 1
<i>Lotus corniculatus</i> .....	1 . 1	
<i>Viola canina v. dunensis</i> .....	(+)	
<i>Hieracium umbellatum</i> .....	(+)	
<i>Stereodon cupressiforme</i> .....	2 . 2—3	1 . 3
<i>Cladonia cf. furcata</i> .....	+ . 2	1 . 2—3
<i>Hylocomium squarrosum</i> .....	1 . 2—3	2 . 3
<i>Peltigera canina</i> .....	+ . 1	+ . 1
<i>Cladonia foliosa</i> .....	+ . 2	

Die Zugehörigkeit der *Festuca capillata*-Rasengesellschaft zum *Corynephorion*-Verband ergibt sich aus den Verbands- und Ordnungs-Charakterarten. Auf Ameland scheint die Gesellschaft eine eigene Assoziation mit zahlreichen Differentialarten vorzustellen. In den primär kalkreichen Dünen von der französisch-belgischen Grenze bis Bergen N.H. hat der Zweite von uns eine zum *Bromion* gehörige Rasengesellschaft, das *Cerastieto-Avenetum* vorge-

fundene, welche regelmässig dem *Tortuleto-Pbleetum* folgt. Diese Assoziation ist frei von *Festuca ovina capillata* und azidiphilen Arten, enthält aber unter ihre Begleitern sämtliche oben angeführten Arten mit Ausnahme der *Corynephorion-Arten*. Im Gebiete des *Cerastieto-Avenetum* kann eine *Festuca capillata* enthaltende Gesellschaft auch als Degenerationsphase vorgenannter Assoziation bei zunehmender Entkalkung aufgefasst werden. Der zweite Autor wird diese Frage weiterverfolgen.

#### *Calluneto-Genistetum.*

Geht die Versauerung und Festigung des Bodens weiter, so können sich im *Festuca*-Rasen Heidesträucher einstellen und nach und nach an Boden gewinnen. Dies ist der Fall in der Umgebung von Ballum und östlich von Buren. Unter günstigen Verhältnissen kommt es dann zur Bildung eines *Calluneto-Genistetum*. Es erreicht hier allerdings nicht seine optimale Entwicklung und ein Bodenprofil zeigt, dass die Schichtenbildung noch ganz in den Anfängen steckt; von beginnender Podsolierung ist noch nichts wahrzunehmen.

Bei der Seltenheit dieser beginnenden Heidebildung konnten wir nur eine einzige brauchbare Aufnahme machen. Sie stammt von Ballum, zwischen Dorf und Dünenkette. Das *Calluneto-Genistetum* bedeckt hier fleckenweise einige 100 m<sup>2</sup>; die Sträuchlein erreichen c. 20 cm Höhe; der Deckungsgrad beträgt 95 % der Bodenfläche. Eine 100 m<sup>2</sup>-Fläche enthielt:

4.3	<i>Calluna vulgaris</i>	+	<i>Cerastium caespitosum</i>
2.1	<i>Genista anglica</i>	+	<i>Teesdalia nudicaulis</i>
1.2	<i>Erica tetralix</i>	+	<i>Lotus corniculatus</i>
1.1	<i>Luzula campestris</i>	+	<i>Jasione montana</i>
+ .2	<i>Festuca capillata</i>	+	<i>Hypochoeris radicata</i>
+	<i>Aira praecox</i>	+	<i>Hieracium umbellatum</i>
+	<i>Agrostis capillaris</i>	1.2	<i>Polytrichum juniperinum</i>
+	<i>Sieglungia decumbens</i>	+ .2	<i>Cladonia pyxidata</i>
rr	<i>Carex trinervis</i>	+ .2	„ <i>silvatica</i>
+	<i>Juncus bufonius</i>	+ .2	„ <i>foliosa</i>
+	<i>Salix repens</i>		

Ausserhalb der Aufnahmefläche standen ferner: *Nardus stricta* und *Rhinanthus minor*.

In den flachen Vertiefungen zwischen den Heidebuckeln geht *Calluna* stark zurück und es wird, durch die erhöhte Bodenfeuchtigkeit begünstigt, *Erica tetralix* herrschend. Von einem *Ericetum tetralicis* darf hier aber kaum gesprochen werden. Mit der vorherrschenden *Erica* gedeihen: *Carex panicea*, *Juncus squar-*

*rosus*, *Potentilla erecta*, *Gentiana pneumonanthe*, *Pedicularis sylvatica*, *Hepaticae*, sowie einige der Arten des *Calluneto-Genistetum*.

Der ganze Heidekomplex wird ziemlich intensiv von Kühen beweidet.

## 2. SCHLICKSERIE.

Zwischen Ameland und der friesischen Küste dehnt sich das seichte Wattenmeer. Große Teile liegen zur Ebbezeit trocken und können begangen werden. Auf Kosten des Wattenmeers hat sich Ameland bedeutend vergrößert; hohe basaltuntermauerte Deiche sichern das Land. Längs des ganzen Küstenstreifens zwischen Hollum und Koolplaat bildet der Deich eine scharfe künstliche Grenze zwischen Land und Meer und nur auf einer kleinen Strecke am Amelander Gat und im Osten der Insel, zwischen Koolplaat und Oerd, treffen wir noch natürliche Verhältnisse und dementsprechend eine natürliche Vegetationsgürtelung. Der einerseits durch abnehmenden Salzgehalt, anderseits durch abnehmende Bodenfeuchtigkeit bedingten gürtelartigen Vegetationsanordnung entspricht auch die natürliche Abfolge der Vegetationssukzession.

Der Verlauf der Sukzession auf Schlickboden ist allenthalben derselbe; er kann folgendermassen schematisiert werden.

*Salix repens-Acrocladion-Assoziation*  
(mehrere Fazies)



*Gentiana uliginosa-Erythraea litt.-Assoziation*



*Armerieto-Festucetum arenariae*  
(*Juncus Gerardi*-Fazies)



*Puccinellietum maritimae*



*Salicornieto-Spartinetum (fragm.)*



*Ruppion maritimae*

Einzelne Glieder dieser Sukzessionsreihe können schlecht ausgebildet sein oder wohl auch ganz übersprungen werden. Die Reihe ist bedingt durch den normalerweise sich abspielenden

Vegetationsaufbau, der eine ganz allmähliche Hebung des Bodens zur Folge hat. Die Ablagerung der Hochflut-Rückstände trägt nicht weinig zur langsamen Hebung bei. Ihr parallel gehen Absinken des Grundwassers und allmähliche Aussüssung. Landsenkung verlangsamt oder verhindert, Landhebung beschleunigt die Sukzession. Gegenwärtig soll die Senkung 10—30 cm in hundert Jahren betragen (s. de Leeuw l.c.).

Tritt Sandzufluhr durch den Wind hinzu, so verläuft die Sukzession anders. Auf den kleinen Sandhöckern in Meeresnähe entwickelt sich die halophile *Artemisia maritima*-*Obione portulacoides* Assoziation, der bei weiterer Erhöhung ein Gürtel von *Agropyrum repens* var. *maritimum* mit *Plantago coronopus* und hierauf die *Tortula ruraliformis*-*Phleum arenarium*-Assoziation folgt.

#### *Puccinellio-Salicornion.*

Der mediterranen Ordnung der *Salicornietalia* entspricht an der nordatlantischen Küste die halophile Ordnung der *Puccinellio-Salicornietalia*. Während die mediterrane, sicher tertiäre, artenreiche, gut gegliederte Ordnung mehrere scharf geschiedene Verbände einschließt, scheint an der holländisch-norddeutschen Küste nur ein Verband unterschieden werden zu können: das *Puccinellio-Salicornion*.

Es ist dies der Assoziationsverband der Böden mit hochkonzentrierter Salzlösung. Der Verband ist mit verschwindenden Ausnahmen (stark salzhaltige Quellen des Binnenlandes) auf die unmittelbare Küstennähe beschränkt, da hier im Gegensatz zum Mitteleuergebiet die Salzauslaugung durch den Regen rasch und gründlich arbeitet.

Floristisch ist der Verband durch *Salicornia*-, *Suaeda*-, *Obione*-, *Spartina*-Arten, ferner durch *Puccinellia* (*Glyceria*) *maritima*, *Statice limonium*, *Spergularia*-Arten, *Artemisia maritima* genügend gekennzeichnet. Er zerfällt in mehrere Assoziationen und viele kleinere Einheiten. Auf Ameland haben wir die drei Assoziationen des *Salicornieto-Spartinetum* des *Puccinellietum maritimae* und des *Artemisetum maritimae* beobachtet.

#### *Salicornieto-Spartinetum.*

Am Ufer des Wattenmeers der ameländischen Küste ist die Assoziation zu schwach entwickelt, als dass man sich eine gute Vorstellung von ihrer Zusammensetzung bilden könnte. Auf dem von der Flut regelmässig überschwemmten Schlickboden wachsen, mit Algenresten untermischt, Herden von *Salicornia herbacea* und *Suaeda maritima*. Die Bodenlösung hat die konstante Konzentration des

Seewassers; der Boden ist feindisperser, toniger Schlamm. Wie am Mittelmeer in den Assoziationen des *Thero-Salicornion* so kommt auch hier der charakteristische tintenschwarze und stinkende Schwefeleisenhorizont im Bodenprofil oft zum Vorschein.

Besser entwickelt als auf Ameland ist das *Puccinellio-Salicornion* in der Provinz Zeeland, wo sich mehrere Kleinarten von *Salicornia herbacea* an der Assoziationsbildung beteiligen. *Spartina Townsendi*, ursprünglich eingeführt, dehnt sich an der friesischen Küste, Ameland gegenüber, in unserer Assoziation aus; die Art fehlt aber auf Ameland selbst.

#### *Puccinellietum maritimae* (*Glycerietum maritimae* Rankin 1911.)

Das *Puccinellietum maritimae*, vorerst noch reichlich mit *Salicornia* und *Suaeda* durchwirkt, eine der soziologisch und geomorphologisch wichtigsten Gesellschaften der Wattenküste, ist von hohem aufbauenden und bodenschaffenden Wert. Sie umgürtet als erste geschlossene Pionierassoziation den flachen schlickigen Wattenstrand in den sich schmale vielverzweigte Priele (Abflussrinnen des Flutwassers) einschneiden. Täglich von der Flut bespült, verteidigt der dicht verwebte, zollhohe Rasenteppich zähe die aufgespeicherte schlickig-sandige Feinerde gegen das Abgeschwemmtwerden.

Der dunkelgrüne Rasen ist weithin übersät mit organischen Flutrückständen, insbesondere Algen (*Ulva lactuca*, *Fucus*). Die Assoziation reicht ungefähr bis zur mittleren Flutgrenze. Auf der Seeseite ist sie bei Oerd durch einen vom Wellenschlag angefressenen Steilabsatz von 30—50 cm Höhe begrenzt.

Die floristische Zusammensetzung der Assoziation ist sehr einheitlich, wie aus nebenstehender Tabelle ersichtlich ist.

Das Bodenprofil der Assoziation weicht von jenem der *Salicornia*-Bestände ab durch das Fehlen einer Schwefeleisenschicht. Wir beobachteten einen schwach entwickelten (nur 2—3 cm mächtigen) A<sub>1</sub>-Horizont mit violettblauer, humoser, sandiger Feinerde und wenigen kleinen Rostflecken und darunter einen sandigen Gley mit sehr zahlreichen Rostflecken (Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub>).

Die beste Charakterart, die wir auf Ameland nur im *Puccinellietum maritimae* fanden ist *Obione pedunculata*; von den *Cochlearia*-Arten scheinen *C. officinalis* v. *maritima* und *C. anglica* ebenfalls charakteristisch. Die Verbreitung der Charakterarten und Verbandscharakterarten ist nordatlantisch und boreal. Die Assoziation als solche dürfte an den nordatlantischen Küsten weit verbreitet sein. Kurz beschrieben wurde sie schon 1911 durch Miss Rankin von der Hampshire-Küste (Types of British Vege-

TAB. 4. PUCCINELLIETUM MARITIMAE.

Aufnahme Deckungsgrad Grösse der Aufnahmefläche (m <sup>2</sup> )	1 100 % 10 (100)	2 100 % 100	3 90 % 10	4 100 % 4
<b>Charakterarten:</b>				
<i>Puccinellia maritima</i>	4.5	5.5	5.5	5.5
<i>Obione pedunculata</i>	+.1	+.1	+	1.1
<i>Cochlearia officinalis</i> var. <i>maritima</i>	1.1	+	+	+
<i>Cochlearia anglica</i>	.	+	(+.2)	+
<b>Verbandscharakterarten des Puccinellio-Salicornion:</b>				
<i>Suaeda maritima</i>	2.1	+.1	1.1	1.1
<i>Salicornia herbacea</i>	2.1	2.1	+.1	2.1
<i>Spergularia marginata</i>	.	1.2	1.2	1.2
<i>Spergularia media</i>	1.1	.	1.2	.
<i>Obione portulacoides</i>	.	+.1	+	+.1
<i>Spergularia salina</i>	.		+	
<b>Ordnungscharakterarten der Puccinellio-Salicornietalia:</b>				
<i>Glaux maritima</i>	+.1	+.2	+	+
<i>Plantago maritima</i>	+.1	+.1	+	+
<i>Triglochin maritimum</i>	(+.1) <sup>o</sup>	.	+	+
<i>Statice limonium</i>	.	+.2	+	+
<i>Armeria maritima</i>	r	+	+	+
<b>Begleiter:</b>				
<i>Aster tripolium</i>	+.1	+.1	+.2	+.2

tation p. 329). Auch das *Astereto-Glycerietum* Langendoncks<sup>1)</sup> gehört teilweise hierher.

Die floristische Zusammensetzung der Assoziation ist sehr gleichartig und artenarm. Auf hunderten von Quadratmetern stehen nicht mehr als 6—8 Arten beisammen; die artenreicheren Assoziationsindividuen sind nicht häufig. Auf Ameland wird das *Puccinellietum maritimae* von Schafen beweidet.

#### *Armerion maritimae.*

Ist das *Puccinellio-Salicornion* die typische Slikke-Vegetation, so gibt das *Armerion maritimae* den besten Ausdruck für das Pflanzenkleid der Schorren.

Der Standort des *Armerion maritimae* liegt zwischen der täglichen Flutmarke und der Sturmflutlinie und ist gekennzeichnet durch geringere Bodenfeuchtigkeit und abnehmenden Salzgehalt des Bodens. Floristisch unterscheidet es sich vom *Puccinellio-Salicornion* durch das Fehlen oder doch nur zufällige Vorkommen der

<sup>1)</sup> H. J. van Langendonck. — De vegetatie en oecologie der Schorrenplanten van Saaftingen, Botanisch jaarboek, Deel 23, 1932.

obligaten Halophyten (*Obione*, *Salicornia*-, *Suaeda*-Arten etc.).

*Armerieto-Festucetum arenariae.*

Auf das *Puccinellietum* folgt bei geringer Bodenerhöhung landeinwärts das *Armerieto-Festucetum arenariae*. Es kann auch vorkommen, dass der natürliche Küstensaum durch Aufschwemmung etwas erhöht ist. Dann tritt die Assoziation hart an die Küste und das *Puccinellietum* erscheint erst hinter ihr in tieferer Lage (Umkehr der Zonation), wie das an mehreren Stellen östlich von Koolplaat beobachtet werden kann.

TAB. 5. ARMERIETO-FESTUCETUM ARENARIAE.

Deckungsgrad Grösse der Aufnahmefläche (m <sup>2</sup> )	1 100% 10	2 100% 100	3 100% 100	4 100% 1 (100)	5 100% 4 (100)
<b>Charakterarten:</b>					
<i>Festuca arenaria</i> .....	4 . 5	4-5.5	2 . 2	3 . 4	1 . 1
<i>Plantago maritima</i> .....	2 . 1	1 . 2	4 . 5	3 . 1	1 . 1
<i>Armeria maritima</i> .....	+ . 1	+ . 1	2 . 2	2 . 2	3 . 1
<i>Agrostis alba salina</i> .....	2 . 2	+ . 2	.	3 . 4	1 . 1
<b>Verbandscharakterarten des Armerion maritimae:</b>					
<i>Glaux maritima</i> .....	2 . 2	+ . 1	2 . 2	+	(+)
<i>Juncus Gerardi</i> .....	1 . 1	1 . 2	2 . 1	1 . 2	4 . 5
<i>Blysmus rufus</i> .....	+ . 1	.	.	.	.
<b>Ordnungscharakterarten der Puccinellio-Salicornietalia:</b>					
<i>Triglochin maritimum</i> .....	+ . 1	.	.	.	+ . 1
<i>Salicornia herbacea</i> .....	.	.	+ . 1	.	+ . 1
<i>Spergularia media</i> .....	.	+ . 1	.	.	+ . 1
<i>Spergularia marginata</i> .....	.	+ . 1	.	.	.
<i>Puccinellia maritima</i> .....	.	+ . 1	.	.	.
<i>Cochlearia spec.</i> .....	.	.	+ . 2	.	.
<i>Lepturus incurvatus</i> .....	.	.	.	.	+
<b>Begleiter:</b>					
<i>Erythraea pulchella</i> .....	+ . 1	.	+	(+)	(+)
<i>Aster tripolium</i> .....	.	+ . 1	+ . 1	(+)	1 . 1
<i>Trifolium fragiferum</i> .....	+ . 1	.	+	(+)	.
<i>Leontodon autumnalis</i> .....	.	.	+	+	.
<i>Phragmites communis</i> .....	+ . 1	.	.	.	.
<i>Heleocharis uniglumis</i> .....	+ . 1	.	.	.	.
<i>Carex distans</i> .....	+ . 1	.	.	.	.
<i>Sagina stricta</i> .....	.	.	.	(+)	.

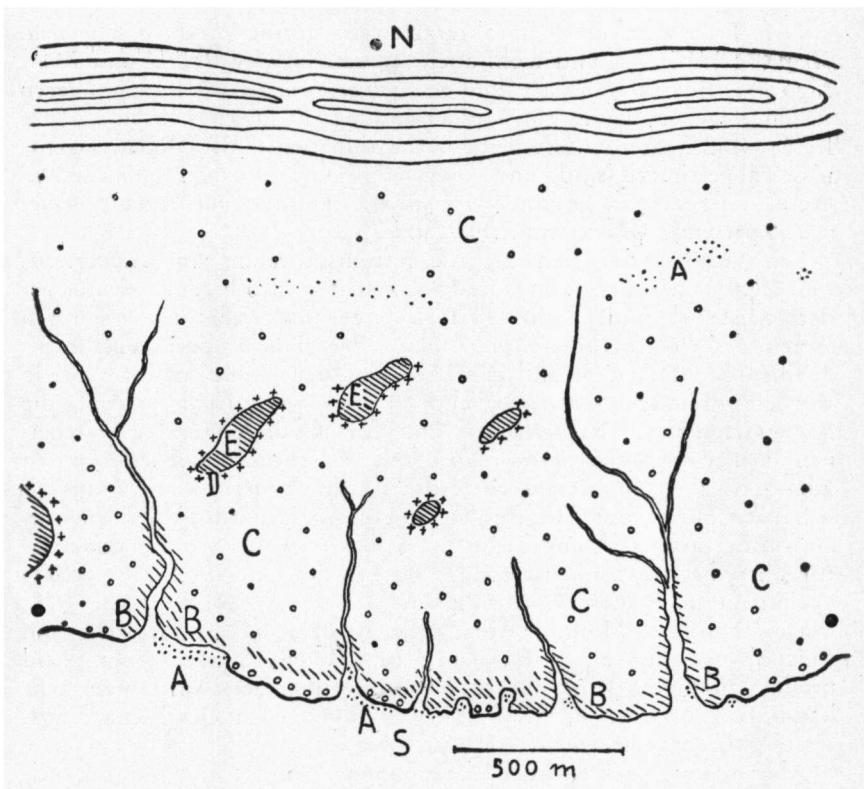


Fig. 1. Vegetationsgürtelung am Watenstrand westlich Oerd (etwas schematisiert).

A = *Salicornia herbacea* und *Suaeda maritima*

B = *Puccinellietum maritimae*

C = *Armerieto-Festucetum*

D = *Agropyrum repens* var. *maritima*-Gürtel

E = *Tortuleto-Phlectum arenariae* fragm. gegen *Galio-Festucetum* neigend (Reste des Hippophaës-Bestandes).

Dem *Armerieto-Festucetum* gehören die sehr ausgedehnten Schafweiden bei Oerd an, die bei jedem anhaltenden Regen unter Wasser stehen. Die Zusammensetzung der Assoziation ist äusserst einförmig.

Der Treuewert der Charakterarten ist gering. *Festuca arenaria*, *Armeria maritima*, und wohl auch *Agrostis alba* v. *salina* und *Plantago maritima* können als hold bezeichnet werden. Alle wichtigeren Arten zeigen Neigung zur Herdenbildung; er lassen sich eine ganze Reihe von Fazies unterscheiden, die auf bestimmte Bodenverhältnisse abgestimmt sind und oft mehr oder weniger gürtelartige Anordnung zeigen. (*Festuca arenaria*-, *Plantago maritima*-, *Armeria maritima*-, *Glaux maritima*-Fazies).

Sehr schön lässt sich die Vegetationsgürtelung im *Armerieto-Festucetum* westlich von Oerd beobachten (s. Fig. 1). Zunächst der Küste dominiert die *Festuca arenaria*-Fazies mit mehreren Arten des *Puccinellietum maritimae* (*Spergularia* spec. etc.). Etwa 80 bis 100 m vom Strand geht *Festuca* zurück und an ihrer Stelle werden *Plantago maritima* und *Armeria maritima* häufig; die Begleitarten des *Puccinellietum* sind verschwunden und es erscheinen neu *Leontodon autumnalis* und *Erythraea pulchella*. Etwa 400—500 m vom Strand entfernt ist die *Armeria*- und *Plantago maritima*-Fazies gut ausgebildet. Die Assoziation ist hier äusserst einförmig, artenarm und zeigt auf kilometerweite Strecken qualitativ dieselbe Zusammensetzung. Starke Beweidung durch Schafe begünstigt noch diese Einförmigkeit.

Das absolute Minimal-Areal der Assoziation ist bei 100 qm Fläche erreicht; es enthält 12—14 Blütenpflanzen; ihre Zahl nimmt auch bei sehr starker Vergrösserung der Aufnahmefläche kaum zu; zufällige Arten sind in der homogenen Gesellschaft äusserst spärlich vertreten.

Aber schon die kleinste Bodenerhöhung bedingt eine eingreifende Vegetationsänderung. Sie wird hier durch plötzliches reichliches Auftreten von *Agropyrum repens* v. *maritimum* und *Plantago coronopus* angezeigt.

Unbeweidete Stellen haben physiognomisch ein stark abweichendes Aussehen, obschon die floristische Zusammensetzung keine wesentliche Änderung erfährt (s. Aufn. 1 unserer Tabelle).

Auch das *Armerieto-Festucetum* ist entschieden nordatlantisch und fehlt den südeuropäischen Küsten. Die dominierenden Charakterarten (*Festuca arenaria*, *Armeria maritima*, *Plantago maritima*), auch *Glaux* reichen bis Island nordwärts und machen es wahrscheinlich, dass die Assoziation noch an der isländischen Küste vorkommt.

Das *Puccinellietum maritimae* und das *Armerieto-Festucetum* zählen zum ältesten Bestandteil der holländischen Vegetation, der schon während der Eiszeit die Küsten des Rheindeltas bewohnte. *Nanocyperion.*

Das von M. Moor (1936, im Druck) monographisch behandelte *Nanocyperion*, ein atlantisch-mitteleuropäischer Verband ist im holländischen Dünengebiet durch mehrere Assoziationen vertreten, doch liegt ihre Fassung und Bearbeitung noch im Argen. Auch auf Ameland finden sich vielfach Bestände die hierher zu ziehen sind.

Schon im *Armerion maritimae* erscheinen einzelne *Nanocyperion*-Arten ziemlich häufig, so namentlich *Trifolium fragiferum* und *Erythraea pulchella*, die ja schon im nördlichen Mitteleuropa eine ausgesprochene Vorliebe für etwas NaCl-haltige Böden zeigen, was weiter südlich durchaus nicht mehr der Fall ist. Bei andauernder Bodenfeuchtigkeit und fortschreitender Aussüssung stellen sich bald eine ganze Reihe weiterer *Nanocyperion*-Arten ein, wie *Carex Oederi*, *C. glauca*, *Juncus articulatus*, *J. bufonius*, *Centunculus minimus*, *Radiola linoides* etc.

Dieser Übergang vom *Armerion* zum *Nanocyperion* ist sehr schön zu beobachten auf der weiten Weidefläche rechts der Strasse nach Ballum, einen Kilometer westlich von Nes. An den tiefsten Stellen der Bodendepression hält sich noch das *Armerion*; anschliessend, etwas höher dehnt sich ein niedriger (2—5 cm hoher) Weiderasen von sehr gleichartiger Zusammensetzung, den wir glauben als besondere, schon dem *Nanocyperion* zugehörige Assoziation auffassen zu müssen (*Gentiana uliginosa-Erythraea littoralis*-Assoz.). Das Minimal-Areal der Gesellschaft ist mit 16 qm erreicht. Eine 16 qm grosse Fläche (90—95 % Deckung) bot:

#### *Nanocyperion*-Arten: <sup>1)</sup>

2.1	<i>Gentiana uliginosa</i>	+	<i>Acrocladium cuspidatum</i>
+	<i>Erythraea littoralis</i>	+	<i>Carex Oederi</i>
2.2	<i>Sagina procumbens</i>	+	<i>Juncus bufonius</i>
2.2	<i>Trifolium repens</i>	+	<i>Cerastium caespitosum</i>
1.1	<i>Carex glauca</i>	+	<i>Sagina nodosa</i>
1.1	„ <i>panicea</i>	+	<i>Radiola linoides</i>
1.1	<i>Juncus articulatus</i>	+	<i>Trifolium minus</i>
1.1	<i>Erythraea pulchella</i>	+	<i>Linum catharticum</i>
1.1	<i>Potentilla anserina</i>	+	<i>Centunculus minimus</i>
1.1	<i>Bellis perennis</i>	+	<i>Brunella vulgaris</i>
1.1	<i>Leontodon autumnalis</i>	+	<i>Thrincia hirta</i>
+	<i>Campilium stellatum</i>		

<sup>1)</sup> Die angeführten Arten kommen (mit Ausnahme von *Gentiana uliginosa* und *Erythraea littoralis*) auch anderwärts im *Nanocyperion* Mitteleuropas vor.

*Armerion-Arten* (als Relikte):

- |     |                                       |       |                          |
|-----|---------------------------------------|-------|--------------------------|
| 1.1 | <i>Agrostis alba</i> v. <i>salina</i> | 1—2.2 | <i>Plantago maritima</i> |
| 1.2 | <i>Festuca rubra</i> <i>arenaria</i>  | +     | <i>Glaux maritima</i>    |
| 1.1 | <i>Plantago coronopus</i>             |       |                          |

*Sonstige:*

- |   |                             |   |                             |
|---|-----------------------------|---|-----------------------------|
| + | <i>Poa pratensis</i>        | + | <i>Lotus corniculatus</i>   |
| + | <i>Sieglungia decumbens</i> | + | <i>Salix repens</i>         |
| + | <i>Lepturus incurvatus</i>  | + | <i>Ononis spinosa</i>       |
| + | <i>Luzula campestris</i>    | + | <i>Hypochoeris radicata</i> |

Ausserhalb der 16 qm-Fläche standen ferner: *Euphrasia serotina*, *Mentha aquatica*<sup>o</sup> und ein *Bryum*.

*Gentiana uliginosa* und *Erythraea littoralis* scheinen Charakterarten der Assoziation zu sein, doch muss eine endgültige Stellungnahme weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Der für das *Nanocyperion* charakteristische Gley-Horizont ist auch in der *Gentiana uliginosa-Erythraea littoralis*-Assoziation nachzuweisen.

Ein Bodenprofil ergab folgende Schichtung:

A<sub>1</sub> — 8 cm dichtdurchwurzelte, braungraue, fast rein biogene Feinerde, dicht verfilzt, etwas Sand beigemischt.

A<sub>2</sub> — 4—5 cm braunschwarze, etwas schmierige Feinerde mit Wurzelresten.

G — 20 cm gelblichgrauer Sand mit zahlreichen Rostflecken ( $Fe_2O_3$ ), die nach unten zu undeutlicher werden.

C — blaugrauer feuchter Sand.

Die natürliche Sukzession ist durch *Salix repens* und *Acrocladium cuspidatum* bereits angedeutet. Sie führt zum feuchten Salixbusch (*Saliceto-Acrocladietum*, s.S. 386), der aber schon bei geringer Senkung des Grundwasserspiegels durch den trockenen *Salix-Hippophaes*-Busch ersetzt wird. Bei intensiver Beweidung folgt vorerst ein Stadium mit *Ononis spinosa*, *Cirsium lanceolatum*, *Holcus lanatus*, *Plantago lanceolata*, *Trifolium pratense* und hierauf die zum *Arrhenatherion* gehörige *Lolium-Cynosurus*-Weide.

Eine weitere, gut ausgeprägte *Nanocyperion*-Gesellschaft haben wir östlich von Buren an einem Wassergraben kennen gelernt. Zwei Aufnahmen von je einem m<sup>2</sup> auf etwas sandigem Schlamm Boden (Höhe der Vegetation 5 cm, Deckung 90%) enthielten:

A	B	
+	+	<i>Centunculus minimus</i>
1.2	1.1	<i>Peplis portula</i>
1.2	+ .2	<i>Isolepis setacea</i>
+	+	<i>Radiola linoides</i>
1.2	2.2	<i>Juncus bufonius</i>
1.1	1.1	<i>Trifolium minus</i>
1.1	1.2	<i>Sagina procumbens</i>
1.1	2.2	<i>Juncus supinus</i>
2.2	2.2	<i>Agrostis alba</i>
1.1	+ .1	<i>Heleocharis uniglumis</i>
+	1.1	<i>Lotus uliginosus</i>
+	1.1	<i>Hydrocotyle vulgaris</i>
+	+	<i>Ranunculus flammula</i>
+	+	<i>Trifolium repens</i>
+	+	<i>Leontodon autumnalis</i>
+	+	<i>Thrinacia hirta</i>
+	+	<i>Holcus lanatus</i>
	1.1	<i>Bellis perennis</i>

An etwas tieferer und feuchterer Stelle werden *Agrostis alba*, *Juncus supinus*, *Ranunculus flammula* und *Galium palustre* reicher; *Peplis* scheint hier sein Optimum zu haben.

Die beschriebene Gesellschaft zeigt grosse Übereinstimmung mit einem verarmten *Cicendietum*. *Cicendia* selbst, die wir 1930 in ähnlicher Vergesellschaftung im südlichen Holland bei Bergen op Zoom angetroffen haben, scheint auf Ameland zu fehlen. Wahrscheinlich ist, dass wir es hier mit einer feuchtigkeitsliebenden Subassoziation des *Cicendietum* zu tun haben.

### 3. BRACKWASSER-SANDSERIE.

#### *Hygro-halische Sandserie.*

Von der oben gezeichneten Sukzessionsserie auf Watten-Schlick ist die Vegetationsentwicklung auf nassem salzhaltigem Sandboden erheblich verschieden. Ausgangspunkt sind brackische Tümpel zwischen den Dünen, die nur bei Hochflut mit dem Meer in Verbindung stehen. Schöne Beispiele hierfür finden sich am Strand von Ballum gegen die Westecke der Insel.

Ein schwach schematisiertes Querprofil verdeutlicht die dortigen Verhältnisse.

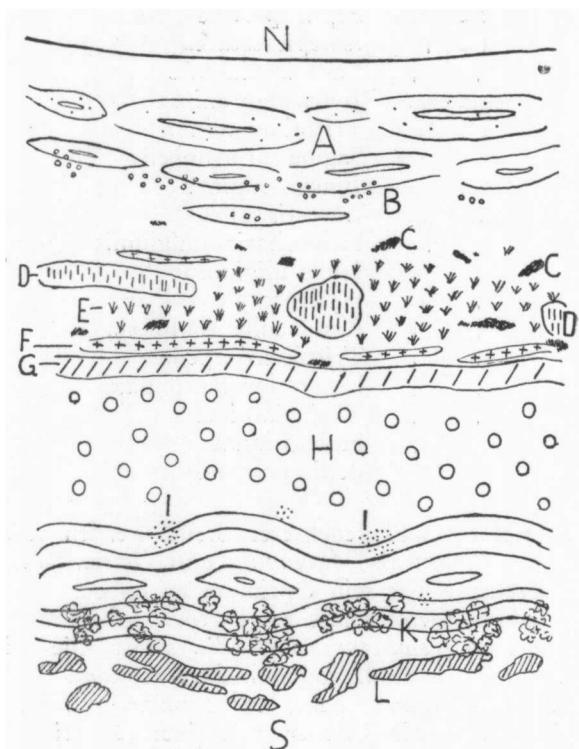


Fig. 2. Vegetationsverteilung am Strand von Ballum (etwas schematisiert).

- A = Agropyretum boreoatlanticum
- B = Elymus-Fazies des Ammophiletum (fragment.)
- C = Nanocyperion-Fragmente
- D = Scirpus maritimus-Teiche
- E = Junceto-Caricetum extensae
- F = Sanderhöhungen mit Festuca arenaria
- G = Sturmflutlinie
- H = Degradiertes Ammophiletum
- I = Fragmentar. Tortuleto-Phlegetum arenariae
- K = Hippophaeto-Salicetum arenariae
- L = Acrocladiet-Salicetum.

Die niedrigen Vordünen sind vom *Agropyretum boreo-atlanticum* bestanden. Dahinter, in den tiefsten brackwassergefüllten Vertiefungen stehen Herden des *Scirpus maritimus*. Der etwas erhöhte Tümpelrand ist umsäumt von *Scirpus maritimus* in abnehmender Vitalität, untermischt mit *Heleocharis palustris*, *Blismus rufus*, *Agrostis alba* v. *salina*, *Juncus anceps* v. *atricapillus*. Die Grundwassertiefe beträgt hier 10-20 cm. Daran anschliessend bei tieferliegendem Grundwasserstand ist die *Juncus atricapillus-Carex extensa* Assoziation gut ausgebildet.

*Junceto-Caricetum extensae.*

Die Assoziation besiedelt den feuchten, kalk- und salzhaltigen Sandboden. Am Strand von Ballum haben wir zwei Aufnahmen von je c. 100 m<sup>2</sup> untersucht. Sie zeigten folgende Zusammensetzung.

*Mutmassliche Charakterarten:*

	A	B
<i>Carex extensa</i>	2—3.3	2.2
<i>Juncus anceps</i> var. <i>atricapillus</i>	1.3	3.3

*Verbandscharakterarten (Armerion maritimae):*

	A	B
<i>Agrostis alba</i> v. <i>salina</i>	3.3	3.4
<i>Glaux maritima</i>	1.1	+
<i>Juncus Gerardi</i>	1.2	+
<i>Plantago maritima</i>	+	+
<i>Aster tripolium</i>	+	+
<i>Juncus maritimus</i>	+; 2	+
<i>Blismus rufus</i>		+
<i>Triglochin maritimum</i>	+	

*Begleiter:*

	A	B
<i>Juncus supinus</i>	2.3	1.2
<i>Scirpus maritimus</i> f.	+	+
<i>Triglochin palustre</i>	1.2	+
<i>Erythraea pulchella</i>	+	+
<i>Euphrasia serotina</i> (?)	+	1.1
<i>Epilobium palustre</i> v. <i>salinum</i>	+	+
<i>Leontodon autumnalis</i>	+	+
<i>Heleocharis palustris</i>	2.2	

Ferner fanden sich in obigen Aufnahmen je einmal *Juncus bufo-nius*, *Sagina nodosa* v. *moniliformis*, *Ranunculus flammula*, *Potentil-*

*la anserina*, *Epilobium parviflorum*, *Sonchus arvensis*<sup>o</sup>, *Thrincia hirta*, *Bryum ventricosum*.

Die mittlere Bodenbedeckung beträgt 85 %, die Höhe der Vegetationsdecke 30-40 cm.

Das Bodenprofil ist ein reines Gley-Profil ohne A<sub>1</sub>-Horizont.

G<sub>1</sub> — 20 cm graugelber, feuchter Meeressand, stark rostfleckig.

G<sub>2</sub> — 30 cm sehr nasser blaugrauer Sand ohne Rostflecken, mit Schwefelgeruch.

Grundwasser in 50-60 cm Tiefe.

Das *Junceto-Caricetum extensae* ist im Gegensatz zum *Armerieto-Festucetum* eine südwestliche Assoziation. *Carex extensa* und *Juncus anceps* sind in gewissen Assoziationen der *Juncetalia maritimae* an den mediterranen Küsten häufig. Auch *Juncus maritimus*, *Scirpus maritimus* und *Thrincia hirta* haben zur Hauptsache südliche und südwestliche Verbreitung.

Am Strand von Ballum wird die natürliche ungestörte Weiterentwicklung der Assoziation durch die Ablagerung von Flutresten und insbesondere durch zugewehrten Sand verhindert und in andere Bahnen gelenkt. Bei reichlicher Sandzufuhr erscheinen Arten des *Ammophilion*.

Im Kontakt mit dem *Junceto-Caricetum extensae* finden sich da und dort, aber etwas erhöht, auf dem durchfeuchteten kalkreichen, Sand junge Fragmente einer *Nanocyperion*-Gesellschaft mit *Juncus bufonius* (dom.), *Sagina nodosa* var. *moniliformis*, *Erythraea pulchella*, *E. littoralis*, *Odontites spec.*

*Artemisia maritima*-Obione *portulacoides* Ass.  
(*Artemisietum maritimae*)

Das *Artemisietum maritimae* ist auf Ameland in Fragmenten allenthalben, namentlich auch im Mauerwerk der Deiche und an Dämmen anzutreffen; aber nur selten finden sich gut ausgebildete Assoziationsindividuen an primären Standorten. Solche boten sich uns am Strand des Amelander Gat westlich von Hollum.

Doch ist auch hier die genetische Verknüpfung der Assoziation mit der normalen Sukzessionsserie des nassen Sandes nicht einwandfrei festzustellen. In systematischer Hinsicht dürfte die Assoziation zum *Puccinellio-Salicornion* zu stellen sein.

Das *Artemisietum maritimae* besiedelt die kleinen Erhöhungen und flachen Rücken, die, etwa 30-50 cm hoch, die Aussendeichvegetation des *Puccinellio-Salicornion* überragen. Sie sind entstanden durch Sandüberwehung vom Strande her und werden bei Hochwasser überschwemmt. Die Salzkonzentration ist hier zweifel-

los ziemlich beträchtlich. Physiognomisch und auch soziologisch-ökologisch haben wir es hier mit einem Analogon der *Artemisia gallica*- *Statice virgata*-Assoziation der südfranzösischen Küsten zu tun.

Das *Artemisietum maritimae* bei Hollum ist folgendermassen zusammengesetzt:

*Mutmassliche Charakterarten:*

	A	B
<i>Artemisia maritima</i>	2—3.3—4	3.3
<i>Obione portulacoides</i>	+.2	+.2
<i>Lepturus incurvatus</i>	3.4	3.4
<i>Statice limonium</i>	+	+

*Verbands-Charakterarten  
des Puccinellio-Salicornion:*

<i>Puccinellia maritima</i>	+
<i>Spergularia marginata</i>	1.2
" <i>media</i>	1.2

*Ordnungs-Charakterarten  
der Puccinellio-Salicornietalia:*

<i>Festuca arenaria</i>	1.3	2.2
<i>Plantago maritima</i>	1.2	2.2
<i>Agrostis alba v. salina</i>	+.2	+.2
<i>Aster tripolium</i>		+

*Begleiter:*

<i>Agropyrum littorale</i>	+	+.2
<i>Plantago coronopus</i>	2.1	+

Die beiden Aufnahmen A und B beziehen sich auf eine Fläche von je 6 m<sup>2</sup>, die zu c. 80% vegetationsbedeckt ist.

Bei geringer Erhöhung der gefestigten Sandrücken gewinnt *Agropyrum littorale* an Boden. Ob die etwas höher gelegenen *Agropyrum littorale*-Herden eine eigene Assoziation darstellen, lässt sich auf Ameland kaum entscheiden, doch glauben wir es bejahen zu sollen. An der englischen Küste, beispielsweise bei Harwich enthält diese *Agropyrum littorale*-Gesellschaft u.a. *Beta maritima* (reichl.), *Picris echioides*, *Senecio Jacobaea* var., *Daucus carota*, *Vicia tetrasperma*, *Sonchus asper*, *Geranium molle* etc. und spärlich *Artemisia maritima* und *Atriplex littoralis*. Möglicherweise hat auch *Bupleurum tenuissimum* in dieser, noch ungenügend umschriebenen Gesellschaft ihr Optimum. Es ist nicht ausgeschlossen, dass *Hordeum secalinum*, das oft reichlich auftritt, der gleichen

Assoziation angehört. Bei Harwich allerdings sind die *Agropyrum littorale*- und *Hordeum secalinum*-Herden meist getrennt. Vielleicht handelt es sich aber bloss um zwei Fazies ein und derselben Assoziation.

#### 4. SÜSSWASSER-SERIE.

##### *Hygro-Serie.*

Das Süßwasser kommt auf Ameland in einigen Vertiefungen am Dünenrand und in Dünentälchen zum Vorschein und bildet im Gebiet von Oerd auch einige grössere, seichte Teiche, deren Vegetation vollkommen sich selbst überlassen ist. Es bietet sich hier also Gelegenheit, den Verlauf der natürlichen Vegetationsentwicklung kennen zu lernen.

An den tiefsten Stellen der Teiche herrschen, insbesondere am grössten Teich bei Oerd, ausgedehnte Herden von *Heleocharis palustris* mit *Phragmites communis*. Zur Ausbildung eines einigermassen typischen *Scirpeto-Phragmitetum*, wie es sich z.B. an der gelderschen IJssel findet, ist es hier nicht gekommen. Der Teichrand ist von einer Assoziation des *Litorellion*-Verbandes besetzt, die starken Wasserstandsschwankungen unterworfen zu sein scheint. Von den *Nanocyperion*-Gesellschaften ist das *Litorellion* vor allem unterschieden durch den Standort, hart am oder im Wasser, der das Fehlen der Annuellen (Therophyten) mitbedingt.

##### *Litorellion uniflorae.*

Die Gesellschaft des *Litorellion*, die den grossen Teich von Oerd mit einer lichtgrünen, dichtgeschlossenen Rasendecke umgürtet, besetzt den sehr schwach ansteigenden sandigen Bodenstreifen, der einige cm unter Wasser beginnend, sich bis etwa 10-15 cm über die Wasserfläche erhebt. Der Rasen ist zur Hauptsache aus *Litorella* gebildet; doch lassen sich zwei physiognomisch deutlich getrennte Streifen, Fazies ein- und derselben Assoziation, unterscheiden.

Im und am Wasser herrscht *Litorella* bei weitem vor (5.5). Ferner finden sich hier auf einer Fläche von 10 qm:

2.2	<i>Heleocharis palustris</i>	+	<i>Phragmites communis</i> °
2.2	<i>Juncus supinus</i>	+	<i>Salix repens</i>
1.1	<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	+	<i>Alisma ranunculoides</i>
1.1	<i>Polygonum amphibium</i>	+	<i>Helosciadium inundatum</i>
1.1	<i>Ranunculus flammula</i>	+	<i>Mentha aquatica</i>
1.1	<i>Potentilla anserina</i> °	+	<i>Myosotis caespitosa</i>



Fig. 1. Wattenküste bei Oerd zur Ebbezeit. Abriss mit Festuceto-Armetietum.  
phot. Langeron.



Fig. 2. Oerd. Puccinellietum maritimae an den Prielen (rechts der Flutmarke), Armetieto-Festucetum arenariae (links der Flutmarke).  
phot. Klika.



Fig. 3. Flutmarke im Puccinellietum maritimae bei Oerd.  
phot. Klika.



Fig. 4. Bidentetum tripartiti bei Koolplaats.  
phot. Langeron.



Fig. 5. Ammophiletum, Initialphase; Strand bei Ballum.  
phot. Langeron.

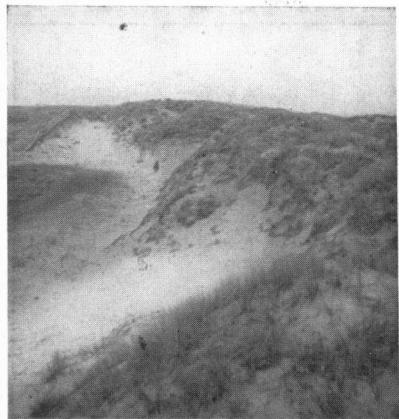


Fig. 6. Dünenlandschaft bei Oerd.  
phot. Langeron.

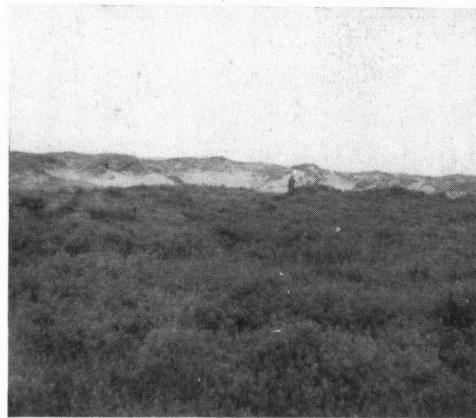


Fig. 7. Hippophaëto-Salicetum am Innenrand der Dünen bei Ballum.  
phot. Klika.

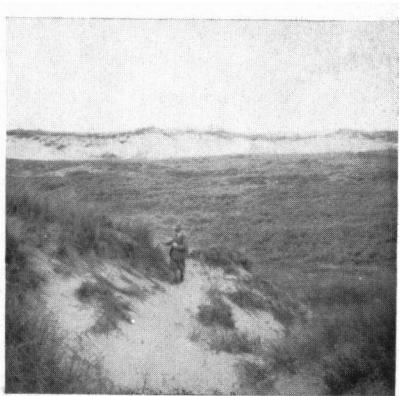


Fig. 8. Dünental bei Oerd mit ausgedehnem Saliceto-Acrocladietum.  
phot. Langeron.

Der nur wenig erhöht liegende, anschliessende Vegetationsstreifen enthält (10 qm):

4.4	<i>Litorella uniflora</i>	+	<i>Alisma ranunculoides</i>
2.2	<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	+	<i>Polygonum amphibium</i>
2.1	<i>Ranunculus flammula</i>	+	<i>Potentilla anserina</i>
	<i>Heleocharis palustris</i>	+	<i>Mentha aquatica</i>
+	<i>Juncus articulatus</i>	+	<i>Helosciadium inundatum</i>
+	<i>Phragmites communis</i> °	2—3.3	<i>Drepanocladus uncinatus</i>

Zwischen den beiden Aufnahmen bestehen nur fazielle Unterschiede. Das vorliegende Untersuchungsmaterial reicht nicht hin zu entscheiden, ob wir es hier nur mit einer verarmten Ausbildung einer anderwärts besser entwickelten Assoziation zu tun haben, oder ob eine selbständige, neue Assoziation vorliegt. Deutlich wahrnehmbar ist dagegen die in der Vegetationsgürtelung zum Ausdruck gelangende Weiterentwicklung am Teichrand. Sie führt zu einer feuchten Rasengesellschaft, die der auf S. 377 beschriebenen neubenannten Assoziation mit *Gentiana uliginosa* nahe steht, worin aber der *Nanocyperion*-Charakter zurücktritt. Sie ist stark beweidet und setzt sich zusammen aus:

2.2	<i>Potentilla anserina</i>	+	<i>Sagina procumbens</i>
2.2	<i>Trifolium fragiferum</i>	+	<i>Cardamine pratensis</i>
2.1	<i>Leontodon autumnalis</i>	+	<i>Ranunculus flammula</i> °
1.2	<i>Festuca rubra</i>	+	<i>Trifolium minus</i>
1.1	<i>Holcus lanatus</i>	+	<i>Linum catharticum</i>
1.2	<i>Trifolium repens</i>	+	<i>Myosotis palustris</i>
+	<i>Poa annua</i>	+	<i>Mentha aquatica</i>
+	<i>Poa pratensis</i>	+	<i>Brunella vulgaris</i>
+	<i>Carex panicea</i>	+	<i>Plantago major</i>
+	<i>Carex glauca</i>	+	<i>Plantago coronopus</i>
+	<i>Cerastium caespitosum</i>	+	<i>Galium palustre</i>

Derartige Weidekomplexe sind durch regelmässige Mahd mit oder ohne Düngung leicht in *Arrhenatherion*-Wiesen überzuführen.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> *Arrhenatherion*-Wiesen bilden die ausgedehnten Grossviehweiden Amerikas. Floristisch sind sie äusserst einförmig und arm, ihrer Entstehung nach sind es zumeist umgewandelte *Armerion maritima*-Wiesen, die durch Düngung und Beweidung zu fetten Weiden herangezüchtet worden sind. Nach der Intensität von Beweidung und Düngung lassen sich eine Reihe von schwach charakterisierten, meist nur durch quantitative Unterschiede gekennzeichneten Typen unterscheiden, die, so wichtig sie vom landwirtschaftlichen Standpunkt aus sein mögen, hier unberücksichtigt bleiben müssen. Als Beispiel sei hier

Die natürliche Fortentwicklung geht zum feuchten *Salix repens*-Gebüsch (*Acrocladiet-Salicetum*).

Dasselbe kann aber auch schon direkt aus der Schlussphase der *Litorellion*-Gesellschaft entstehen, wofür bei Oerd genügend Belege zu finden sind.

*Salix repens-Acrocladium cuspidatum*-Assoziation.  
(*Acrocladiet-Salicetum*)

*Salix repens* besitzt eine äusserst weite ökologische Amplitude und besiedelt sowohl windexponierte trockene Dünenkämme als auch die nassen Dünentälchen wo stellenweise das Süßwasser hervortritt. An beiden Standorten kann sie sich mit *Hippophaes rhamnoides* mischen, doch ist dieser an den nassen Standorten meist untergeordnet und zeigt hier gelegentlich krankhafte Erscheinungen und herabgesetzte Vitalität.

Dem trockenen Weidengebüsch der Dünen entspricht die S. 377 beschriebene *Hippophaes-Salix repens* v. *arenaria*-Assoziation. Phisiognomisch sehr ähnlich, ökologisch aber grundverschieden ist das feuchte *Salix*-Gebüsch des *Acrocladiet-Salicetum*.

Auf Ameland ist die Assoziation in Dünentälchen am Rande der Dünenteiche verbreitet, sie wird nicht selten durchweidet, doch macht sich der mässige Weideeinfluss in der Vegetationszusammensetzung nicht bemerkbar, sodass man von einer völlig natürlichen, ursprünglichen Pflanzengesellschaft sprechen kann. An den tieferen Stellen des Dünengeländes von Oerd nimmt sie grosse Strecken ein, während die etwas erhöhten Stellen vom *Hippophaeet-Salicetum* eingenommen sind.

Der Unterschied zwischen den Standorten der beiden Gesell-

---

nur eine Aufnahme aus der Gegend von Koolplaat in Strandnähe, aber hinter dem Deich angeführt. Es handelt sich hier um eine gemähte Wiese, die man am besten als *Cynosureto-Lolietum* bezeichnet. Die Zusammensetzung einer grösseren Probefläche (100 m<sup>2</sup>) ist folgende:

3.1	<i>Cynosurus cristatus</i>	+	<i>Holcus lanatus</i>
3.1	<i>Trifolium repens</i>	+	<i>Rumex acetosa</i>
3.1	<i>Leontodon autumnalis</i>	+	<i>Cerastium caespitosum</i>
2.2	<i>Agrostis alba</i>	+	<i>Ranunculus acer</i>
1.1	<i>Lolium perenne</i>	+	<i>Trifolium fragiferum</i>
1.1	<i>Bromus racemosus</i>	+	<i>Bellis perennis</i>
1.1	<i>Plantago lanceolata</i>	+	<i>Hypochoeris radicata</i>
+	<i>Poa pratensis</i>	+	<i>Taraxacum officinale</i>

ferner außerhalb der 100 m<sup>2</sup>-Fläche: *Anthoxanthum odoratum*, *Agropyrum repens*, *Potentilla anserina*, *Ononis repens*, *Rhinanthus minor*.

Aehnliche Marsch-Wiesen, meist aber noch artenärmer spielen auf Ameland eine grosse Rolle. Gegen das *Armerieto-Festucetum arenariae* hin gibt es graduelle Uebergänge.

schaften ist in der Höhe des Grundwasserstandes zu suchen. Beim *Acrocladiet-Salicetum* stösst man meist schon in geringer Tiefe auf Grundwasser; die Assoziation ist ein guter Grundwasserzeiger. Bei einem Grundwasserstand von 45-50 cm fanden wir sie schön entwickelt. Natürlich kommen auch Übergänge zum *Hippophaeet-Salicetum* vor.

Bezeichnend für das *Acrocladiet-Salicetum* ist das reichliche Vorkommen von Sumpfmoosen, namentlich von *Acrocladium cuspidatum* und von *Drepanocladus*-Arten, ferner von *Hydrocotyle* und stellenweise von *Juncus balticus*.

Die Strauchschicht, meist von *Salix repens*, seltener von *Hippophaes* gebildet, kann gelegentlich auch fehlen. So sahen wir bei Oerd eine *Juncus balticus*-Fazies ohne *Salix*. Zwischen Oerd und Buren findet sich eine *Hippophaes*-Fazies (*Salix repens* 2.3; *Hippophaes* 4.4) worin neben sehr reichlicher *Carex arenaria* (3.2) noch *Holcus lanatus* (1.1), *Hydrocotyle* (1.1), *Sonchus arvensis* (1.1) und vereinzelt folgende Arten vorkommen: *Calamagrostis epigeios*, *Phragmites*, *Poa pratensis*, *Carex glauca*, *Potentilla anserina*, *Mentha aquatica*, *Parnassia palustris*, *Lycopus europaeus*, *Tussilago farfara*, *Cirsium palustre*. Die gleichfalls vereinzelt vorhandenen Weiden *Salix aurita* und *Salix cinerea* deuten auf ein Folgestadium, worin diese beiden Arten zur Vorherrschaft gelangen. Dieses Folgestadium findet sich unweit obiger Aufnahmestelle verwirklicht; es was uns aber nicht vergönnt es zu untersuchen. Auf Ameland kommt der *Salix cinerea*-Busch anscheinend nur hier vor.

Drei Aufnahmen der von *Salix repens* dominierten Fazies von Ballum und Oerd zeigten folgende Zusammensetzung:

dom. <i>Salix repens</i>	+	<i>Heleocharis palustris</i>
3.4 <i>Acrocladium cuspidatum</i>	+	<i>Juncus conglomeratus</i>
2.3 <i>Drepanocladus spec.</i>	+	<i>Juncus anceps atricapillus</i>
1.2 <i>Hydrocotyle vulgaris</i>	+	<i>Juncus supinus</i>
1.1 <i>Holcus lanatus</i>	+	<i>Epipactis palustris</i>
1.1 <i>Carex fusca</i>	+	<i>Orchis incarnatus</i>
+ <i>Calamagrostis epigeios</i>	+	<i>Ranunculus flammula</i>
+ <i>Agrostis alba</i>	+	<i>Cardamine pratensis</i>
+ <i>Carex glauca</i>	+	<i>Trifolium pratense</i>
+ <i>Carex trinervis</i>	+	<i>Mentha aquatica</i>
+ <i>Carex arenaria</i>	+	<i>Galium palustre</i>

Das *Acrocladiet-Salicetum* enthält ferner noch eine Reihe von Moosen und Lebermoosen, auf die einzugehen der Mangel an Zeit nicht gestattete. Die Assoziation ist sehr vielgestaltig und umfasst

zweifelsohne mehrere Subassoziationen und Fazies, gestuft nach der Höhe des Grundwasserstandes und dem Kalkgehalt des Bodens. Die Frage, ob alle feuchten *Salix repens*-Gebüsche der holländischen Dünengebiete zu unserer Assoziation zu stellen sind, oder ob dieselben in zwei oder mehrere Assoziationen zerfallen, kann heute noch nicht beantwortet werden.

Als Charakterarten der Assoziation dürften, soweit Ameland in Betracht kommt gelten: *Salix aurita*, *S. cinerea*, bei weiter Fassung der Assoziation vielleicht auch *Carex trinervis*, *Hydrocotyle* und feuchtigkeitsliebende Moose, wobei allerdings der Treuewert der Arten gering ist. Ob die gelegentlich beobachteten Gesellschaften mit viel *Acrocladium cuspidatum* und *Hydrocotyle*, aber ohne *Salix* hierher gehören, muss dahingestellt bleiben.

#### DIE NITROPHILE VEGETATION.

Anhangsweise seien hier noch kurz die Gesellschaften der Kulturen, Wegborde, Ruderalestellen und ammoniakreichen Schlammmüfer besprochen, die unter die Vegetationsklasse der *Rudereto-Secalinetales* zusammengefasst werden können<sup>4)</sup>.

Sie verteilen sich auf die zwei Ordnungen der *Secalinetalia* (Gesellschaften der Getreidefelder) und der *Chenopodietalia* (Gesellschaften der Hackkulturen, Ruderalestellen u.s.w.). *Secalinetalia*-Gesellschaften haben wir auf Ameland nicht studiert; die folgenden Gesellschaften gehören ausnahmlos zur Ordnung der *Chenopodietalia*.

#### *Chenopodium*-Verband.

Trotz des ozeanischen Klimas von Ameland ist die nitrophile Vegetation des *Chenopodium muralis* in Anbetracht der nördlichen Lage recht gut entwickelt. Dies hat wohl seinen Grund in der verhältnismässig geringen Regenmenge, die im Jahresmittel etwa 650 mm beträgt. Die Auswaschung der leicht löslichen Ammoniakverbindungen ist weniger vollkommen als in regenreicherem Gebieten.

Am Fuss von Mauern, um die Ställe, besonders aber an Dungstellen in den Dörfern Nes, Buren, Ballum findet sich eine *Chenopodiaceen*-reiche Assoziation, das Aequivalent des mediterranen *Chenopodium muralis*, die wir als *Chenopodieto-Atriplicetum hastatae* bezeichnen möchten. Die Aufnahme einer 10 m<sup>2</sup>-Fläche an einer Dungstätte in Nes (90 % Deckung, Höhe der Vegetation 80 cm) ergab:

<sup>4)</sup> Vergl. Prodromus der Pflanzengesellschaften Fasz. 3 Rudereto-Secalinetales, Montpellier 1936.

**Charakterarten:**

- 1.1 Chenopodium murale  
 4.4 Atriplex hastata v.  
 + Urtica urens  
 + Atriplex patulum

**Verbands- und Ordnungscharakterarten:**

- 2.1 Chenopodium album

- 1.2 Malva neglecta  
 + Sisymbrium sophia  
 + Sisymbrium officinale  
 + Euphorbia peplus  
 + Solanum nigrum  
 + Polygonum aviculare  
 + Senecio vulgaris  
 ferner:  
 + Capsella bursa pastoris

Diese nitrophilste *Chenopodion*-Gesellschaft Hollands ist auch in Buren auf Dungstätten vorhanden. Allerdings haben wir sie nirgends so ausgedehnte Flächen einnehmen sehen wie schon im südöstlichen England, wo sie in nahezu identischer Zusammensetzung wiederkehrt. Vergleichshalber lassen wir hier die Aufnahme einer 100 m<sup>2</sup>-Fläche auf Ruderalschutt bei Harwich (Bedeckung c. 80%) folgen:

3.3 Atriplex hastata	1.1 Sonchus oleraceus
2.2 Sisymbrium sophia	+ Urtica dioeca
2.2 Chenopodium album	+ Brassica oleracea
+ Chenopodium murale	+ Sisymbrium officinale
1.2 Hordeum murinum	+ Rumex obtusifolius
1.1 Bromus sterilis	+ Lepidium ruderale
1.2 Lolium perenne	+ Senecio vulgaris
1.1 Poa annua	+ Lapsana communis
1.2 Polygonum aviculare	+ Matricaria inodora
1.2 Solanum nigrum	+ Artemisia vulgaris

Diese artenreichere Aufnahme zeigt schon den Einfluss des benachbarten *Hordeetum eumurini*, das bei Harwich an Strassen vorkommt.

Auch auf Ameland fanden wir diese Gesellschaft strassenbegleitend in den Dörfern.

Näher verwandt mit der *Chenopodium murale-Atriplex hastata*-Assoziation ist eine hochwüchsige Gesellschaft der Ruderalfstellen, besonders in der Umgebung der Ställe in Nes. Sie entspricht den in südlicheren Gebieten weitverbreiteten Assoziationen des *Silybeto-Urticetum* und des *Onopordetum acanthii*. Nach den bezeichnendsten Arten können wir sie als *Lappa-Ballota*-Assoziation bezeichnen. Sie ist weniger nitrophil als das *Chenopodietum* und kommt in Mitteleuropa in verschiedenen Ausbildungen ziemlich häufig vor, ohne aber in der Regel grössere Flächen zu bedecken.

Auf Ameland setzt sie sich folgendermassen zusammen  
(10 m<sup>2</sup> Bedeckung c. 90 %, Höhe der Pflanzen 30—80 cm):

*Charakterarten:*

2.2 *Lappa notha*  
(*Carduus crispus*)

3.3 *Ballota nigra*

*Verbands- und Ordnungs-*  
*Charakterarten:*

1.1 *Hordeum murinum*  
(*Bromus sterilis*)  
+ *Urtica urens*  
+ *Sisymbrium officinale*  
+ *Malva neglecta*

+ *Geranium pusillum*  
+ *Euphorbia peplus*  
+ *Aethusa cynapium*  
+ *Sonchus oleraceus*  
+ *Senecio vulgaris*

*Klassen-Charakterarten:*

+ *Capsella bursa pastoris*

+ *Euphorbia helioscopia*

*Begleiter:*

2.2 *Urtica dioeca*  
+ *Agropyrum repens*

+ *Lolium perenne*

*Hordeion-Verband.*

Im südlichen Europa steht dem hauptsächlich aus Chenopodiaceen, Compositen und Labiaten zusammengesetzten *Chenopodion muralis* ein etwas weniger ausgeprägt nitrophiler Verband der Strassenborde und Oedplätze zur Seite, der zur Hauptsache aus einjährigen Gramineen, namentlich *Hordeum murinum* ssp. *leporinum* und *Bromus*-Arten besteht. Je weiter nach Norden, desto schwächer ist dieser Verband ausgeprägt um schliesslich mit dem *Chenopodion* zusammenzufallen. Wer auf Ameland allein die Assoziationen der Ordnung *Chenopodietalia* studieren würde, könnte hier sicher die beiden Verbände nicht auseinanderhalten.

Immerhin trifft man an Wegenborden und wenig betretenen Einfahrten in Nes und anderwärts grössere Herden von *Hordeum murinum* ssp. *eumurinum* und eine Aufnahme ergibt in der Regel eine recht charakteristische Begleitflora. Es finden sich im *Hordeetum eumurini* (nicht zu verwechseln mit der südlichen *Hordeum (murinum) leporinum-Carduus tenuiflorus*-Assoziation in Nes zusammen:

*Hordeum murinum*  
    ssp *eumurinum* (dom.)

*Poa annua*

*Malva silvestris*

*Lolium perenne*

*Sisymbrium officinale* (reichl.)

*Polygonum aviculare*

*Geranium pusillum*

*Chenopodium album* (sprl.)

*Polygonum aviculare* (reichl.)

*Atriplex patulum* (sprl.)

*Plantago lanceolata*

*Capsella bursa pastoris*  
*Convolvulus arvensis*

*Plantago major*  
*Leontodon autumnalis*

*Polygono-Chenopodion polyspermi.*

Diesem, von W. Koch (1926) aufgestellten Verband gehören einerseits die Gesellschaften der Hackkulturen Amelands, andererseits eine Subassoziation des *Bidentetum tripartiti* der verschmutzten Gräben und Teichränder an.

Die Kartoffeläcker Amelands zeigen eine sehr gleichartige Vegetation, die nach der Ernte im Herbst den Boden in mehr oder weniger dichtem Schluss überzieht. Der Deckungsgrad beträgt meist 70-80 %. Diese Brachackervegetation ist schon aus einiger Entfernung an den leuchtend gelben Tönen der prächtigen Saat-Chrysantheme kenntlich. Ob sie eine selbständige Assoziation oder aber eine Subassoziation des *Panico-Chenopodietum polyspermi* Mitteleuropas darstellt, ist nach dem wenigen von uns gemachten Aufnahmen nicht zu entscheiden.

Die Zusammensetzung der Gesellschaft ist folgende:  
(Kartoffelacker bei Nes, 100 m<sup>2</sup>, 70-80 % vegetationsbedeckt, mittlere Höhe der Pflanzen 40 cm):

*Assoziations- und Verbands-*  
*charakterarten:*

2.2	<i>Chrysanthemum segetum</i>	+	<i>Malachium aquaticum</i>
1.1	<i>Polygonum convolvulus</i>	+	<i>Erysimum cheiranthus</i>
1.1	<i>Spergula arvensis</i>	+	<i>Euphorbia peplus</i>
1.1	<i>Lycopsis arvensis</i>	+	<i>Solanum nigrum</i>
+	<i>Polygonum persicaria</i>		

*Ordnungs- und Klassen-*  
*Charakterarten:*

1.1	<i>Chenopodium album</i>	+	<i>Sisymbrium officinale</i>
1.2	<i>Polygonum aviculare</i>	+	<i>Raphanus raphanistrum</i>
1.1	<i>Aethusa cynapium</i>	+	<i>Capsella bursa pastoris</i>
1.1	<i>Cirsium arvense</i>	+	<i>Viola arvensis</i>
+	<i>Urtica urens</i>	+	<i>Veronica polita</i>
+	<i>Atriplex patulum</i>	+	<i>Sonchus oleraceus</i>
+	<i>Thlaspi arvense</i>	+	<i>Senecio vulgaris</i>

*Begleiter:*

2.2	<i>Convolvulus arvensis</i>	+	<i>Agropyrum repens</i>
-----	-----------------------------	---	-------------------------

Ein Kartoffelacker bei Buren enthielt außer fast allen obigen Arten noch:

<sup>1)</sup> Koch W. — Die Vegetationseinheiten der Linthebene. Jahrb. St. Gall. Naturw. Ges. 61, 2. 1925.

*Arnoseris minima*, *Aira spica venti*, *Papaver dubium*, *Geranium pusillum*.

Das Vorkommen von *Chrysanthemum segetum*, *Spergula arvensis*, *Arnoseris* deutet darauf hin, dass der sandige Boden mehr oder weniger entkalkt ist.

Die *Chrysanthemum segetum-Spergula*-Gesellschaft ist ganz vom Menschen abhängig und würde ohne ihn verschwinden. Eine natürliche *Polygono-Chenopodion*-Gesellschaft ist dagegen das *Bidentetum tripartiti ruminicetosum*, die *Rumex*-reiche Zweizahnassoziation. Auf Ameland haben wir sie sehr schön an einem vom Vieh stark betretenen kleinen Wasserlauf östlich von Buren beobachtet. Sie setzt sich hier folgendermassen zusammen (c. 10 m<sup>2</sup>, 90% vegetationsbedeckt, Höhe der Pflanzen 30-60 cm; Boden ammoniak-reich, schlammig):

#### Charakterarten:

1.2	<i>Rumex maritimus</i>	i.1	<i>Ranunculus sceleratus</i>
+	<i>Rumex palustris</i>	i.1	<i>Bidens tripartitus</i>
+	<i>R. palustris</i> × <i>maritimus</i>		

#### Begleiter:

2.3	<i>Agrostis alba</i>	+	<i>Cardamine pratensis</i>
1.2	<i>Alopecurus geniculatus</i>	+	<i>Lemna gibba</i>
1.2	<i>Heleocharis palustris</i>	+	<i>Lemna minor</i>
1.2	<i>Juncus supinus</i>	+	<i>Myosotis caespitosa</i>
+	<i>Juncus effusus</i>	+	<i>Veronica anagallis</i>

Wir haben es hier mit einer sehr nassen Ausbildung der Assoziation zu tun; sie reicht bis 40 cm Wassertiefe (allerdings nach regnerischem Wetter gemessen).

Diese Subassoziation des *Bidentetum tripartiti* scheint auf feuchtem, schlammigem, ammoniakreichem Boden in Holland ziemlich verbreitet. Wir haben sie mit Herrn P. Jansen auch am Südrand von Amsterdam beobachtet und zwar in einer weniger nassen, anscheinend optimal entwickelten Fazies (10 m<sup>2</sup>, 50% vegetationsbedeckt; auf feuchtem, oft betretenen Torfschlamm):

#### Charakterarten:

1.1	<i>Rumex maritimus</i>	1.2	<i>Bidens tripartitus</i>
+	<i>Rumex palustris</i>	1.2	<i>Chenopodium rubrum</i>
2.2	<i>Ranunculus sceleratus</i>	+	<i>Roripa islandica</i>

*Verbands-Charakterart  
des Polygono-Chenopodion:*  
+

*Ordnungs-Charakterarten* der Chenopodietalia:

1.2 *Atriplex hastata* ..

+ ... *Poa annua* .. .

*Begleiter:*

+ *Salsola kali*

+ *Polygonum aviculare*

+ *Potentilla anserina*

„Anhangsweise sei hier noch einer artenarmen Gesellschaft Erwähnung getan, die sich da und dort auf den Anhäufungen organischer Flutrückstände ansiedelt und die zweifelsohne weiter südwestlich besser ausgebildet anzutreffen ist.“

Am Südweststrand der Insel, am Amelander Gat ist das Meer im Vordringen begriffen. Jede Sturmflut trägt etwas von den niedrigen, mit *Hippophaes* bestandenen Vordünen ab, und der Flutschwall ergiesst sich über das dahinterliegende, etwas tiefer gelegene Land. Stellenweise sind die bestehenden Assoziationen des *Salix*-busches und des Rasens vom Salzwasser schwer mitgenommen oder vernichtet und auf dem angeschwemmten organischen Material, meist Pflanzenresten, Holz und dergleichen, haben sich einjährige Arten, wie *Atriplex littoralis* (in Menge), *Atriplex hastata* var., *Salsola kali* angesiedelt.

Bei der Dampferanlegestelle von Holwerd sind die Hochflutrückstände bedeckt von einer Vegetation, worin ebenfalls *Atriplex littoralis* (4.4) und *A. hastata* (3-2) dominieren. Auch *Polygonum aviculare*, *Matricaria inodora* (*maritima*) und *Aster tripolium* sind hier vorhanden.

Gelangen die Sturmflutablagerungen nicht regelmässig an denselben Stellen zur Ablagerung, so wird obige aus Einjährigen zusammengesetzte Gesellschaft sehr rasch von der umliegenden Vegetation überwachsen und erdrückt.

---